
Síntesis de dinámica de poblaciones, con aplicación a sistemas de pesca/capturas

escrito por Manuel Verdes Piñeiro

Tutor: Fernando Manuel Pestana da Costa



Facultad de Ciencias
UNIVERSIDAD DE EDUCACIÓN A DISTANCIA

Trabajo presentado para la obtención del título de
Máster Universitario en Matemáticas Avanzadas de la UNED.
Especialidad de Análisis Matemático

SEPTIEMBRE 2015

ABSTRACT

Abstract en español:

Mediante este trabajo se persiguen dos objetivos: hacer un ejercicio de síntesis del estado del arte, en su núcleo más fundamental, dentro de la disciplina de la dinámica de poblaciones, para lo que son tratados (algunos de) los tópicos dentro de esta área de estudio. En segundo lugar, como aportación particular, y a raíz de la colaboración con el tutor, se utilizan sistemas dinámicos para modelar poblaciones animales sometidas a faenado o caza.

Abstract in English:

By means of this work two aims are chased: to do an exercise of synthesis of the condition of the art, in its more fundamental core, inside the discipline of populations dynamics, so (some) topics in this area of study are treated. Secondly, as particular contribution, and with the tutor collaboration, dynamic systems are used to model animal populations where harvesting or hunting are applied.

Keywords: logístico, Lotka-Volterra, predador-presa, faenado, constant yield, constant effort.

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

A mi ahijado Hugo López Verdes y a mis padres, Albina Piñeiro Fuentes y Manuel Verdes Lozano.

Dedico este trabajo en primer lugar a mi sobrino y ahijado, que actualmente tiene cuatro meses de edad. Mis más sinceros deseos para él de una vida feliz y plena. También se lo dedico a mis padres, ya ancianos, que se han sacrificado por mí, y con los que espero disfrutar de buenos momentos por muchos años más.

Agradecimientos. Este trabajo no hubiera sido posible sin la comprensión de mis familiares y amigos más cercanos, y sin el tiempo que no he podido compartir con ellos durante los últimos años en mis ratos de ocio, por decidir emplearlo en parte a mis estudios de postgrado. También le agradezco al Dr. Fernando Manuel Pestana da Costa su colaboración y apoyo durante la confección de esta introducción al mundo de la dinámica de poblaciones. En ausencia de su visión global y sus observaciones particulares, esta humilde obra no tendría el rigor y elaboración matemática que un trabajo de esta índole debe poseer. No quiero olvidar de mencionar también a los restantes profesores del postgrado, que han hecho posible que mi deseo de adquirir conocimientos más sólidos en el área de las matemáticas se llevase a cabo.

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
Índice de figuras	vi
1 Modelado de poblaciones con una única especie	3
1.1. El modelo exponencial o malthusiano	4
1.2. El modelo logístico	5
1.3. El modelo logístico con umbral	8
1.4. Análisis cualitativo para distintas leyes de crecimiento	9
1.5. Modelos con dependencia temporal	13
1.6. Modelado genérico: $\mathbf{r} = \mathbf{r}(t, \mathbf{x})$	16
1.7. Uso de modelos en tiempo discreto para evolución logística	20
1.8. Modelo discreto de población con estructura de edades y retardo	26
1.9. Conclusión	31
2 Sistemas de Lotka-Volterra para ecosistemas con dos especies	33
2.1. Conceptos y resultados generales	33
2.2. Sistemas depredador-presa	40
2.3. Sistema depredador-presa con competencia intraespecie	45
2.4. Sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies	52
2.5. Sistema cooperativo de Lotka-Volterra de dos especies	62
2.6. Conclusión	64
3 Ecuaciones de Lotka-Volterra para más de dos especies	67
3.1. Ecuación general de Lotka-Volterra	67
3.2. Sobre los puntos críticos en el interior de C_1	68
3.3. Las ecuaciones de Lotka-Volterra para pirámides tróficas o alimenticias	70
3.4. El principio de exclusión	71
3.5. Sistemas de Lotka-Volterra competitivos	71
3.6. Sistemas de Lotka-Volterra cooperativos	73
3.7. Conclusión	76

4	Aplicaciones de modelos poblacionales a sistemas de pesca/capturas	77
4.1.	Faenado en el modelo logístico	77
4.1.1.	Faenado de producción constante en el modelo logístico	78
4.1.2.	Faenado de esfuerzo constante en el modelo logístico	79
4.2.	Faenado en el sistema competitivo de Lotka-Volterra	86
4.2.1.	Faenado de producción constante en el sistema competitivo de Lotka-Volterra	87
4.2.2.	Faenado de esfuerzo constante en el sistema competitivo de Lotka-Volterra	94
4.3.	Faenado en sistemas predador-presa de Lotka-Volterra	94
4.3.1.	Faenado de producción constante en el sistema predador-presa de Lotka-Volterra básico	95
4.3.2.	Faenado de esfuerzo constante en el sistema predador-presa de Lotka-Volterra básico	100
4.4.	Faenado simultáneo de presas y predadores en un modelo predador-presa	103
4.4.1.	Faenado de producción constante aplicado a presas y predadores	109
4.4.2.	Faenado de esfuerzo constante aplicado a presas y predadores	115
4.5.	Consideraciones económicas y biológicas en relación a la optimización del faenado	127
4.6.	Conclusión	130
A	Repaso de ecuaciones diferenciales lineales	133
B	Linealización de ecuaciones diferenciales	135
C	Linealización de ecuaciones en diferencias discretas	137
D	Enfoque analítico vs. enfoque geométrico en el sistema predador-presa con faenado (4.13)	141
E	Ejemplos de código fuente en Matlab utilizado en las simulaciones	145
	Conclusiones	153
	Bibliografía	157

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA	Página
1.1. Ejemplos de evolución logística	7
1.2. Ejemplos de evolución logística con umbral	10
1.3. Ejemplos de leyes de crecimiento con compensación, descompensación y descompensación crítica	12
1.4. Evolución temporal para $r(t) = \pm r \frac{1}{t}$, y $r(t) = \pm r \frac{1}{t^2}$	15
1.5. Evolución temporal para $r(t)$ periódica, con $R = \int_0^T r(t) dt = 0$	16
1.6. Evolución temporal para $r(t) = \cos(t)$, $K = 2$	19
1.7. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 0,7$	22
1.8. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 1,5$	22
1.9. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 2,6$	23
1.10. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,3$	23
1.11. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,48$	24
1.12. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,568$	24
1.13. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,59$	25
1.14. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 4$	25
1.15. Evolución temporal de la población de ballenas antárticas	31
2.1. Representación de las órbitas para el modelo Lotka-Volterra original	42
2.2. Evolución temporal de presas y depredadores en el modelo Lotka-Volterra básico. Se han tomado $x_0 = 0,35$, e $y_0 = 1,25$	43
2.3. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie	48
2.4. Órbitas para el modelo predador-presa de Lotka-Volterra con competencia intraespecie. $P \notin C_+$	49
2.5. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte dentro de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie	50
2.6. Órbitas para el modelo predador-presa de Lotka-Volterra con competencia intraespecie. $P \in C_+$	51

2.7. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia interespecie	54
2.8. Órbitas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. $P \notin C_+$. y -isoclina por encima de x -isoclina	54
2.9. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia interespecie	56
2.10. Órbitas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. $P \notin C_+$. x -isoclina por encima de y -isoclina	57
2.11. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas coincidentes	58
2.12. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 1	61
2.13. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 2	61
2.14. Órbitas e isoclinas para el modelo cooperativo de Lotka-Volterra. Isoclinas no se intersecan en C_+ . Caso 1	63
2.15. Órbitas e isoclinas para el modelo cooperativo de Lotka-Volterra. Las isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 2	64
4.1. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H > r\frac{K}{4}$	79
4.2. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H = r\frac{K}{4}$	80
4.3. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H < r\frac{K}{4}$	81
4.4. Análisis de los puntos críticos y la evolución temporal según los valores de H	81
4.5. Evolución temporal según los valores de H , para x_0 mayor que cualquier punto crítico. $r = 1, K = 2$	82
4.6. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 1,4$	83
4.7. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 0,5$	83
4.8. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 0,2$	84
4.9. Representación para el modelo logístico del rendimiento frente al esfuerzo E , para un $t \rightarrow \infty$	84
4.10. Intersecciones de la curva de crecimiento y la recta de faenado con esfuerzo constante. Crecimiento logístico	85
4.11. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a . competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 1	90
4.12. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 1	90
4.13. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a . competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 2	91

4.14. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 2 .	91
4.15. Retrato de fase con variaciones locales para el S ^a . competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 3	92
4.16. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 3 .	92
4.17. Retrato de fase con variaciones locales para el S ^a . competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 4	93
4.18. S ^a . competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 4	93
4.19. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=0.2	96
4.21. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=0.6	96
4.20. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=0.4	97
4.22. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=0.8	97
4.23. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=1.0	98
4.24. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. H=1.2	98
4.25. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. E=0.002	101
4.26. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. E=0.05101	
4.27. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. E=0.2102	
4.28. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. E=0.5102	
4.29. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. E=1	103
4.30. Órbitas para el sistema predador-presa descrito en las ecuaciones predador-presa sin faenado (), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 150$	107
4.31. Órbitas para el sistema predador-presa descrito en las ecuaciones predador-presa sin faenado (4.10), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$	107
4.32. Órbitas para el sistema predador-presa descrito en las ecuaciones predador-presa sin faenado (4.10), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$	108
4.33. Órbitas para el sistema predador-presa sin faenado descrito en las ecuaciones (4.10), con $K \leq r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$	108
4.34. Representación de las isoclinas y de la tendencia de la variación de las órbitas para el sistema predador-presa con faenado de producción constante (4.13)	110
4.35. Representación de la tendencia de la variación de isoclinas y puntos críticos al disminuir la producción, para el sistema predador-presa con faenado de producción constante (4.13)	111

4.36. Órbitas, isoclinas y puntos críticos para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13), y $K > r_y/\beta$	112
4.37. Isoclinas y puntos críticos para el sistema predador-presa con faenado creciente de ambas especies en el sistema (4.13), y $K > r_y/\beta$	114
4.38. Órbitas e isoclinas para el sistema predador-presa con faenado constante fuerte de ambas especies (4.13), y $K > r_y/\beta$	115
4.39. Isoclinas y puntos críticos para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13), y $K \leq r_y/\beta$	116
4.40. Órbitas e isoclinas en C_+ para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13), y $K \leq r_y/\beta$	117
4.41. Caso A: los puntos $P \in C_+$ y $Q \in C_+$ son significativos biológicamente. Estudio gráfico de las isoclinas y las variaciones locales	119
4.42. Caso B: El punto $Q \in C_+$ es significativo biológicamente. El punto P se halla por debajo del eje x	120
4.43. Caso C: El punto O se halla en el cuadrante positivo y es significativo biológicamente. Los puntos P y Q se hallan fuera de C_+	121
4.44. Caso A, ejemplo 1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y $P \in C_+$ y $Q \in C_+$	124
4.45. Caso A, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, con $P \in C_+$ y $Q \in C_+$	124
4.46. Caso B, ejemplo 1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \in C_+, P \notin C_+$	125
4.47. Caso B, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \in C_+, P \notin C_+$	125
4.48. Caso C, ejemplo 1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \notin C_+, P \notin C_+$	126
4.49. Caso C, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \notin C_+, P \notin C_+$	126

INTRODUCCIÓN

Mediante el presente trabajo de fin de postgrado se intenta primeramente hacer una síntesis de los tópicos principales dentro del estudio de la dinámica de poblaciones. Se trata de una especialidad de la matemática aplicada que se enmarca en la disciplina de la biología matemática. Dicha disciplina tuvo su nacimiento en los años 20 del siglo pasado, con algunas aportaciones previas, y su estudio ha discurrido en paralelo al desarrollo de otras ramas en el marco del análisis de los sistemas dinámicos, que comparten para algunos casos particulares el patrón de las ecuaciones diferenciales que las articulan. Me refiero aquí a la teoría del caos, y a la teoría de bifurcaciones, campos de investigación muy activos durante todo el siglo XX, y cuyo interés mantiene su vigencia.

Este primer foco de atención se centra en los aspectos fundamentales del estado de desarrollo actual de la dinámica poblacional. Esto es, como punto de partida introductorio, nos fijaremos en los modelos de una especie y los de dos especies, así como en los conceptos matemáticos necesarios para estudiar los sistemas poblacionales. Se pondrá especial atención en los trabajos pioneros llevados a cabo por los matemáticos Alfred J. Lotka y Vito Volterra. Estas tareas se llevan a cabo en los dos primeros capítulos.

En el capítulo tercero se tratan los sistemas de Lotka-Volterra para un número de especies mayor que dos. Es decir, en él se generalizan los aspectos tratados en el segundo capítulo, aplicándolos a ecosistemas con mayor diversidad biológica, y atendiendo a las relaciones de interdependencia que existen entre las especies que los habitan.

Dado que los temas tratados en los tres primeros capítulos pueden considerarse como tópicos sobradamente conocidos y analizados dentro de esta área de estudio, que surgen de manera natural ante la necesidad de introducción del tema, y que no constituyen novedad dentro de la disciplina de la dinámica de poblaciones, en su momento tomé la decisión de basarme en parte, para la confección del TFM, en un excelente trabajo fin de máster previo, realizado en el año 2011 por el entonces alumno Alfredo Cano Cancela, sin perjuicio a mi entender contra dicha persona ni contra la evaluación objetiva de este TFM que aquí describo. En esencia mi pauta de trabajo para los tres primeros capítulos consistió en utilizar el mencionado TFM, titulado *Sistemas de Lotka-Volterra en dinámica poblacional*, así como otros textos que figuran en la bibliografía, y elaborar una síntesis o resumen de lo allí expuesto. Reitero que se trata de tópicos y no de contribuciones conceptualmente originales, por tratar temas ya muy trabajados, que constituyen los aspectos básicos sobre los que se fundamenta la investigación actual y que surgen de manera

natural en el orden empleado en la presente exposición. Esta descripción “a vista de pájaro” resulta imprescindible para la introducción de lo estudiado en el cuarto capítulo, que es la parte de este TFM que tiene mayor aportación personal propia. Y resultaría además indispensable fuese cual fuese el contenido o naturaleza de dicho capítulo, para ponerlo en contexto sobre las bases de la dinámica poblacional.

Para finalizar, en el cuarto y último capítulo, se realiza el estudio mediante modelos matemáticos de la variabilidad poblacional en ecosistemas en los que se extraen ejemplares de manera “artificial”, esto es, mediante prácticas pesqueras o cinegéticas. Se realiza este análisis con el objeto de conocer cómo varían las poblaciones según distintas estrategias de pesca/capturas, y de averiguar las condiciones que deben evitarse para obtener un máximo rendimiento económico, sin forzar la extinción de las especies de interés. Se presenta además una introducción a las problemáticas existentes en las pesquerías, relacionadas con la búsqueda de un equilibrio óptimo entre el rendimiento económico y la supervivencia de las especies, sin la que la práctica de la pesca no tendría cabida.

MODELADO DE POBLACIONES CON UNA ÚNICA ESPECIE

Los modelos de poblaciones son sistemas dinámicos constituidos por un conjunto de una o varias ecuaciones diferenciales, cuyo objeto es hacer una predicción lo más fina posible de la evolución a lo largo del tiempo del número de individuos, o de su densidad espacial, para un cierto número de especies que conviven en el mismo ecosistema.

Para lograr tal fin se toman como punto de partida las condiciones de contorno (en este caso las condiciones iniciales), y se postulan de una forma cuantificada “ad hoc”, no deducidas de forma empírica, unas relaciones de interdependencia recíproca de las especies y de relación con el lugar en el que se hallan, atendiendo a sus necesidades biológicas. Cada ecosistema está formado por una cierta cantidad de especies, las cuales siguiendo la pirámide trófica local interactúan según la relación predador-presa. Asimismo también pueden competir ciertas especies por los mismos recursos (que lógicamente son limitados), o puede haber competencia entre los individuos de una misma especie por coexistir en un determinado enclave. También se da el caso a veces de cooperación entre especies (simbiosis).

Estas cuatro formas de relación son las que cuantitativamente se proponen en los sistemas de ecuaciones diferenciales que dirigen la dinámica de un determinado biotopo. Como son relaciones muy complejas, los modelos también pueden mostrar una gran complejidad, haciéndolos incluso, según el caso, intratables para los medios analíticos y computacionales de que se dispone hoy en día.

Para arrancar en el estudio de este tipo de modelos, debemos empezar por lo tanto con los sistemas más simples, que son los formados por una sola especie. En estos modelos se supone a la especie bajo estudio aislada de predadores y presas (se postula la carencia de otras especies con dichos roles), y únicamente dependiente en términos de su supervivencia de los recursos del medio en que habita (como por ejemplo agua o luz).

El caso más próximo donde se dan tales condiciones es el de la propia especie humana, cuya dinámica poblacional fue estudiada por primera vez por el economista Thomas Malthus, a finales del siglo XVIII. Su trabajo [8], realmente simplista, tenía como paradigma resultante el crecimiento/decrecimiento exponencial, que también es conocido como malthusiano en este ámbito de estudio. No está de más dejar aquí constancia de que fueron los resultados de Malthus los que inspiraron en cierta medida la poderosa idea de la selección natural en la mente de Charles Darwin, el mecanismo que emplea la Naturaleza para autoregularse, y que precisamente controla la inhibición o proliferación de los seres vivos portadores de mutaciones dentro de su especie, según sean nefastas o beneficiosas para su adaptación al ecosistema, originando la dinámica de la evolución de las especies. Dicha idea, exhaustivamente racionalizada y probada a partir del registro fósil y de la propia intuición, dio lugar a una gran revolución intelectual cuando en 1859 se publicó por primera vez *El origen de las especies*.

Entran, pues, en el ámbito de este primer apartado, los modelos exponencial y logístico. Éste último es estudiado con más detalle en el capítulo cuarto, donde se trata la aplicación de faenado al mencionado modelo. Consiste en un caso de especial interés para el estudio de la optimización de la explotación de las pesquerías y en sistemas dinámicos donde el ser humano participa mediante capturas de individuos de alguna especie animal. En las secciones que siguen del presente capítulo serán estudiados entonces los sistemas para una especie, incluyendo además de los dos arriba mencionados otros modelos que presentan dependencia temporal y un sistema cuya población está estructurada en distintas edades, con intervención de reclutamiento de ejemplares inmaduros a adultos, y con un determinado lapso temporal implícito entre ambos estados.

1.1. El modelo exponencial o malthusiano

La esencia del trabajo de Malthus consiste en postular que el aumento per cápita de la población en la unidad de tiempo es una constante, que podría interpretarse como la cantidad de nuevos especímenes que por término medio añade al total un individuo cualquiera en el transcurso de dicho lapso temporal. Esto se describe sintéticamente en la ecuación diferencial:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r \quad (1.1)$$

donde x es la cantidad total de individuos o su densidad espacial en un lugar bajo estudio, en un determinado momento temporal; y r es una constante que podemos interpretar como tasa de crecimiento de la población si $r > 0$, o como tasa de decrecimiento hasta la extinción si $r < 0$. Si $r = 0$, entonces tendríamos el caso de que la población se mantendría constante a lo largo del tiempo.

La ecuación diferencial es fácilmente resoluble por integración directa, y proporciona una evolución exponencial regida por la ecuación:

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (1.2)$$

representando $x_0 = x(0)$ la condición de contorno en el instante de partida del análisis.

Es meridianamente claro que el modelo de Malthus es demasiado simple para estudiar la población humana, dado que se abstrae de muchas particularidades determinantes en el análisis. La ecuación diferencial no incluye las dependencias de la evolución poblacional con la variabilidad de la natalidad/mortalidad, emigración o inmigración, eventos diezmantentes como desastres naturales, o abundancia/carestía de recursos clave.

Aún así, el modelo malthusiano mantiene su vigencia cuando tratamos la evolución de poblaciones pequeñas en periodos breves, como por ejemplo los cultivos de bacterias o levaduras. En este sentido, podemos referenciar aquí el estudio realizado por Gause (1934), descrito en [5, pág. 38], en el que se observó que la levadura *Schizosaccharomyces kephir* comenzaba a crecer de modo exponencial, al ser inoculada en un contenedor cerrado (un matraz Erlenmeyer o un tubo de test). En él se había añadido una cantidad limitada de un medio nutriente; y efectivamente se advertía crecimiento exponencial, con la particularidad de que, por existir recursos limitados, dicho aumento de la levadura presentaba un límite o asíntota horizontal, propia del crecimiento logístico. Este tipo de variación temporal se estudiará en (1.2).

La explosión demográfica que predice el modelo para $r > 0$ no resulta fiel a la realidad, puesto que los recursos en un sistema con una única especie son realmente limitados, y por ello el propio ecosistema debe limitar de alguna manera dicho crecimiento. Es por ello que el siguiente paso lógico dentro de los análisis de dichos modelos simplificados consiste en limitar la tasa de crecimiento a medida que aumenta la población, limitación desarrollada en el siguiente tópico de esta síntesis, que se trata en la sección que versa sobre el modelo logístico.

1.2. El modelo logístico

Como se vio en la anterior sección, un crecimiento ilimitado para una especie aislada escapa a la lógica demográfica. Es por ello que al modelo malthusiano ha de imprimírsele una limitación en la tasa intrínseca de crecimiento, de modo que esta tasa disminuya al aumentar la población. De esta manera cada aumento de individuos en la población actúa disminuyendo los incrementos siguientes, quedando dicha cantidad de individuos constreñida a un aumento con asíntota horizontal como límite. Por lo tanto la ecuación diferencial que se presentó en la anterior sección ha de ser modificada según la siguiente apariencia:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = g(x) \quad (1.3)$$

donde $g(x)$ es una función que disminuye cuando aumenta x . En base a esta filosofía, en el siglo XIX el matemático P. F. Verhulst introdujo una formulación [15] para la ecuación diferencial muy sencilla, y que se expresa así:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r \left(\frac{K-x}{K} \right) \quad (1.4)$$

Esta fórmula sintetiza el postulado de que lo que un individuo típico añade a la población por término medio en la unidad de tiempo es una cantidad que varía directamente con la tasa intrínseca de crecimiento (lo que añadiría si el medio no impusiese limitaciones) y con otra tasa de crecimiento que es menor cuanto más se aproxima la población a un valor de K individuos (valor conocido como capacidad de carga o nivel de saturación del modelo), y que alcanzaría el valor 0 en un tiempo infinito cuando el número de individuos (o la densidad de población) llegase a valer K .

La ecuación diferencial (1.4) tiene una resolución analítica sencilla, por ser de tipo Bernoulli. Se puede integrar directamente, y el resultado es la siguiente ley matemática, conocida como modelo logístico:

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

Si igualamos a cero la tasa de cambio de $x(t)$ en la ecuación (1.4) obtenemos los valores de x en los que potencialmente se puede alcanzar el equilibrio (sólo podría darse cuando las derivadas primera y segunda respecto al tiempo de x fueran nulas, aunque como se verá en el siguiente párrafo, basta que la derivada primera se anule en x y la segunda sea negativa en un entorno del valor considerado). Estos valores se llaman puntos críticos, y para este modelo logístico se obtienen en $x = 0$ y en $x = K$.

En esta sección y en las sucesivas se obtendrán para cada caso los puntos críticos de cada modelo, y a estos puntos se los calificará como estables o inestables. Hay aquí un cierto parecido con los conceptos de equilibrio estático y equilibrio dinámico usados en física. El equilibrio estático se produce cuando un objeto, susceptible de moverse, tiene velocidad y aceleración nulas. Por su parte el equilibrio dinámico se produce cuando la velocidad es distinta de cero, pero la aceleración es nula.

Con cierta semejanza a lo descrito en el anterior párrafo, de manera intuitiva, pero no con rigor matemático, un punto crítico de una ecuación diferencial podemos interpretarlo como “estable” cuando la derivada temporal de la función $\frac{dx}{dt}$ es negativa. Esto es así ya que, como dicha derivada es negativa en un entorno del punto crítico, un incremento positivo de x a partir del punto significará una disminución de $\frac{dx}{dt}$, con lo que x disminuirá, contrarrestándose así el incremento original. Si, por otra parte, se produce un incremento negativo (decremento) de la

variable x a partir del punto crítico, el valor de $\frac{dx}{dt}$ será positivo, y por tanto el decremento original será contrarrestado con el incremento causado por dicha derivada positiva. De esta manera, el valor de la variable x tenderá a permanecer inmóvil u oscilante en ese punto crítico x . Del mismo modo, podríamos caracterizar intuitivamente los puntos críticos “inestables”, como aquéllos que presentan una derivada de $\frac{dx}{dt}$ positiva. Esto da lugar a que como por continuidad dicha derivada es positiva en un entorno del punto crítico “inestable”, el valor de x escapará del valor presente en ese punto, porque cada vez dicha derivada, en un entorno del punto, tendrá una cuantía mayor. Un análisis de este tipo se ha realizado en [5, págs. 26-27]. Aún así, remitimos al lector a 2.1, para ver allí las rigurosas definiciones desde el punto de vista matemático de los conceptos de estabilidad e inestabilidad de un punto crítico.

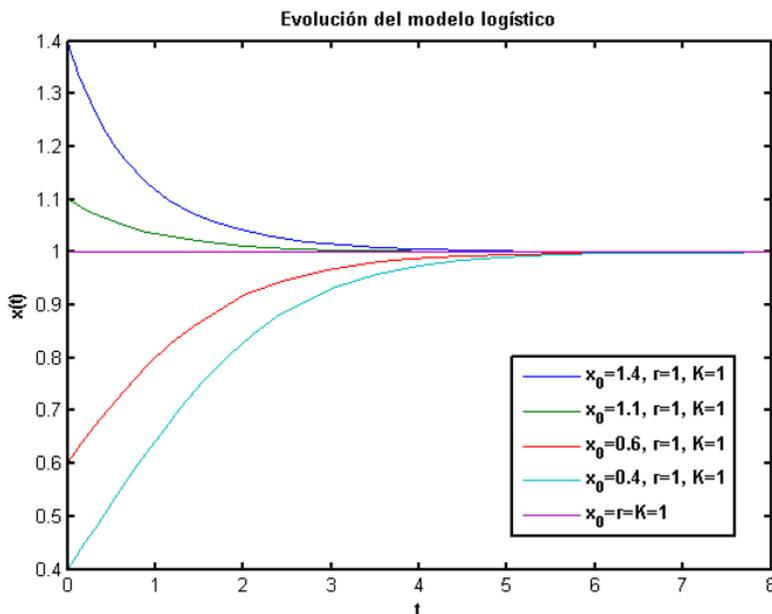


FIGURA 1.1. Ejemplos de evolución logística.

Para este caso particular del modelo logístico, se tiene que $x(t) = 0$ es un punto de equilibrio inestable, mientras que $x(t) = K$ es un punto de equilibrio estable. Para x_0 menor que K , la solución crece al principio de un modo casi exponencial, y a medida que la cuantía de la población aumenta, la tasa de crecimiento es menor, convergiendo el valor de x a la asíntota horizontal $x = K$ cuando t tiende a infinito. Si por el contrario x_0 es mayor que K , la población disminuye al principio de forma bastante rápida, y sigue haciéndose cada vez más pequeña, teniendo el mismo valor de K como límite cuando $t \rightarrow \infty$.

1.3. El modelo logístico con umbral

Modificando la ecuación diferencial logística, se puede modelar el hecho de la necesidad de un umbral de población para que la especie bajo estudio pueda sobrevivir. Si la cantidad de individuos de dicha especie se halla en algún momento por debajo del mencionado umbral, la especie acaba por extinguirse. En caso contrario, si en todo momento los individuos son en número mayores que el valor umbral, el comportamiento es idéntico al que se consigue con el modelo logístico, esto es, un valor de saturación igual a K , tal que si la población es para $t = 0$ menor que dicho valor y mayor que el umbral, su tendencia será creciente y con asíntota horizontal en K . Si es para $t = 0$ mayor que K , su evolución será decreciente con límite K . La ecuación diferencial es en este caso, teniendo presente que $K > T$:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = -r \left(\frac{T-x}{T} \right) \left(\frac{K-x}{K} \right) \quad (1.5)$$

Puesto que se trata de una ecuación en variables separadas, expresable en términos de fracciones simples, es posible solucionarla de forma analítica, aunque el resultado queda calculado de forma implícita, tal y como se obtiene a partir de las siguientes operaciones:

$$\begin{aligned} \int_{x_0}^x \left(\frac{T}{T-x} \right) \left(\frac{K}{K-x} \right) \left(\frac{1}{x} \right) dx &= \int_0^t -r dt \\ \int_{x_0}^x \left(\frac{A}{T-x} \right) + \left(\frac{B}{K-x} \right) + \left(\frac{C}{x} \right) dx &= -rt \\ \int_{x_0}^x \frac{KT}{(T-x)(K-x)x} dx &= \int_{x_0}^x \frac{Ax(K-x) + Bx(T-x) + C(T-x)(K-x)}{(K-x)(T-x)x} dx = -rt \end{aligned}$$

Sustituyendo en el término intermedio con $x = K$, $x = T$ y $x = 0$, se obtienen los siguientes valores para A , B y C :

$$A = \frac{K}{K-T}, \quad B = \frac{T}{T-K}, \quad C = 1$$

de tal manera que se tiene:

$$\int_{x_0}^x \frac{K}{(K-T)(T-x)} + \frac{T}{(T-K)(K-x)} + \frac{1}{x} dx = -rt$$

Si se hacen los cambios $T-x = t'$ y $K-x = s'$, obtenemos:

$$[\ln x]_{x_0}^x - \frac{K}{K-T} \int_{T-x_0}^{T-x} \frac{1}{t'} dt' - \frac{T}{T-K} \int_{K-x_0}^{K-x} \frac{1}{s'} ds' = -rt$$

Elevando e a los dos miembros de la anterior expresión y operando, se puede llegar a la siguiente ecuación:

$$x(T-x)^{\frac{-K}{K-T}}(K-x)^{\frac{-T}{T-K}} = x_0(T-x_0)^{\frac{-K}{K-T}}(K-x_0)^{\frac{-T}{T-K}} e^{-rt} \quad (1.6)$$

x_0 se puede hallar en los tres rangos siguientes, atendiendo a los valores de umbral y de capacidad de carga:

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

Los puntos críticos de la ecuación logística con umbral se encuentran en $x = 0$, $x = T$, y $x = K$, siendo $x = 0$ y $x = K$ soluciones asintóticamente estables, y $x = T$ inestable. Como la solución (1.6) no presenta a la variable x de forma explícita en función de t , se requiere resolución numérica de (1.5). Para ello se ha utilizado la función `ode45`, dentro del paquete de programación *Matlab*, con el que se han generado todas las gráficas de este trabajo. El método numérico que se usa en dicha función es el de *Runge-Kutta*.

En la gráfica 1.2 se muestran algunas soluciones obtenidas mediante dicha operativa.

1.4. Análisis cualitativo para distintas leyes de crecimiento

Normalmente, cuando se usa el modelo logístico como ley de crecimiento, se suele asumir que la población sigue este modelo en ausencia de faenado, y se intentan hallar los parámetros r (tasa intrínseca de crecimiento) y K (capacidad de carga), así como la población inicial x_0 que se ajustan mejor a los datos experimentales, aún a sabiendas de que dichos valores son difíciles de obtener, y por lo tanto están sujetos a error. La propiedad de que un cambio pequeño en el valor inicial x_0 de una solución tiene sólo una pequeña influencia en el comportamiento de la solución al tender $t \rightarrow \infty$, se denomina *estabilidad* de la solución. Lógicamente el objeto del empleo de modelos de crecimiento es que se ajusten lo mejor posible a la realidad. Por lo tanto si una pequeña perturbación ocasiona un cambio grande en la solución (esto es, ausencia de *estabilidad*), entonces la entredicha solución no se puede considerar como buena.

Conviene recordar que el modelo logístico consiste en una formulación hipotética (incluso serviría el apelativo de heurística), y no el resultado de una ley o principio fundamental. Ésto sugiere la posibilidad del estudio de muchos otros modelos aplicables, a los que se pueden someter a análisis sus propiedades inherentes, en lugar de aquellas propiedades que se obtienen específicamente de la interpretación de aquél. En ese sentido, a una propiedad que se manifiesta

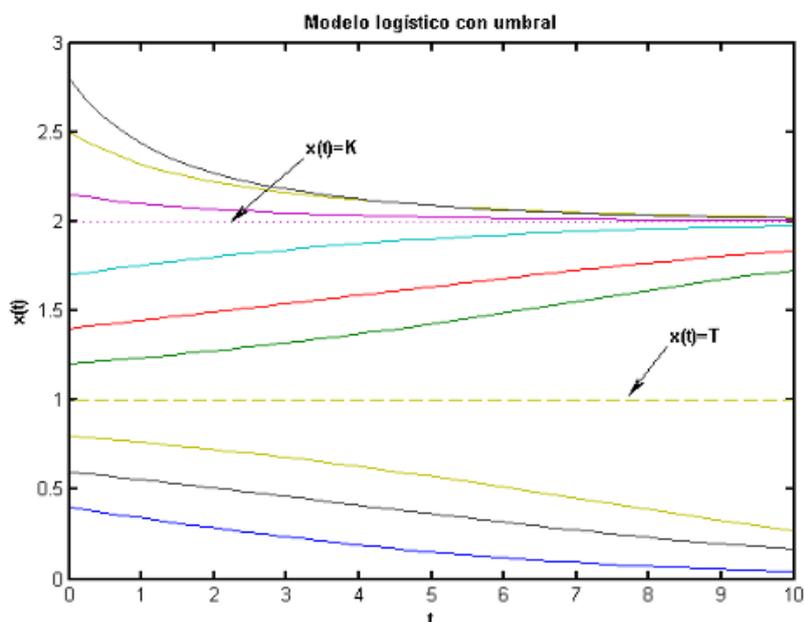


FIGURA 1.2. Ejemplos de evolución logística con umbral.

en una gran cantidad de modelos se le denomina *robusta*, para indicar que es biológicamente significativa.

Para encontrar propiedades *robustas*, se deben deducir las propiedades de las soluciones directamente a partir de la ecuación diferencial, de forma independiente de las expresiones matemáticas de las soluciones.

Aplicando estas ideas al modelo logístico, y sirviendo de ejemplo, la derivada de una solución $x(t)$ que se obtenga de dicho modelo, resulta ser el término derecho de la ecuación logística

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

Este término es positivo si $0 < x < K$, nulo si $x = 0$ o $x = K$, y negativo si $x < 0$ o $x > K$. Por lo tanto una solución $x(t)$ es una función creciente de t cuando $0 < x(t) < K$ y una función decreciente de t cuando $x(t) > K$. (El caso $x(t) < 0$ no tiene sentido biológico). Las constantes $x = 0$ y $x = K$ son soluciones triviales. Si se deriva la ecuación logística respecto a t se obtiene

$$\frac{d^2x}{dt^2} = r \left(1 - \frac{2x}{K}\right) \frac{dx}{dt} = r^2 x \left(1 - \frac{2x}{K}\right) \left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

De esto se deduce que $(d^2x)/(dt^2)$ cambia de signo cuando x cruza la línea horizontal $x = K/2$, y por lo tanto que cualquier solución que cruce esta línea tiene un punto de inflexión en el punto de

corte. Si $x(t) < K$ para algún t , entonces la gráfica de $x(t)$ no puede cruzar la línea $x = K$ (por la unicidad de las soluciones) y es creciente para todo t . Por lo tanto, $x(t)$ tiene un límite al tender $t \rightarrow \infty$, y los únicos límites posibles son aquéllos en los que se anula el término derecho de la ecuación diferencial, esto es $x = 0$ o $x = K$. Como las soluciones cerca de $x = 0$ tienden a escapar de $x = 0$, tienden hacia K cuando $t \rightarrow \infty$. Cualquier solución $x(t)$ que se halla sobre K decrece para todo t , y por la misma razón tiende a K cuando $t \rightarrow \infty$. Por lo tanto, se puede ver que cualquier solución no negativa tiende a K cuando $t \rightarrow \infty$, a excepción de la solución constante $x = 0$. Toda esta información ha sido extraída de la propia ecuación diferencial, sin necesidad de resolverla.

Aparte del modelo logístico, ya estudiado, que se rige por una ecuación del formato $\dot{x} = xr(x) = x(r(1 - x/K))$, han sido obtenidos por otros autores otros modelos poblacionales basados en el mismo patrón $\dot{x} = xr(x)$, como por ejemplo los que a continuación se sintetizan

$$r(x) = r \log \frac{K}{x}, \text{ por Gompertz, 1825.}$$

$$r(x) = \frac{r(K - x)}{K + ax}, \text{ por F. Smith, 1963.}$$

$$r(x) = r \left(1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\theta \right), \text{ por Ayala, Gilpin, y Ehrenfeld, 1973.}$$

$$r(x) = r \exp^{1-x/K} - d, \text{ por Nisbet y Gurney, 1982.}$$

En el empleo de alguno de estos modelos para estudiar un problema de población, se debería primeramente asumir una expresión concreta para $r(x)$, experimentar, y ajustar los datos resultantes al patrón supuesto para obtener una estimación de los parámetros del modelo. Posteriormente se compararían otras observaciones con las predicciones del modelo para juzgar su validez. Dado que en los modelos de $r(x)$ expuestos, su abordaje mediante integración sería muy complejo, ésto hace particularmente interesante un análisis cualitativo de la ecuación diferencial.

Si en el modelo

$$\dot{x} = xr(x)$$

la función $r(x)$ es no negativa y decreciente para $0 \leq x \leq K$, entonces se dice que se trata de un *modelo con compensación*. En caso contrario, si la tasa de crecimiento per cápita $r(x)$ es creciente para valores de x pequeños, se denomina un *modelo con descompensación*. Si la tasa de crecimiento per cápita es realmente negativa para x pequeños, entonces se dice que se trata de un *modelo con descompensación crítica*. En estudios sobre pesquerías tanto el modelo con descompensación como el de descompensación crítica tienen mayor relevancia que los modelos con compensación, a pesar de ser éstos los más estudiados.

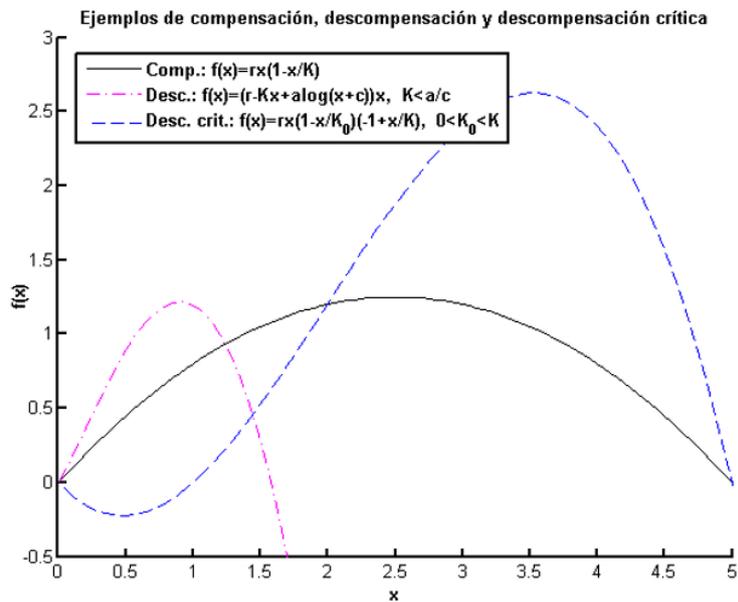


FIGURA 1.3. Ejemplos de leyes de crecimiento con compensación, descompensación y descompensación crítica.

Más formalmente, un modelo con compensación se caracteriza por las condiciones

$$r(x) \geq 0, \text{ para } 0 \leq x \leq K.$$

$$r'(x) \leq 0, \text{ para } 0 \leq x \leq K.$$

Para un modelo con descompensación se asume

$$r(x) \geq 0, \quad r''(x) \leq 0 \quad \text{para } 0 \leq x \leq K,$$

$$r'(x) > 0, \quad \text{para } 0 < x < K^*,$$

$$r'(x) < 0, \quad \text{para } K^* < x < K.$$

Por lo tanto, $r(x)$ alcanza un máximo en K^* , y como se verifica que

$$\lim_{x \rightarrow 0} r(x) = \lim_{x \rightarrow 0} \frac{f(x)}{x} = f'(0),$$

se sigue que $f'(0) < r(K^*)$. Como consecuencia, se tiene que la línea que une el origen con el punto $(K^*, f(K^*))$ en la curva de crecimiento $y = f(x)$, y que tiene pendiente $r(K^*)$, yace sobre la tangente a la curva de crecimiento en el origen. Además de esto, se tiene

$$f'(x) = xr'(x) + r(x),$$

$$f''(x) = xr''(x) + 2r'(x),$$

de tal manera que $f''(0) = 2r'(0) \geq 0$, y

$$f''(K^*) = K^* r''(K^*) + 2r'(K^*) = K^* r''(K^*) < 0.$$

Esto demuestra que la curva de crecimiento tiene un punto de inflexión en K^* .

Por otra parte, para un modelo con descompensación crítica, se asume que

$$f(x) < 0, \text{ para } 0 < x < K_0,$$

$$f(x) \geq 0, \text{ para } K_0 \leq x \leq K.$$

Bajo estas condiciones, se puede probar que la ecuación $x' = f(x)$ tiene tres puntos de equilibrio: un punto de equilibrio inestable en K_0 , y dos puntos de equilibrio asintóticamente estable en 0 y K . Por lo tanto, si la población inicial está por debajo de K_0 , se extinguirá. En el caso de descompensación crítica, la actividad pesquera/cinegética puede conducir a la población a la extinción, llevando su tamaño por debajo del nivel crítico K_0 , y esta tendencia a la extinción no es reversible, aunque cese el faenado/caza. En la figura 1.3 se han representado tres curvas de crecimiento que siguen los patrones de comportamiento aquí descritos (compensación, descompensación y descompensación crítica). Como ejemplo de un caso real de descompensación crítica se puede mencionar la extinción de la paloma migratoria, que tuvo lugar entre finales del S. XIX y principios del S. XX, a partir de una población inicial de 7 billones de ejemplares [2, pág. 22].

1.5. Modelos con dependencia temporal

Frente a las ecuaciones autónomas, que no presentan dependencia con el tiempo en la tasa de cambio de la población, se va a tratar en esta sección el modelado para una única especie que presenta tasa de crecimiento intrínseca que varía con el tiempo, esto es:

$$r = r(t)$$

Bajo esta premisa, la evolución temporal de $x(t)$ se puede conceptualizar asumiendo que el incremento de población por unidad temporal que provoca un individuo típico es una función de la variable t .

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r(t) \tag{1.7}$$

Claramente, la interpretación de $r(t)$, conocida como tasa reproductiva, va a ser la diferencia entre la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad, esto es:

$$r(t) = n(t) - m(t)$$

De modo trivial, bajo la condición inicial $x_0 = x(0)$, se llega a la solución:

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

Si $r(t) \geq r_0 > 0$, para cualquier valor de t , se da un incremento ilimitado y exponencial (explosión de población).

Por el contrario, si $r(t) \leq -r_1 < 0$, para cualquier $t > t_0$, se produce un decaimiento exponencial, que da lugar a la extinción de la especie.

Cuando $\int_{\epsilon}^{\infty} |r(s)| ds < \infty$, esto es, $x(t) = x_0 e^{\int_{\epsilon}^t r(s) ds} \rightarrow x_0 e^{\alpha}$, la población decrece o aumenta de forma limitada. Una casuística de este tipo podría darse con una evolución de la tasa reproductiva $r(t) = \frac{1}{t^2}$. Otro tanto ocurre con la misma $r(t)$, pero con signo negativo. Para estos estudios debemos de tomar el intervalo (ϵ, ∞) , es decir, el valor de arranque de la población no puede hallarse en $t = 0$, puesto que en dicha abscisa la tasa reproductiva se vuelve infinita y la integral sería divergente. En el primer caso se da un crecimiento que tiende a estabilizarse, debido a que cada vez $r(t)$ es menor al transcurrir el tiempo. Por otra parte cuando la tasa reproductiva $r(t)$ tiene signo negativo, hay una evolución decreciente de la población y que decae de manera acotada. La figura 1.4 sintetiza estos casos particulares, incluyendo también el caso $r(t) = \pm \frac{1}{t}$, que también verifica que la integral entre 0 y ∞ es divergente, siendo no obstante convergente la integral entre un determinado $\epsilon > 0$ y ∞ .

Un tópico de interés especial, en el caso de dependencia temporal de la tasa reproductiva, es aquél en el que $r(t)$ presenta una variación periódica. Esto podría usarse, por ejemplo, para modelar la cuantía de recursos periódicamente variable a lo largo de un año. Partimos de que $r(t)$ es una función periódica de periodo T , esto es, $r(t+T) = r(t)$ y definimos:

$$R = \int_0^T r(t) dt$$

Dependiendo del valor de R , se pueden dar tres casuísticas claramente diferenciadas, que analizaré sucintamente a continuación:

- Si $R > 0$, se produce el resultado $x(t) \rightarrow \infty$. Si suponemos que m es el número de períodos que existen en $[0, t)$, se puede dividir este intervalo en los dos subintervalos que siguen:

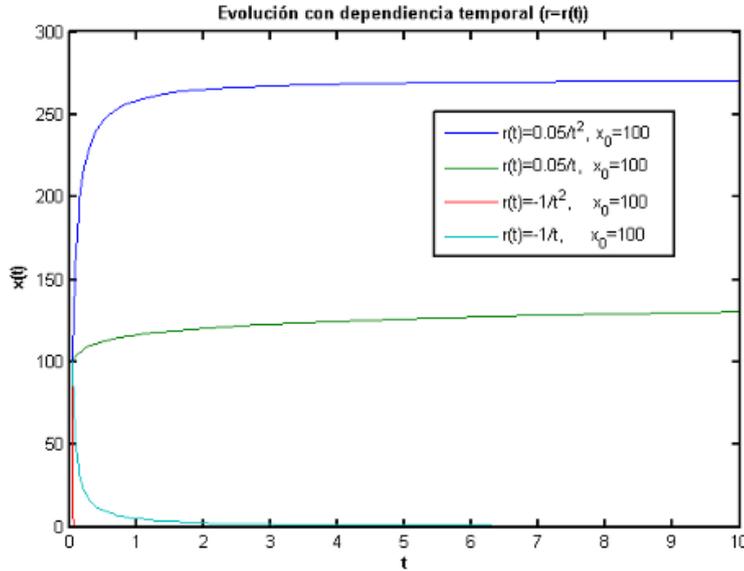


FIGURA 1.4. Evolución temporal para $r(t) = \pm r \frac{1}{t}$, y $r(t) = \pm r \frac{1}{t^2}$.

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

Así, se tiene:

$$x(t) = x_0 e^{\int_0^{mT} r(l) dl} e^{\int_{mT}^t r(l) dl} = x_0 e^{mR} e^{\int_{mT}^t r(l) dl} \quad (1.8)$$

Con el cambio de variable $t_1 = t - mT$, siendo $t_1 \in [0, T)$, podemos obtener

$$x(t) = x_0 e^{mR} e^{\int_0^{t_1} r(l) dl} = e^{mR} x(t_1)$$

La interpretación del último término de esta ecuación nos lleva a ver que la población $x(t)$ tiende a infinito cuando $t \rightarrow \infty$, porque en ese caso habría un número m indefinidamente grande de períodos incluidos en el intervalo bajo análisis.

- Si $R = 0$, claramente se puede ver que $x(t)$ es una función periódica, puesto que en (1.8), cuando $t = rT$, que equivale a decir que $m = r - 1$, se obtiene $x(rT) = x(0)$, con lo cual se observa una repetición continua del ciclo. Se muestra al final de esta enumeración de

tipologías un ejemplo de este tipo, graficado en la figura 1.5, con una función $r(t)$ definida del siguiente modo:

$$r(t) = \begin{cases} (\cos(t))^{1,5}, & \text{si } 0 \leq t < \pi \\ -(\cos(t))^{1,5}, & \text{si } \pi \leq t < 2\pi \end{cases}$$

- Si $R < 0$, entonces la población $x(t)$ tiende a cero, al incrementarse t hacia el infinito.

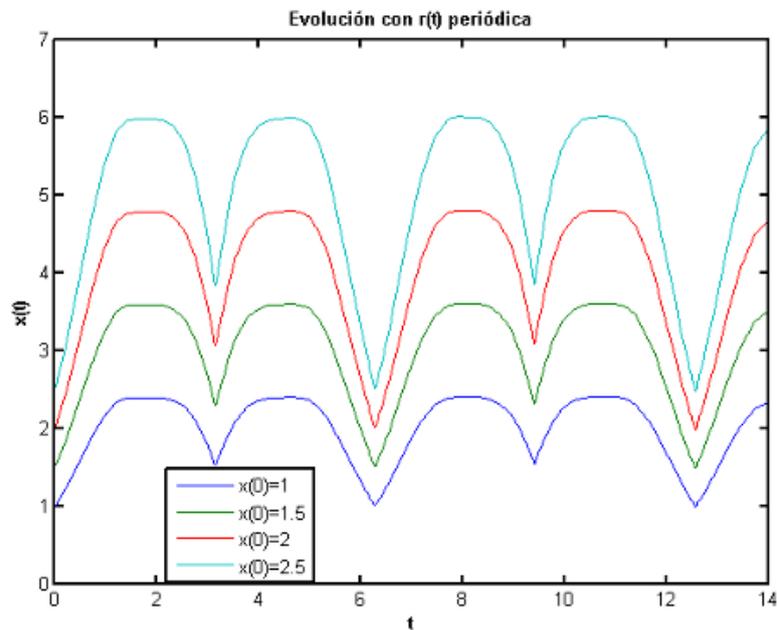


FIGURA 1.5. Evolución temporal para $r(t)$ periódica, con $R = \int_0^T r(t)dt = 0$.

1.6. Modelado genérico: $r = r(t, x)$

El caso más general en los modelos de variación demográfica de una sola especie es aquél en el que la tasa intrínseca de crecimiento es función del tiempo y de la población instantánea. La dependencia más usual que se da en este sentido es que, al ser los recursos limitados, la tasa de natalidad disminuye y la de mortalidad aumenta según va aumentando la población, porque cada vez hay más competencia por ellos. De esta forma, se tiene:

$$r(t, x) = n(t, x) - m(t, x)$$

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

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

Entonces, según estas condiciones, la ecuación diferencial toma la siguiente apariencia:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r(t, x) \quad (1.9)$$

El miembro de la izquierda es una función homogénea de grado cero en la variable x . Para una constante $p > 0$ tenemos:

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

Por lo tanto, el miembro derecho de (1.9) también es una función homogénea, y así se puede escribir:

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

De esta forma, si consideramos la constante $K > 0$, que se identifica con la cantidad máxima de individuos que admite el ecosistema, se puede expresar:

$$r(t, x) = r\left(t, \frac{x}{K}\right)$$

Si suponemos que $r(t, x)$ es una función que admite desarrollo en serie de Taylor en el entorno de $x = 0$, tenemos:

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

Bajo los supuestos de que $\frac{x}{K} \ll 1$, de que $r_0(t) > 0$ (hay crecimiento positivo en un entorno de 0), y de que $r(t, x)$ es continua en la variable x , podemos quedarnos únicamente con la variación lineal (linealización de $r(t, x)$ en torno a $x = 0$), eliminando los términos de grado igual o superior a 2. De esta forma se tiene:

$$r(t, x) = r_0(t) + r_1(t) \left(\frac{x}{K}\right) = r_0(t) \left\{ 1 + \frac{r_1(t)x}{r_0(t)K} \right\}$$

Identificando $r(t) = r_0(t)$, y $K(t) = \frac{-Kr_0(t)}{r_1(t)}$, se obtiene la expresión para la variación de $r(t, x)$:

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

Las funciones $r(t)$ y $K(t)$ son dos funciones continuas que representan respectivamente la tasa de crecimiento intrínseco y la capacidad de carga instantáneas. Si ahora reemplazamos el aquí calculado $r(t, x)$ en la ecuación diferencial (1.9), se llega al modelo logístico dependiente del tiempo, según una expresión similar a la del modelo logístico original, pero con variación temporal, esto es:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r(t) \left\{ \frac{K(t) - x}{K(t)} \right\} \quad (1.10)$$

Con este modelo se podría ser aproximadamente fiel a una gran cantidad de escenarios biológicos, aunque de entrada existen tres que atraen mayor interés, por corresponderse con situaciones que posiblemente serían las más frecuentes, a saber:

- $r(t)$ y $K(t)$ son constantes. Este es el modelo logístico original.
- $r(t)$ es una función periódica del tiempo y $K(t)$ es constante. Sería aplicable, por ejemplo, a una especie que realiza una reproducción periódica por presentar celo periódico.

La figura 1.6 muestra la evolución temporal para este caso particular, partiendo de distintos valores x_0 , y teniendo en cuenta una variación periódica de la tasa de crecimiento de la forma $r(t) = \cos(t)$, y un valor de $K = 2$.

- $r(t)$ es una constante y $K(t)$ es variable y positiva. Se aplicaría a un ecosistema en que los recursos son variables temporalmente, debido a la variación estacional.

El comportamiento que se da en estas tres casuísticas se puede sintetizar de la siguiente manera:

- El primer caso ya ha sido tratado y tiene como solución la ecuación logística.
- Cuando la tasa de crecimiento intrínseca es periódica de período T y la capacidad de carga $K(t) = K$ es constante, el modelo logístico dependiente del tiempo, representado en la ecuación diferencial (1.10), da lugar, mediante una resolución por integración directa, a una solución que adquiere la forma:

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

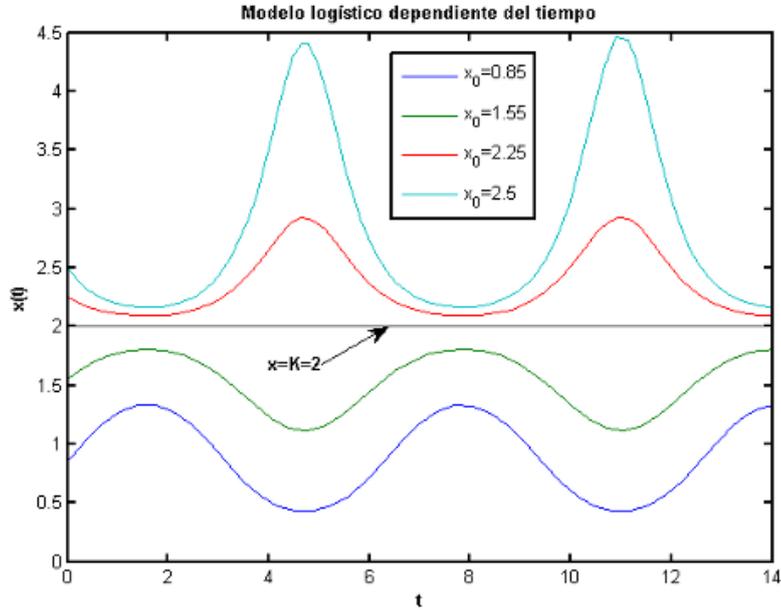


FIGURA 1.6. Evolución temporal para $r(t) = \cos(t)$, $K = 2$.

Al ser $r(t)$ periódica, podemos hacer $r(t) = r(t_1)$, donde $t = nT + t_1$, $t_1 \in [0, T)$. Identificando $R = \int_0^T r(l) dl$, resulta ser $\int_0^T r(l) dl = nR + \int_0^{t_1} r(l) dl$, con lo que la solución adquiere la apariencia siguiente:

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

Se pueden dar entonces tres casos según el valor de R . Si este valor R es mayor que 0, entonces $x(t) \rightarrow \infty$, al tender t a infinito. Si R es menor que 0, entonces $x(t) \rightarrow 0$, al crecer t también indefinidamente. Si no se da ninguno de los dos supuestos anteriores, esto es: $R = 0$, se produce el resultado de que $x(t) = x(t_1)$, con lo cual pasa a ser la solución periódica de período T .

- Por último podemos tener en cuenta el caso de que la tasa r es una constante mayor que cero, mientras que $K(t) > 0$ presenta dependencia temporal. Si sustituímos estos valores en (1.10), podemos obtener la ecuación diferencial siguiente:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r \left\{ \frac{K(t) - x}{K(t)} \right\}, \text{ con } K(t) > 0$$

Esta ecuación particular se puede resolver analíticamente, por ser de tipo Bernoulli, llegando a la solución:

$$x(t) = \frac{x_0 e^{rt}}{x_0 r \int_0^t \frac{e^{rl}}{K(l)} dl + 1}$$

1.7. Uso de modelos en tiempo discreto para evolución logística

Se da el caso en muchas especies de que la generación progenitora no coincide en el tiempo con la nueva generación de descendientes. Se producen estas circunstancias por ejemplo en gran cantidad de especies de insectos.

Para analizar esta forma de evolución poblacional se adecúan mucho mejor los modelos en tiempo discreto según ecuaciones en diferencias. Los modelos continuos están basados en ecuaciones diferenciales y existencia simultánea de padres e hijos, pero cuando no se da tal simultaneidad la mejor forma de estudiar la variación de la población es usando modelos discretos.

El modelo logístico en tiempo discreto se rige por una ecuación similar a (1.4), pero que al discretizarse toma la apariencia:

$$\frac{y_{n+1} - y_n}{y_n} = r \left(\frac{K - y_n}{K} \right) \quad (1.11)$$

Esta igualdad se puede interpretar conceptualmente en el sentido de que el número de individuos de la nueva generación de la población, aportados por un individuo típico de la generación padre, es el producto de la tasa de crecimiento intrínseca por otra cantidad que es menor cuanto mayor sea la cuantía de la generación padre. Se trata claramente de los mismos supuestos heurísticos que los que Verhulst tuvo en cuenta en su modelo en tiempo continuo.

Si definimos $R = 1 + r$, y manipulamos la ecuación en diferencias (1.11), se deduce la siguiente expresión recursiva:

$$x_{n+1} = R x_n (1 - x_n) \quad (1.12)$$

ecuación a la que se llega haciendo los siguientes cambios de variable:

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

A partir de (1.12) se puede definir una función recursiva no lineal, que según los valores de R puede incluso mostrar un comportamiento caótico, y en cualquier caso no obvio:

$$x \longrightarrow g(x) = Rx(1-x) \quad (1.13)$$

Para que (1.13) tenga consistencia lógica, de tal forma que y no tome valores negativos, nos hemos de limitar a los valores de $x \in [0, 1]$. Bajo este supuesto, el valor máximo se alcanza en $x = \frac{1}{2}$, y dicho valor es $g\left(\frac{1}{2}\right) = \frac{R}{4}$. Para que $g(x)$ tome como máximo $\frac{R}{4}$ y no se escape de $[0, 1]$, R ha de estar comprendido entre 0 y 4. Se analiza a continuación la tipología de las soluciones en función del valor R .

- $0 \leq R \leq 1$: En este caso la solución converge al valor 0. Analizamos gráficamente el caso $R = 0,7$, con distintos valores iniciales $x[0]$, en la figura 1.7.
- $1 < R < 3$: $x = 0$ es un punto de equilibrio inestable, además de que las soluciones convergen al punto fijo $x_f = 1 - \frac{1}{R}$. Analizamos gráficamente los casos $R = 1,5$ y $R = 2,6$, con distintos valores iniciales $x[0]$, en las figuras 1.8 y 1.9, respectivamente.
- $3 \leq R < 3,44$: Aparece el comportamiento denominado *bifurcación*. Para valores de R ligeramente superiores a 3, el punto fijo al que antes se ha hecho alusión $x_f = 1 - \frac{1}{R}$ desaparece, y en su lugar entran en escena dos valores periódicos alternos (es decir, aparece un atractor de período 2). Para $R = 3,3$ se muestra este caso en la figura 1.10.
- $3,44 \leq R < 3,54$: Se produce una nueva bifurcación, apareciendo cuatro valores periódicos. Como ejemplo, se grafica en la figura 1.11 el caso $R = 3,48$. Para que quede claro el patrón periódico, se lleva a cabo un número mayor de iteraciones.
- $3,54 \leq R < 3,5699457\dots$: Otra vez vuelve a haber un “desdoblamiento”, apareciendo ocho valores periódicos, de tal forma que para hacerlos evidentes se necesita un número aún mayor de iteraciones. Se grafica el caso $R = 3,568$ en la figura 1.12.
- $3,5699457\dots \leq R \leq 4$: Se entra ya en el *régimen caótico*, cuya característica es que aparecen infinitos puntos periódicos. A partir de $R = 3,6786$ entran en acción los primeros períodos impares, y al alcanzarse $R = 1 + \sqrt{8} = 3,8284\dots$ se generan ya todos los períodos. Se grafican los casos $R = 3,59$, figura 1.13; y $R = 4$, figura 1.14, en el segundo de los cuales se hace patente la gran aleatoriedad de la evolución.

La prueba rigurosa de que (1.12) se comporta de forma caótica, se detalla en [7, págs. 7-10]. Esta cualidad de variación caótica quiere decir que a partir de dos valores semilla $x_0 = x[1]$ tan próximos como se desee, sus sucesiones recurrentes no tienen por que seguir una pauta de variación temporal ni siquiera parecida, tras haberse producido un número suficiente de iteraciones. Es decir, no se puede predecir la evolución de cualquier secuencia generada por una semilla dada. Además, esta limitación no depende del tratamiento de los datos (no depende del computador).

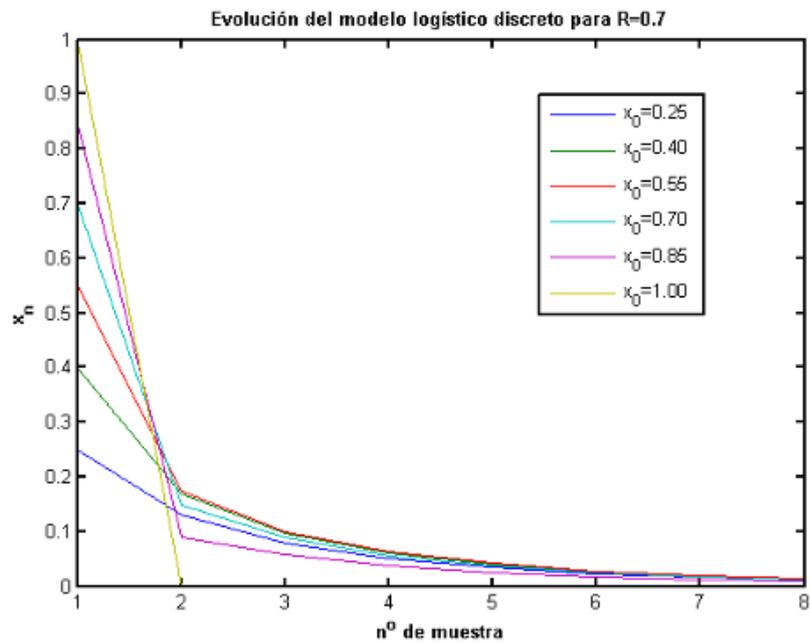


FIGURA 1.7. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 0,7$.

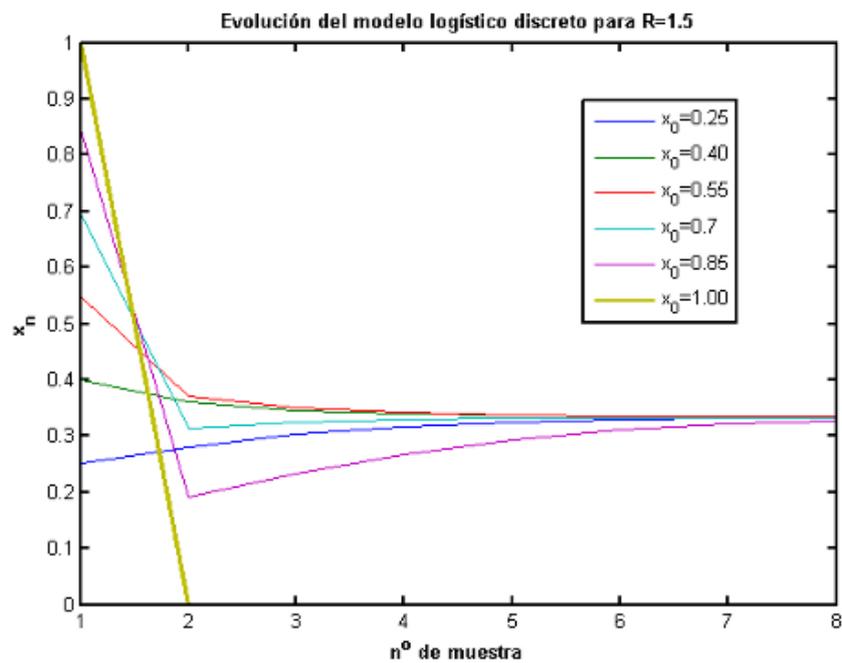


FIGURA 1.8. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 1,5$.

1.7. USO DE MODELOS EN TIEMPO DISCRETO PARA EVOLUCIÓN LOGÍSTICA

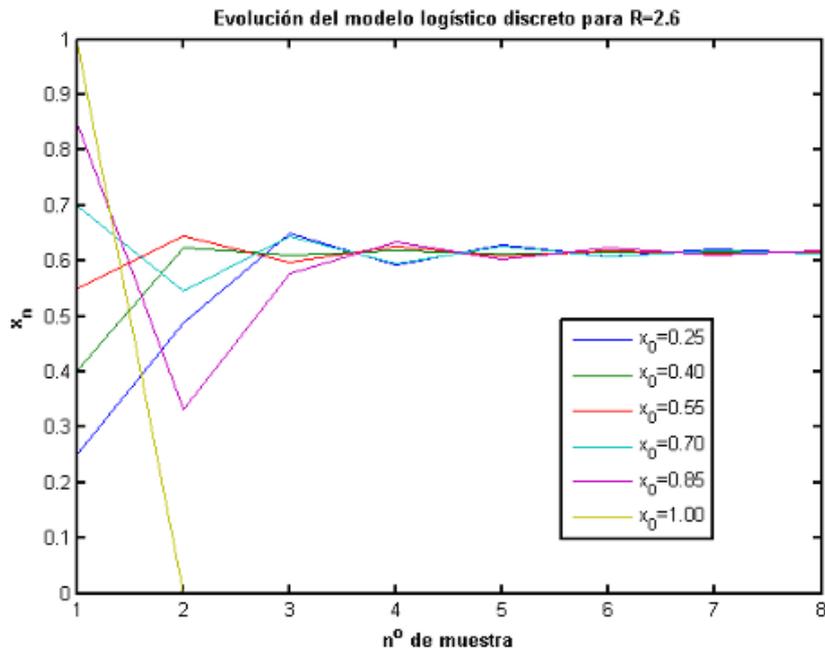


FIGURA 1.9. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 2,6$.

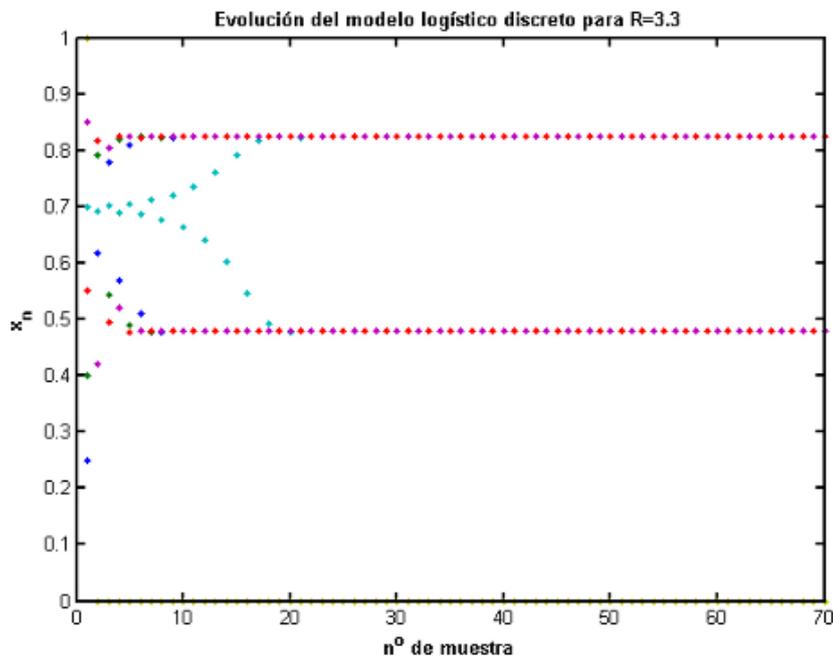


FIGURA 1.10. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,3$.

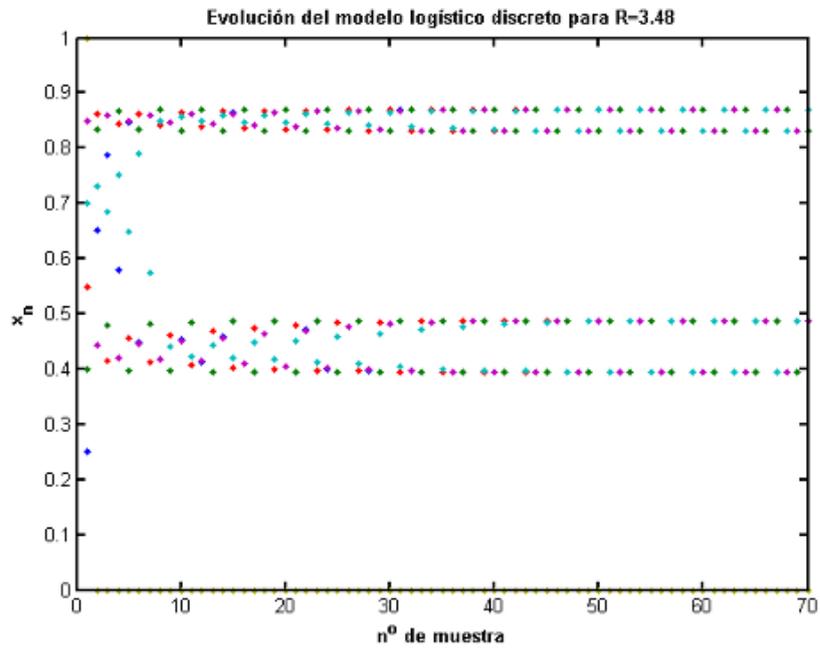


FIGURA 1.11. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,48$.

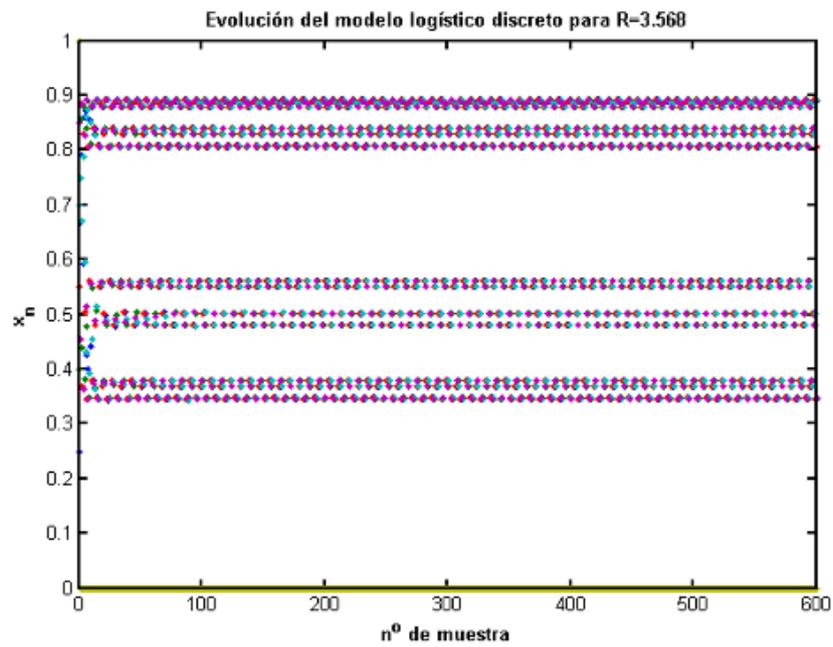


FIGURA 1.12. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,568$.

1.7. USO DE MODELOS EN TIEMPO DISCRETO PARA EVOLUCIÓN LOGÍSTICA

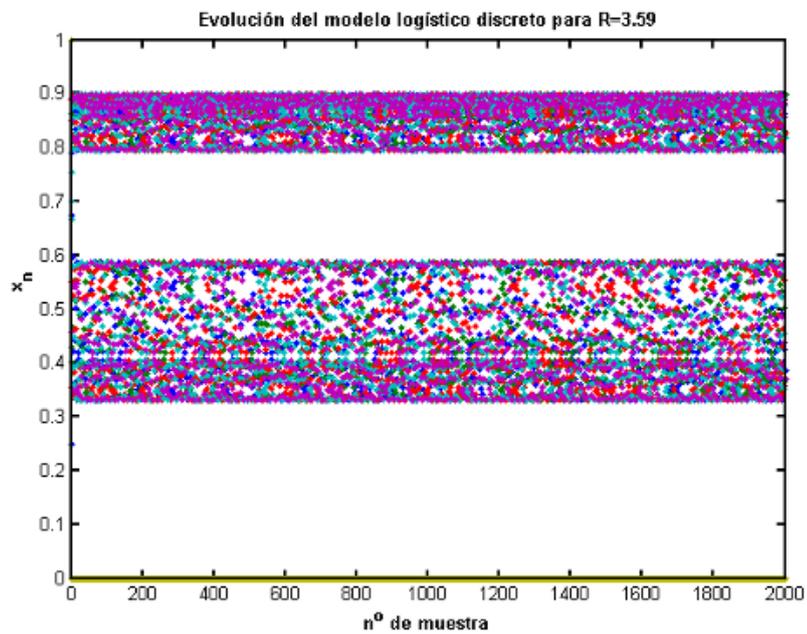


FIGURA 1.13. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 3,59$.

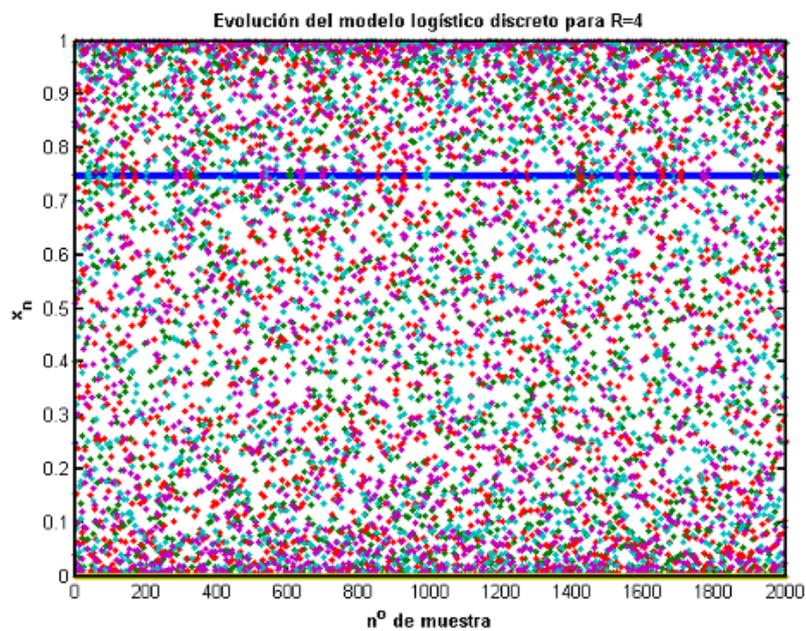


FIGURA 1.14. Evolución temporal del modelo logístico discreto para $R = 4$.

Este comportamiento caótico que se da en la ecuación logística discreta no se presenta en su homóloga continua, la cual depende como vimos de una ecuación diferencial. Las soluciones de la ecuación diferencial continua son completamente deterministas. A pesar de que en dicha tipología concreta la ecuación diferencial sea determinista, existen no obstante sistemas de ecuaciones diferenciales poblacionales que sí son caóticos.

1.8. Modelo discreto de población con estructura de edades y retardo

En esta sección se tratará el caso de una población que en la n -ésima generación contiene x_n individuos inmaduros e y_n individuos adultos, de tal manera que la tasa de nacimientos depende del número de individuos adultos y la tasa de transición entre los estados de individuo inmaduro y de individuo adulto depende del número de miembros inmaduros. Si suponemos que la tasa de nacimiento es α y la tasa de transición es β , estas sencillas suposiciones nos llevan a un sistema de dos ecuaciones en diferencias.

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \alpha y_n \\ y_{n+1} &= \beta x_n\end{aligned}\tag{1.14}$$

Se asume implícitamente que no existe supervivencia de adultos al pasar de generación. Si iteramos, usando las relaciones (1.14), se puede obtener $x_1 = \alpha y_0$, $y_1 = \beta x_0$; $x_2 = \alpha y_1 = \alpha \beta x_0$, $y_2 = \beta x_1 = \alpha \beta y_0$; $x_3 = \alpha y_2 = \alpha^2 \beta y_0$, $y_3 = \beta x_2 = \alpha \beta^2 x_0$. Se puede advertir la existencia de un patrón si utilizamos notación matricial. Si se define el vector de dos dimensiones:

$$z_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$$

y la *matriz de reproducción*

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

de este modo el sistema puede ser descrito

$$z_{n+1} = A z_n$$

y por lo tanto la solución iterativa toma la forma

$$z_n = A^n z_0$$

donde A^n es la n -ésima potencia de la *matriz de reproducción* A . Con mayor generalidad, podemos asumir una función de nacimiento no lineal $B(y)$ y una función de mortalidad no lineal $D(y)$, que nos lleva a un sistema no lineal

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= B(y_n) \\ y_{n+1} &= \alpha x_n - D(y_n)\end{aligned}\tag{1.15}$$

Este sistema alcanza el equilibrio en la solución (x_∞, y_∞) del sistema $x_\infty = B(y_\infty)$, $y_\infty = \alpha x_\infty - D(y_\infty)$. Podemos linealizar en torno al punto de equilibrio y examinar la estabilidad asintótica de dicho punto mediante el estudio del sistema linealizado:

$$\begin{aligned}u_{n+1} &= B'(y_\infty)v_n \\ v_{n+1} &= \alpha u_n - D'(y_\infty)v_n\end{aligned}$$

con una matriz de coeficientes

$$A = \begin{pmatrix} 0 & B'(y_\infty) \\ \alpha & -D'(y_\infty) \end{pmatrix}$$

Este estudio precisaría del uso de álgebra lineal, y no será acometido aquí. También son naturales los modelos con un número de grupos de edades mayor, cuyo estudio se lleva a cabo con sistemas de ecuaciones en diferencias con dimensión igual al número de grupos de edades. También se requeriría el uso de álgebra lineal. Para estudiar un modelo de grupos de dos edades como (1.15) sin vernos forzados a usar álgebra lineal, podemos sustituir $B(y_{n-1})$ para x_n en la segunda ecuación, con lo que obtenemos una única ecuación en diferencias de segundo orden, con la siguiente estructura:

$$y_{n+1} = \alpha B(y_{n-1}) - D(y_n),$$

usando la relación $x_{n+1} = B(y_n)$ para hallar x_n una vez que la ecuación de segundo orden ha sido resuelta. Un punto de equilibrio de esta ecuación de segundo orden es un valor y_∞ tal que

$$y_\infty = \alpha B(y_\infty) - D(y_\infty).$$

La linealización en el punto de equilibrio es la ecuación en diferencias homogénea lineal de segundo orden

$$u_{n+1} = \alpha B'(y_\infty)u_{n-1} - D'(y_\infty)u_n$$

Para estudiar la estabilidad del punto de equilibrio de una ecuación en diferencias de orden mayor que uno, podemos aplicar el siguiente teorema de linealización, cuya prueba no se incluye aquí.

Teorema 1.1. *Si x_∞ es un punto de equilibrio de la ecuación en diferencias*

$$x_{n+k} = f(x_{n+k-1}, x_{n+k-2}, \dots, x_{n+1}, x_n)$$

de orden k , de tal forma que

$$x_\infty = f(x_\infty, x_\infty, \dots, x_\infty),$$

el punto de equilibrio es asintóticamente estable si todas las soluciones de la linealización en el punto de equilibrio

$$u_{n+k} = \sum_{j=1}^k a_j u_{n+k-j}$$

(con $a_j = D_j f(x_\infty, x_\infty, \dots, x_\infty)$ y $D_j f$ denotando la derivada parcial con respecto a la j -ésima variable) tienden a cero.

Para determinar si todas las soluciones de una ecuación en diferencias lineal tienden a cero, se deben buscar soluciones de la forma $x_n = \lambda^n x_0$ y obtener una ecuación característica para λ . Para la ecuación en diferencias $u_{n+k} = \sum_{j=1}^k a_j u_{n+k-j}$, esta ecuación característica es $\lambda^{n+k} = \sum_{j=1}^k a_j \lambda^{n+k-j}$, o lo que es lo mismo:

$$\lambda^k - \sum_{j=1}^k a_j \lambda^{k-j} = 0.$$

Si las raíces de esta ecuación característica, digamos $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$, son distintas, entonces cada solución de la ecuación en diferencias $u_{n+k} = \sum_{j=1}^k a_j u_{n+k-j}$ es una combinación lineal de $\lambda_1^n, \lambda_2^n, \dots, \lambda_k^n$. Si la ecuación característica tiene raíces múltiples, entonces se añaden también términos de la forma $\lambda_j^n \log \lambda_j$. En cualquier caso la condición de que todas las soluciones de una ecuación en diferencias lineal homogénea tienden a cero consiste en que todas las raíces de la ecuación característica satisfacen $|\lambda_j| < 1$.

La combinación de esta información acerca de las soluciones con el teorema anterior da como resultado el siguiente teorema.

Teorema 1.2. Sea x_∞ un punto de equilibrio de la siguiente ecuación en diferencias de orden k :

$$x_{n+k} = f(x_{n+k-1}, x_{n+k-2}, \dots, x_{n+1}, x_n).$$

Si todas las raíces de la ecuación característica

$$\lambda^k - \sum_{j=1}^k D_j f(x_\infty, x_\infty, \dots, x_\infty) \lambda^{k-j} = 0$$

de la linealización en este punto de equilibrio satisfacen $|\lambda| < 1$, entonces el punto de equilibrio x_∞ es asintóticamente estable.

Para una ecuación en diferencias de primer orden $x_{n+1} = f(x_n)$, la ecuación característica es $\lambda - f'(x_\infty) = 0$, y por lo tanto la condición para estabilidad asintótica es $f'(x_\infty) < 1$.

El resultado obtenido en el anterior teorema nos permitiría estudiar el modelo de reclutamiento retardado $y_{n+1} = \alpha B(y_{n-1}) - D(y_n)$ formulado al comienzo de esta sección. En vez de eso, consideraremos el modelo

$$x_{n+1} = ax_n + F(x_{n-\tau}). \quad (1.16)$$

A menudo se utiliza este esquema para analizar la población de ballenas. Aquí x_n representa la población adulta de cría; a el coeficiente de supervivencia ($0 \leq a \leq 1$), y $F(x_{n-\tau})$ el reclutamiento hacia la cualidad de adulto, con un retardo de τ años. El tamaño de la población de equilibrio se obtiene mediante la resolución de

$$x_\infty = ax_\infty + F(x_\infty)$$

o $F(x_\infty) = (1-a)x_\infty = Mx_\infty$, donde $M = 1-a$ es la tasa de mortalidad anual. Con mayor generalidad, podríamos considerar un modelo de la forma $x_{n+1} = G(x_n) + F(x_{n-\tau})$, con un tamaño de la población de equilibrio obtenido mediante $x_\infty = G(x_\infty) + F(x_\infty)$. Para analizar la estabilidad del punto de equilibrio, se linealiza en torno al equilibrio con la identidad $x_n = u_n + x_\infty$, y despreciando los términos de orden superior, con lo que se obtiene

$$u_{n+1} = au_n + F'(x_\infty)u_{n-\tau}.$$

Si hacemos $b = F'(x_\infty)$, se puede escribir

$$u_{n+1} = au_n + bu_{n-\tau}.$$

La ecuación característica es

$$\lambda^{\tau+1} - a\lambda^\tau - b = 0,$$

y la estabilidad asintótica del punto de equilibrio requiere $|\lambda| < 1$ para todas las raíces de esta ecuación.

- Si $\tau = 0$, la ecuación característica es $\lambda - a - b = 0$, con lo que la condición de estabilidad es $|a + b| < 1$, o $-1 - a < b < 1 - a$.
- Si $\tau = 1$, la ecuación característica es $\lambda^2 - a\lambda - b = 0$, que tiene como raíces

$$\lambda = a \pm \frac{\sqrt{a^2 + b^2}}{2}$$

Si $a^2 + 4b \geq 0$, estas raíces son reales, y la condición $|\lambda| < 1$ es equivalente a $a + \sqrt{a^2 + 4ab} < 2$ y $a - \sqrt{a^2 + 4ab} > -2$. Estas condiciones dan lugar a $\sqrt{a^2 + 4b} < 2 - a$ y $\sqrt{a^2 + 4b} < 2 + a$. Como $2 - a \leq 2 + a$, tenemos la única condición $\sqrt{a^2 + 4b} < 2 - a$, o $b < 1 - a$. Si $a^2 + 4ab < 0$, las raíces son complejas y $|\lambda|^2 = a^2/4 + (-a^2 - 4b)/4 = -b$. Como $b < 0$, se tiene $-1 < b < 0$. Combinando los casos $a^2 + 4b < 0$ y $a^2 + 4b \geq 0$, se puede ver que para $\tau = 1$, el punto de equilibrio x_∞ es asintóticamente estable si $-1 < b < 1 - a$.

- Para valores de $\tau > 1$, la condición de estabilidad es más complicada de analizar, pero es posible establecer el siguiente resultado:

Teorema 1.3. *Existe una función $z_\tau(a) \leq -1 + a$ con $z_\tau(a) \nearrow -1 + a$ al tender $\tau \rightarrow \infty$ tal que el punto de equilibrio x_∞ es asintóticamente estable si*

$$z_\tau(a) < b < 1 - a.$$

Se ha mostrado que $z_0(a) = -1 - a$, $z_1(a) = -1$. Como $z_\tau < -1 + a$ para todo τ , el equilibrio es asintóticamente estable si $-1 + a < b < 1 - a$, o equivalentemente $|b| < 1 - a$.

Usando este modelo, se ha estudiado la población de ballenas antárticas. Tal y como se describe en [2, pág. 74], se ha tomado $F(x) = rx(1 - x/K)$, $r = 0,12$, $a = 0,96$, $K = 600000$, $\beta = 5$. El tamaño de la población de equilibrio viene dado por $rx_\infty(1 - x_\infty/K) = (1 - a)x_\infty$, o $x_\infty = K(1 - (1 - a)/r)$. Si se usa $M = 1 - a$, se tiene $x_\infty = K(1 - M/r)$. Como $F'(x) = 4 - 2rx/K$, $F'(x_\infty) = 2M - r$. El equilibrio es asintóticamente estable si $|2M - r| < 1 - a = M$, o $M < r < 3M$. Con $K = 600000$, $M = 0,04$, $r = 0,12$, no se satisface esta condición, porque $r = 3M$. Sin embargo, como $z_\tau(a)$ es realmente menor que $-1 + a$, la condición de estabilidad es satisfecha.

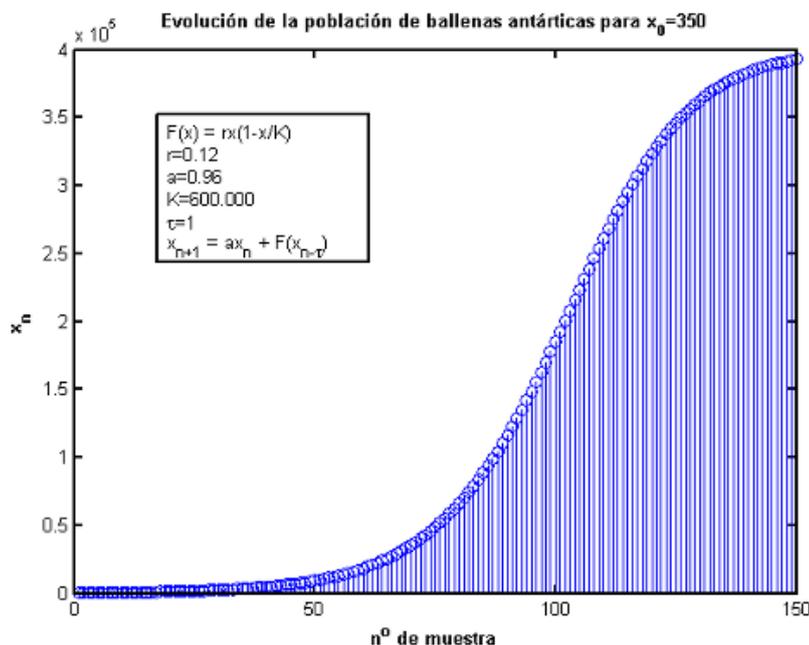


FIGURA 1.15. Evolución temporal de la población de ballenas antárticas.

A partir de los valores de los parámetros descritos en el anterior párrafo, se ha resuelto la ecuación (1.16) mediante una función creada explícitamente para este caso con *Matlab*. Como no es una ecuación en diferencias lineal, se ha tenido que recurrir a programar el algoritmo, por la inexistencia de funciones “de fábrica” aplicables. El resultado se muestra en la figura 1.15.

1.9. Conclusión

Se concluye así este primer capítulo dedicado a los modelos de una sola especie. Sin entrar en un gran detalle se han delineado a modo introductorio los tópicos correspondientes a las ecuaciones de los modelos exponencial y logístico en una gran parte de sus versiones particulares, atendiendo a las distintas maneras de enfocar la tasa intrínseca de crecimiento según sus dependencias con la cuantía de la población instantánea y con el tiempo, así como a la naturaleza continua o discreta del estudio.

Se han tratado un abanico de casos con particularidades concretas (modelos autónomos o que dependen del tiempo, que presentan o no linealidad, con soluciones de distintos tipos, etc). Exceptuando el caso del modelo logístico discreto, en ningún otro modelo de los aquí analizados se presenta variación caótica de la población.

En el capítulo que sigue se tratarán los sistemas dinámicos en los que interactúan en el mismo biotopo un número de especies igual a dos.

SISTEMAS DE LOTKA-VOLTERRA PARA ECOSISTEMAS CON DOS ESPECIES

En este capítulo se tratarán los sistemas dinámicos parejos a ecosistemas con dos especies. Lógicamente, aproximan otra realidad distinta de la presentada en el capítulo 1. En los sistemas con una especie que se vieron en el capítulo anterior, las influencias de otras especies en la especie bajo análisis eran implícitas, y su cuantía iba asociada a los parámetros de natalidad, mortalidad, capacidad de carga, etc

2.1. Conceptos y resultados generales

Para podernos situar en contexto, de cara a la presentación de los tópicos en modelado con dos o más especies y a la aportación particular de este TFM, es imprescindible tener claras las definiciones de los conceptos básicos, así como la introducción a los resultados fundamentales para la comprensión de los modelos y de sus soluciones. En esta sección se dará, en lo que sigue y de acuerdo con estas premisas, una visión global de los mencionados ítems.

Definición 2.1 (Sistema autónomo). Se dice de un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden que es un sistema autónomo cuando $\frac{d\bar{x}}{dt}$ no presenta dependencia temporal. Esto significa que:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x}) \quad (2.1)$$

siendo $\bar{x} \in \mathbb{R}^n$ y $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$; en otras palabras, la tasa de cambio de cada una de las poblaciones de especies depende de las cantidades de individuos de cada especie del ecosistema, hablando

en términos generales (puede que cada tasa de cambio sólo tenga dependencia de alguna de las especies); pero en ningún caso dependen de la variable temporal.

Definición 2.2 (Condición inicial). Se trata de una condición de contorno para este tipo de problemas, más concretamente en el instante temporal $t = 0$. Se denota de la forma $\bar{x}(0) = \bar{x}_0$, siendo $\bar{x}_0 \in \mathbb{R}^n$. Determina, como es lógico, la forma de la evolución posterior de la población de cada especie integrante del vector de poblaciones.

Definición 2.3 (Solución). Una solución del sistema autónomo (2.1) es una función vectorial y de variable real, del tipo $x : I \rightarrow \mathbb{R}^n$, tal que cada componente de dicho vector es una aplicación diferenciable, y donde $I \subset \mathbb{R}$ es un intervalo temporal donde se cumple que $\frac{d\bar{x}(t)}{dt} = f(\bar{x}(t))$.

Teorema 2.1 (Teorema de existencia y unicidad general de Picard). *Supongamos que $G \subset \mathbb{R}^n$ es un subconjunto de \mathbb{R}^n donde $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función localmente Lipschitziana para todos $\bar{x}, \bar{x}_0 \in G$. Bajo estas hipótesis, la ecuación diferencial (2.1), verificando la condición inicial $\bar{x}(0) = \bar{x}_0$, tiene una única solución $\bar{x} : I \rightarrow \mathbb{R}^n$, para algún intervalo abierto I en el que se halla contenido el instante t_0 . La condición de Lipschitz se cumple particularmente cuando todas las componentes de f son diferenciables. No demostraremos este teorema general aquí, sino que lo particularizaremos para 2 dimensiones en el siguiente párrafo, con prueba incluida.*

Teorema 2.2 (Teorema de existencia y unicidad de Picard para \mathbb{R}^2). *Sea (x_0, y_0) un punto de un dominio D en el plano euclídeo. Sea $f(x, y)$ una función real continua definida en D . Si (x_0, y_0) posee un entorno $U \subset D$ en el cual se verifica la condición de Lipschitz.*

$$|f(x, y_1) - f(x, y_2)| < K |y_1 - y_2| \quad (2.2)$$

donde K es una constante positiva, existe un número positivo δ tal que la ecuación diferencial

$$y' = f(x, y)$$

tiene una solución única $y(x)$ en $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$ que toma el valor y_0 para $x = x_0$.

Demostración. Sea V un círculo cerrado de centro (x_0, y_0) contenido en U . Puesto que $f(x, y)$ es continua en D , también será continua en el compacto V , de donde se deduce que existe un número positivo M tal que

$$|f(x, y)| < M, \quad \text{para todo } (x, y) \in V.$$

Tomamos ahora un número positivo δ tal que el punto $(x_0 + \delta, y_0 + M\delta)$ esté contenido en V .

Sea $y = \phi_0(x)$, $x \in [x_0 - \delta, x_0 + \delta]$ una función real continua cuya gráfica esté contenida en el rectángulo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta] \times [y_0 - M\delta, y_0 + M\delta]$. Entonces se tiene que

$$\phi_1(x) = y_0 + \int_{x_0}^x f(t, \phi_0(t)) dt,$$

está bien definida en $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$ y se verifica en este intervalo que

$$|\phi_1(x) - y_0| \leq \left| \int_{x_0}^x |f(t, \phi_0(t))| dt \right| \leq \left| \int_{x_0}^x M dt \right| \leq M|x - x_0| \leq M\delta, \quad (2.3)$$

por lo que la gráfica de $y = \phi_1(x)$ está también contenida en el rectángulo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta] \times [y_0 - M\delta, y_0 + M\delta]$ y, por lo tanto, se puede repetir sucesivamente el proceso anterior, obteniéndose una sucesión de funciones continuas $\{\phi_n(x)\}_{n=1}^{\infty} \in [x_0 - \delta, x_0 + \delta]$, de manera que

$$\phi_n(x) = y_0 + \int_{x_0}^x f(t, \phi_{n-1}(t)) dt, \quad n=1,2,3,\dots \quad (2.4)$$

Se puede comprobar que la serie

$$\phi_0(x) + [\phi_1(x) - \phi_0(x)] + [\phi_2(x) - \phi_1(x)] + \dots + [\phi_{n+1}(x) - \phi_n(x)] + \dots \quad (2.5)$$

converge absoluta y uniformemente en el intervalo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$. Si se tiene en cuenta la condición (2.2) resulta que

$$|\phi_{n+1}(x) - \phi_n(x)| \leq \left| \int_{x_0}^x K |\phi_n(t) - \phi_{n-1}(t)| dt \right|. \quad (2.6)$$

Si se toma $\phi_0(x) = y_0$ y se aplica (2.3), (2.4) y (2.6), se obtiene

$$\begin{aligned} |\phi_1(x) - \phi_0(x)| &\leq M|x - x_0| \\ |\phi_2(x) - \phi_1(x)| &\leq KM \frac{|x - x_0|^2}{2!} \\ |\phi_3(x) - \phi_2(x)| &\leq K^2M \frac{|x - x_0|^3}{3!} \end{aligned}$$

y para el caso general, usando inducción completa, se tiene

$$|\phi_{n+1}(x) - \phi_n(x)| \leq K^n M \frac{|x - x_0|^{n+1}}{(n+1)!}$$

La serie

$$|\phi_0(x)| + \sum_{n=0}^{\infty} K^n M \frac{|x-x_0|^{n+1}}{(n+1)!}$$

converge uniformemente en $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$ a la función

$$|\phi_0(x)| + \frac{M}{K} \left\{ e^{K|x-x_0|} - 1 \right\}.$$

Además la serie anterior mayor a la serie (2.5), de tal forma que, usando el criterio de convergencia de Weierstrass, la serie (2.5) converge absoluta y uniformemente a una función $y(x)$ en el intervalo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$.

El siguiente paso consistiría en demostrar que $y(x)$ es solución de la ecuación diferencial dada, lo cual se haría partiendo de que $\{\phi_n(x)\}_{n=1}^{\infty}$ converge uniformemente a $y(x)$ en el intervalo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$, con lo cual $y(x)$ es una función continua con su gráfica contenida en el rectángulo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta] \times [y_0 - M\delta, y_0 + M\delta]$, con lo que en el intervalo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$ se tiene

$$\frac{d}{dx} \int_{x_0}^x f(t, y(t)) dt = f(x, y(x)). \quad (2.7)$$

Tomando límites en (2.4), para n tendiendo a infinito, queda

$$y(x) = y_0 + \int_{x_0}^x f(t, y(t)) dt,$$

de tal manera que $y(x)$ es una función definida en $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$, que para $x = x_0$ toma el valor y_0 . Además, por la relación (2.7) $y(x)$ responde al enunciado del teorema.

Para estudiar la unicidad de la solución $y(x)$ se supondría otra solución $z(x)$ de la ecuación diferencial en el mismo intervalo, de forma que $z(x_0) = y(x_0)$, y se acotaría el módulo $|y(x) - z(x)|$ usando las identidades ya obtenidas y llegando a una contradicción que traería como consecuencia que $y(x)$ y $z(x)$ coinciden en una parte del intervalo $[x_0 - \delta, x_0 + \delta]$, y por continuidad en todo este intervalo. \square

Definición 2.4 (Punto crítico). Se dice que \bar{x}_c es un punto crítico del sistema autónomo (2.1), cuando $f(\bar{x}_c) = 0$. Cuando ocurre tal cosa se cumple además que $\bar{x}(t) = \bar{x}_c$ es, de manera trivial, una solución del sistema de ecuaciones diferenciales mencionado.

Definición 2.5 (Espacio de fase). Es el espacio real de dimensión n , en el que se representan todas las componentes de la solución $\bar{x}(t)$. Se denomina plano de fase cuando $n = 2$.

Definición 2.6 (Trayectoria u órbita). Se trata de la proyección en el espacio de fase de la gráfica $(t, \bar{x}(t))$, representando así la co-evolución de todas las componentes de una solución particular en la forma de una trayectoria que siguen las mismas al transcurrir tiempo.

Definición 2.7 (Punto crítico estable). Un punto crítico \bar{x}_c de una ecuación diferencial $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$ se dice estable, o Lyapunov-estable, si dado un entorno U de \bar{x}_c , existe un entorno W de \bar{x}_c cumpliéndose que cualquier órbita que parte de W está también contenida en U , en otras palabras, que si $\bar{x}_0 \in W$, entonces, para todo $t \geq 0$ también $\bar{x}(t) \in U$.

Definición 2.8 (Punto crítico asintóticamente estable). Un punto crítico \bar{x}_c se dice asintóticamente estable si, aparte de ser estable, también verifica que cualquier órbita que parte de W converge a \bar{x}_c ; en otras palabras, que $\bar{x}(t) \rightarrow \bar{x}_c$, al variar $t \rightarrow \infty$, para todo $\bar{x}_0 \in W$.

Definición 2.9 (Cuenca de atracción). Se denomina cuenca de atracción de un punto crítico asintóticamente estable \bar{x}_c al conjunto de puntos \bar{x}_0 que dan lugar a órbitas tales que $\bar{x}(t) \rightarrow \bar{x}_c$.

Propiedades de la cuenca de atracción

- Es un conjunto abierto, puesto que si \bar{x}_0 pertenece a la cuenca de atracción, y W es un entorno de \bar{x}_c , existe entonces un entorno de \bar{x}_0 , que denotamos como U , tal que si $\bar{y}_0 \in U$, entonces la órbita $\bar{y}(t)$ que parte de \bar{y}_0 tiende a un punto $w \in W$.
- Es un conjunto invariante, dado que si una órbita $\bar{x}(t)$ posee un punto \bar{y}_0 en el instante t_0 dentro de la cuenca de atracción, entonces la solución trasladada $\bar{y}(t) = \bar{x}(t + t_0)$ con la condición inicial $\bar{y}_0 = \bar{y}(0)$ tiende también al punto crítico asintóticamente estable \bar{x}_c al que tendía $\bar{x}(t)$.

Definición 2.10 (Punto crítico globalmente estable). Se dice que \bar{x}_c es un punto crítico globalmente estable cuando su cuenca de atracción es como mínimo el interior del plano de fase.

Definición 2.11 (Primera integral de un sistema de ecuaciones diferenciales). Una primera integral del sistema de ecuaciones $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$ es una función ψ , que verifica $\psi(t, \bar{x}(t))$ es igual a una constante.

Definición 2.12 (Isoclinas). Se denominan isoclinas a aquellas curvas de igual pendiente en el plano de fase, cuando el sistema de ecuaciones diferenciales es del tipo predador-presa. En concreto, la x -isoclina es la curva dentro del plano de fase que une puntos en los que $\frac{dx}{dt} = 0$ (pendiente vertical). Por su parte, la y -isoclina se define como la curva dentro del plano de fase que abarca los puntos en los que $\frac{dy}{dt} = 0$ (pendiente horizontal).

Definición 2.13 (ω -límites). Dada una ecuación diferencial vectorial autónoma $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$ definida en una cierta región de \mathbb{R}^n , y dada una solución $\bar{x}(t)$, para $t \geq 0$, con $\bar{x}(0) = \bar{x}_0$; se define ω -límite de \bar{x}_0 (denotado de la forma $\omega(\bar{x}_0)$), como el conjunto de puntos de acumulación de $\bar{x}(t)$ cuando $t \rightarrow \infty$.

Definición 2.14 (α -límites). Los α -límites se pueden definir de forma similar a los ω -límites, pero teniendo en cuenta para este caso que el tiempo tiende $t \rightarrow -\infty$. Suponiendo la ecuación diferencial $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$, para $t \leq 0$, y con la condición inicial $\bar{x}(0) = \bar{x}_0$; el α -límite $\alpha(\bar{x}_0)$ de \bar{x}_0 , se define como el conjunto de puntos de acumulación de $\bar{x}(t)$ cuando $t \rightarrow -\infty$.

Teorema 2.3 (Teorema de Lyapunov). Sea $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$ una ecuación diferencial vectorial autónoma definida en un subconjunto $G \subset \mathbb{R}^n$, siendo $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ continuamente diferenciable. Sea $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ una función continuamente diferenciable. Si se cumple que existe una solución $\bar{x}(t)$ con condición inicial $\bar{x}(0) = \bar{x}_0$, verificando que $\frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} \geq 0$, o bien $\frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} \leq 0$; entonces $\omega(\bar{x}_0) \cap G$ está contenido en el conjunto $\left\{ \bar{y} = \bar{x}(t) \in G / \frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} = 0 \right\} = \dot{V}^{-1}(0)$.

Demostración. La prueba de este teorema se puede consultar en [7, pág. 19]. Aquí haremos una breve descripción de la misma. Si $\bar{y} \in \omega(\bar{x}_0) \cap G$, entonces existe una secuencia $t_k \rightarrow +\infty$ tal que $\bar{x}(t_k) \rightarrow \bar{y}$. Por continuidad $\frac{dV(\bar{y})}{dt} \geq 0$. Si suponemos que no se cumple $\frac{dV(\bar{y})}{dt} = 0$, sería $\frac{dV(\bar{y})}{dt} > 0$, y ésto implicaría que el valor de V no puede decrecer a lo largo de ninguna órbita. La función $V(\bar{x}(t))$ es también monótona creciente, de tal forma que

$$V(\bar{x}(t)) \leq V(\bar{y}), \quad (2.8)$$

para cada valor de t . Como $\bar{x}(t_k) \rightarrow \bar{y}$, se sigue que $\bar{x}(t_k + t) \rightarrow \bar{y}(t)$, con lo que se deduce que para k suficientemente grande se verifica

$$V(\bar{x}(t_k + t)) > V(\bar{y})$$

Este resultado contradice (2.8). □

Para afinar lo deducido del teorema de Lyapunov, en cuanto al asunto de la estabilidad de los puntos críticos, se puede usar el teorema de LaSalle, que establece lo siguiente:

Resultado 2.1 (Principio de invarianza de LaSalle). Sea $\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x})$ una ecuación diferencial vectorial autónoma definida en un abierto $G \subset \mathbb{R}^n$, verificando que $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ es continuamente diferenciable, y que $f(\bar{x}_0) = 0$, para algún $\bar{x}_0 \in G$. Sea $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ una función real que cumple:

- $V(\bar{x}_0) = 0$.
- $V(\bar{x}) > 0$, para $\bar{x} \in G - \bar{x}_0$.

Entonces se tienen las siguientes implicaciones:

- Si $\frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} \leq 0$ para todo $\bar{x} \in G$, entonces \bar{x}_0 es un punto crítico Lyapunov estable.

- Si $\frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} < 0$ para todo $\bar{x} \in G - \{\bar{x}_0\}$, entonces \bar{x}_0 es un punto crítico asintóticamente estable.
- Si $\frac{dV(\bar{x}(t))}{dt} > 0$ para todo $\bar{x} \in G - \{\bar{x}_0\}$, entonces \bar{x}_0 es un punto crítico inestable.

La prueba de este teorema se halla en [10, pág. 127].

Teorema 2.4 (Teorema de Goh). *Dado un sistema de Lotka-Volterra en 2 dimensiones, de la forma más genérica posible, en la que los coeficientes pueden ser positivos, negativos o nulos:*

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

Supongamos que el sistema tiene un único punto crítico en el interior del cuadrante positivo, (\hat{x}, \hat{y}) . 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 (\hat{x}, \hat{y}) es globalmente estable.

La prueba de este teorema se halla en la referencia [1, pág. 21].

Teorema 2.5 (Teorema de Poincaré-Bendixson). *Sea $\frac{dx}{dt} = f(x)$ una ecuación diferencial en dimensión 2, definida en un abierto $G \subset \mathbb{R}^2$. Sea $\omega(x_0)$ el ω -límite que corresponde a la solución $x(t)$ con $x_0 = x(0)$. Supongamos que $\omega(x_0)$ es no vacío y acotado (lo cual implica que es también compacto por ser siempre el ω -límite cerrado). Si $\omega(x_0)$ no contiene ningún punto crítico, entonces dicho ω -límite será una órbita periódica.*

La prueba de este teorema se puede consultar en [14, pág. 49].

Teorema 2.6 (Teorema de Bendixson-Dulac). *Sea $\dot{x} = f(x)$ una ecuación diferencial en dimensión 2, definida en un conjunto $G \subset \mathbb{R}^2$ simplemente conexo, esto es, sin agujeros. Sea ∇f el operador divergencia, que se calcula:*

$$\nabla f = \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}$$

(o lo que es lo mismo, la traza de la matriz jacobiana). Si ∇f no se anula ni cambia de signo en G , entonces la ecuación diferencial no admite soluciones periódicas.

2.2. Sistemas depredador-presa

Fundamentalmente existen tres tipos de interacciones posibles entre dos especies dadas, que se describen a continuación:

- Las dos especies se hallan en dos niveles consecutivos de la pirámide trófica, de forma que una de ellas es presa de la segunda, siendo ésta la depredadora de la primera.
- Las dos especies compiten por los mismos recursos del ecosistema. Se pueden hallar, pues, en el mismo nivel de la pirámide trófica, aunque esto no es general.
- Las dos especies interactúan de forma cooperativa (simbiosis), de tal manera que la existencia de cada una de ellas favorece biológicamente a la otra especie.

En estos modelos de dos especies se tiene también en cuenta la interacción entre los distintos miembros de cada una de ellas. Se obtiene por lo tanto una mejora de la heurística que se aplicó en el anterior capítulo a los modelos de una única especie.

Los pioneros en el estudio de estos modelos dinámicos fueron Alfred Lotka y Vito Volterra, allá por los años 20 del siglo pasado, y posteriormente sus trabajos se vieron enriquecidos con las aportaciones de otros matemáticos (Lorentz, por ejemplo), quienes contribuyeron a que esta área de estudio dentro de la naciente biología matemática llegase a un grado de desarrollo notable, y a que todavía suponga un gran foco de interés para la investigación actual.

Modelo original depredador-presa de Lotka-Volterra

En su formulación original, Volterra consideró un ecosistema formado por dos especies, que se relacionan según sus roles de depredador y de presa. Supongamos que x es el número de individuos de la especie presa y que y representa el número de especímenes de la especie depredadora (también podrían representar las densidades de población de tales especies). El modelo original de Volterra adquiere entonces la siguiente apariencia:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + dx)\end{aligned}\tag{2.9}$$

siendo a , b , c , d constantes mayores o iguales a cero. Conceptualmente este sistema de dos ecuaciones se puede interpretar de la siguiente manera:

- Cuando hay ausencia de depredadores $y = 0$, sólo la primera ecuación tiene sentido, y se entiende entonces que la presa presenta crecimiento exponencial, al no ser mermada nunca su cantidad de representantes, aportando el individuo típico una cantidad de nuevos especímenes en la unidad de tiempo igual a a , y manteniéndose el ecosistema sin depredadores indefinidamente.

- En ausencia de presas $x = 0$, tiene sentido la segunda ecuación, y se entiende que la especie depredadora, por no tener presas con las que alimentarse, presenta un decrecimiento exponencial en su cantidad de representantes, manteniéndose la cantidad de presas igual a cero.
- Cuando existen depredadores, a los nuevos individuos que aporta cada presa típica en la unidad de tiempo se le han de restar una cantidad debida al encuentro con el predador, teniendo en cuenta que dicha cantidad será mayor cuanto mayor sea la cantidad de predadores, por aumentar de ese modo la probabilidad del encuentro. Por tanto se le ha de sustraer al crecimiento intrínseco una cantidad con variación lineal en la variable y .
- En el caso de que existen presas con las que se puedan alimentar los depredadores, al decrecimiento exponencial natural que había en ausencia de las mismas, cuando la especie depredadora no tenía sustento, ha de aumentársele una cantidad que será mayor cuanto mayor sea el número de presas, dado que será más probable que un predador típico encuentre una presa y se alimente de ella al ser mayor el número de individuos presa.

En realidad este sistema de dos ecuaciones diferenciales tiene una interpretación conceptual más intuitiva si no la entendemos en términos del incremento per cápita. Esto se debe a que según esta segunda manera de enfocar el modelo tenemos que los términos $-bxy$ de la primera ecuación y dxy de la segunda, expresan directamente de forma cuantitativa que cuanto mayor sea el número de predadores y presas a la vez, mayor probabilidad habrá de que se encuentren y por tanto interactúen biológicamente provocando una disminución de las presas y un aumento de los predadores, por ser aquéllas capturadas y éstos alimentados, facilitando así que su número o densidad espacial aumente.

Las trayectorias u órbitas que resuelven un sistema autónomo no pueden cortarse, dado que si esto sucediese llegaríamos a la contradicción de que existiría más de una solución para una condición inicial determinada, lo cual va en contra del teorema de Picard de existencia y unicidad. De esto se deduce que el interior del primer cuadrante es invariante para el sistema de ecuaciones (2.9), según la interpretación de que toda solución que se inicia en él, se mantiene también en él, lo cual es desde el punto de vista conceptual totalmente consistente con el hecho de que las soluciones que nos interesan y tienen pleno sentido físico son aquéllas en las que $x(t) > 0$, e $y(t) > 0$.

Únicamente existe un punto crítico, además del origen, para las ecuaciones (2.9), que se obtiene igualando a cero las mismas, y que toma los valores para x y para y que se hallan a continuación:

$$\hat{y} = \frac{a}{b}$$

$$\hat{x} = \frac{c}{d}$$

Este punto crítico $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ es un centro, en torno al cual giran las órbitas. Verificaremos a continuación que en el mapa de fases dichas trayectorias dan vueltas con respecto a este centro, obteniéndose entonces soluciones periódicas de las variables $x(t)$ e $y(t)$. Para ello, primeramente representaremos en 2.1 el plano de fase con las órbitas de las soluciones $x(t)$ e $y(t)$, a las que se ha llegado mediante el uso del entorno de programación *Matlab*, con una resolución numérica aplicando el método de *Runge-Kutta*.

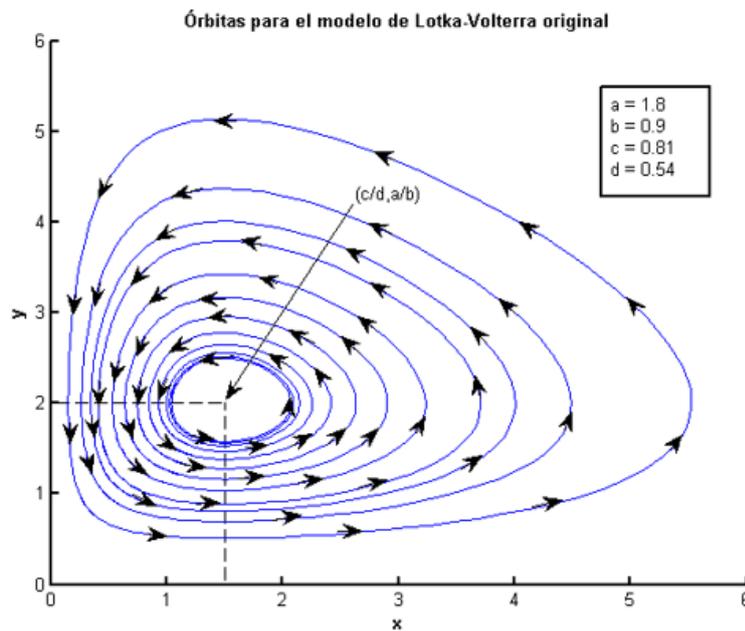


FIGURA 2.1. Representación de las órbitas para el modelo Lotka-Volterra original.

También se ha graficado en la figura 2.2 la evolución temporal de las poblaciones de presas y depredadores, en la que se puede observar una variación periódica de ambas variables.

En el sistema (2.9) existe una cantidad conservada constante $V(x(t), y(t))$ a lo largo de las trayectorias, que se identifica entonces como una primera integral del sistema, o también como constante de movimiento. Para probar tal aserto, empezamos por multiplicar la primera ecuación de (2.9) por $\frac{c-dx}{x}$ y la segunda ecuación por $\frac{a-by}{y}$. De este modo se tiene:

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

Si sumamos ambas ecuaciones, obtenemos la siguiente expresión:

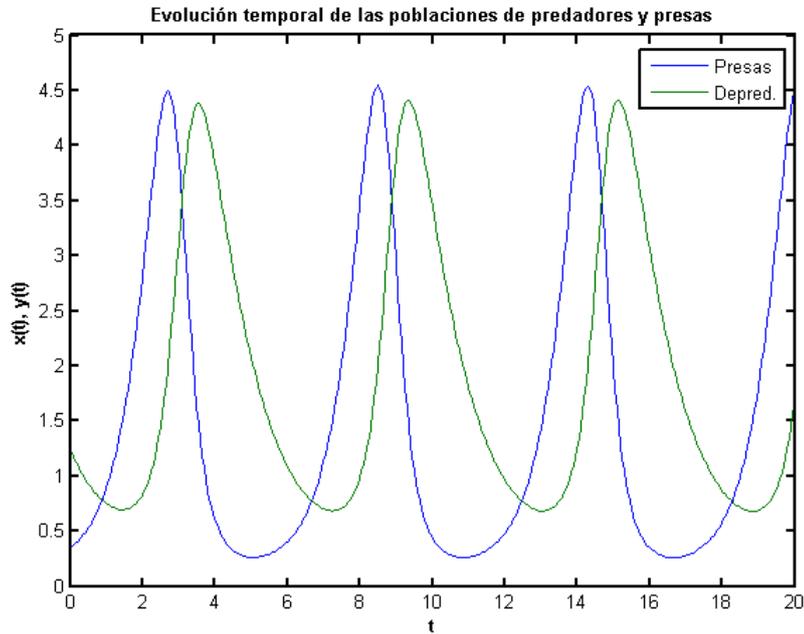


FIGURA 2.2. Evolución temporal de presas y depredadores en el modelo Lotka-Volterra básico. Se han tomado $x_0 = 0,35$, e $y_0 = 1,25$.

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

Operando en ella se llega a una ecuación equivalente:

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

Como las coordenadas (\hat{x}, \hat{y}) del punto crítico que se describió más arriba verifican $c = d\hat{x}$; y $a = b\hat{y}$, se puede escribir:

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

de tal manera que si definimos $H(x) = \hat{x} \log x - x$, y $G(y) = \hat{y} \log y - y$ tenemos:

$$dH(x) + bG(y) = cte$$

Y así llegamos a la expresión definitiva que identifica una primera integral del sistema (2.9):

$$V(x(t), y(t)) = dH(x(t)) + bG(y(t)) = cte \quad (2.10)$$

obteniéndose entonces una función constante para cada una de las órbitas solución, que cumple además la condición para ser una primera integral del sistema (2.9).

Si derivásemos con respecto a x y a y la función $V(x, y)$ igualando a cero ambas derivadas obtendríamos el mismo único punto crítico (\hat{x}, \hat{y}) que ya se halló anteriormente. Por otra parte, la matriz hessiana de $V(x, y)$, evaluada en (\hat{x}, \hat{y}) posee dos filas y dos columnas, como es lógico, por ser V una función de dos variables, y además tiene un determinante positivo. Esta matriz hessiana es de la forma:

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

Se puede observar que el menor principal de índice impar $|H_1|$ es negativo, y el menor principal de índice par $|H_2| = |H|$ es positivo, coincidiendo con el determinante de la matriz. De esta manera, siguiendo el criterio de Sylvester, V alcanza un máximo relativo en (\hat{x}, \hat{y}) , que resulta ser el único.

Tomamos una semirrecta en el plano de fase que tiene su origen en (\hat{x}, \hat{y}) . Sus ecuaciones paramétricas se pueden escribir:

$$x = \hat{x} + us$$

$$y = \hat{y} + vs$$

siendo (u, v) el vector director, y s un parámetro real. Siguiendo el camino de la semirrecta, la función $V(s)$ toma el valor

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

Independientemente de la dirección que tenga esa recta, el valor de $V(s)$ decrece al aumentar el parámetro s , que junto al vector director define la variación del valor de la recta y su intersección con V . Además esa tendencia tiene como límite $-\infty$. Por lo tanto se extrae como conclusión que $V(x, y)$ es cóncava en el cuadrante positivo en el que está correctamente definida. Las órbitas en el plano de fase, que definen las soluciones de (2.9) son cerradas y temporalmente periódicas. Tal y como se ha deducido antes, estas trayectorias resultan ser curvas de nivel de la función cóncava $V(x, y)$.

Resultado 2.2 (Principio de Volterra).

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} = \hat{x}$$

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

y, consecuentemente, las medias temporales son iguales a las coordenadas del punto crítico (\hat{x}, \hat{y}) .

Demostración. Como se ha visto en la anterior sección $x(t)$ e $y(t)$ son funciones periódicas del tiempo, según el modelo básico de Lotka-Volterra. Se puede obtener el valor medio de $y(t)$, extendiendo la integral a un período. Si se manipula la segunda ecuación de (2.9), se pueden desarrollar los siguientes cálculos:

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

Se integran ambos miembros de la igualdad en el período T , de tal forma que:

$$\int_0^T \frac{d}{dt}(\log y) dt = \int_0^T (-c + dx) dt$$

$$\log y(T) - \log y(0) = -cT + d \int_0^T x(t) dt, \quad y(0) \neq 0$$

Como $y(T) = y(0)$, se tiene:

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

Operando análogamente para $y(t)$, se llega al resultado equivalente. Esta conclusión es conocida como **principio de Volterra**.

□

2.3. Sistema depredador-presa con competencia intraespecie

El modelo (2.9) tiene en cuenta la relación principal que existe entre las dos especies de un ecosistema, en el cual una de ellas es presa de la otra. Pero no contempla la relación de competencia que existe entre los miembros de la especie depredadora por el recurso que representa la presa, ni la competencia que existe entre las presas por sus recursos, que serán de otra naturaleza. Ambas relaciones tendrán pues la apariencia de términos logísticos.

Lógicamente, cuanto mayor sea la concentración de predadores en el espacio ocupado por el ecosistema, mayores posibilidades existirán de que coincidan dos ejemplares en la contienda por una presa dada. Dicha concentración es proporcional al cuadrado de la cantidad de especímenes de dicha especie. Y esta competencia se reflejará, en la ecuación diferencial de la especie predadora del nuevo modelo, como un término más con coeficiente negativo y que multiplica al miembro cuadrático. Otro tanto ocurrirá para la especie que representa el rol de presa, dado que cuanto mayor sea el cuadrado de la cantidad de presas, mayor será la probabilidad de que contengan dos ejemplares por un recurso.

De esta manera, el sistema de ecuaciones diferenciales tendrá la siguiente forma:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by - ex) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + dx - fy)\end{aligned}\tag{2.11}$$

siendo $e > 0$ y $f \geq 0$.

Toda trayectoria que soluciona este sistema de ecuaciones y que empiece en el interior del cuadrante positivo no se sale de él. Por eso se dice que el conjunto $C_+ = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\}$ es un conjunto invariante de (2.11). Para demostrar ésto, lo primero que notamos es que $x(t) = 0$, $y(t) = 0$ es una solución del sistema. Si suponemos que $x(t) = 0$ la segunda ecuación adquiere la apariencia:

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

Esta expresión coincide con el modelo logístico, con capacidad de carga y tasa intrínseca de crecimiento negativas. La solución de esta ecuación diferencial es

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

Esta solución toma el valor $y(0) = y_0$, y además tiende a cero cuando $t \rightarrow \infty$. De esta forma, ninguna órbita puede cortar el eje y . Si no sucediese tal cosa, existiría un punto $(0, y_1)$ perteneciente al eje y y a una órbita solución. Si tomamos entonces $y_0 > y_1$, entonces las dos trayectorias se cortarían en dicho punto, contradiciéndose así el teorema de unicidad.

Por otra parte, si $y(t) = 0$, la primera ecuación toma la forma:

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

Se trata de una ecuación logística. Por lo tanto, si $0 < x_0 < K$, la solución creciente tiende a $K = \frac{a}{e}$. Si $x_0 = K$, la solución es esa constante para todo $t \geq 0$. Y si $x_0 > K$, entonces la solución decae

hacia $x = K$ según t aumenta. La consecuencia de esto es que ninguna órbita que tenga su punto inicial en el cuadrante positivo puede cortar el eje x . Si $(x_0, 0)$ fuera un punto de corte, éste mismo punto formaría parte de otra órbita “logística”, llegándose así a una contradicción.

De estos razonamientos se deduce que el interior del primer cuadrante es invariante por la ecuación (2.11).

Para el sistema (2.11), obtenemos la siguiente ecuación para la x -isoclina:

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

De igual manera se obtiene la ecuación para la y -isoclina:

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

Ambas dos isoclinas tienen pendiente de distinto signo, por nuestra elección de los coeficientes, y consecuentemente presentan un único punto de corte $P = (\check{x}, \check{y})$. El punto P puede estar o no en C_+ .

Caso 1: $P \notin C_+$

En este caso las isoclinas dividen el cuadrante positivo en tres regiones, que denotaremos por A , B y C , y que se representan en la figura 2.3.

Como es lógico, en el lugar en que una órbita atraviesa la y -isoclina, lo hace con pendiente horizontal; y al atravesar la x -isoclina lo hace con pendiente vertical, por la misma definición de las isoclinas que se vio en la sección de conceptos y resultados generales.

De este modo, para ver la tendencia de las órbitas al transcurrir el tiempo nos basta con estudiar la pendiente $\frac{dy}{dx}$ en cada una de las regiones a las que antes hice alusión, evaluando dicha pendiente en sendos puntos ubicados en las tres zonas. Se puede obtener dicha tasa de cambio como cociente de $\frac{dy}{dt}$ y $\frac{dx}{dt}$, tomando puntos que sabemos con certeza que pertenecen a cada una de las tres zonas:

- $\frac{dy}{dx} < 0$ en la región A . En efecto, como la y -isoclina corta el eje x en $(\frac{c}{d}, 0)$, entonces el punto $P_A = (\frac{2c}{d}, \frac{c}{2f})$ se halla en A . Se tiene:

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

Y como $\frac{c}{d} > \frac{a}{e}$, se deduce $\frac{a}{e} - \frac{2c}{d} < 0$, de lo que se sigue que $\frac{dx}{dt}(P_A) < 0$. Por otra parte:

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

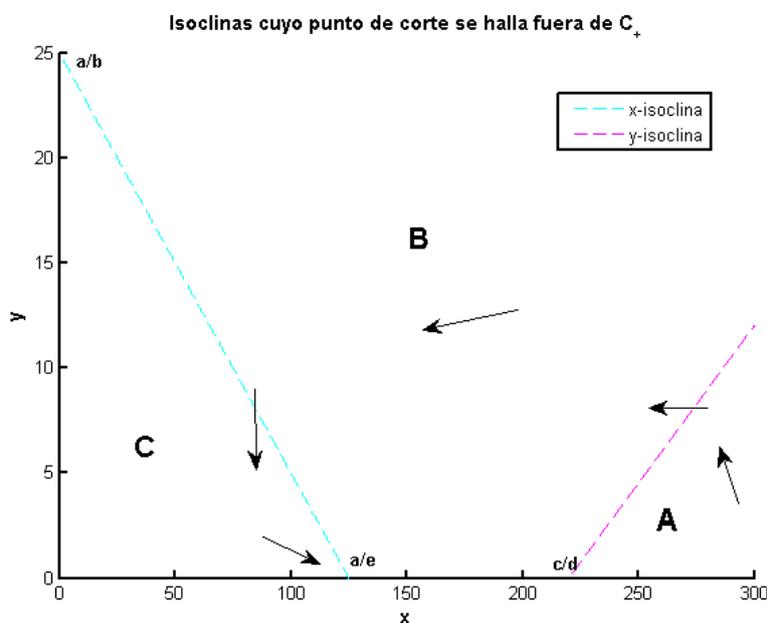


FIGURA 2.3. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie.

De esta forma, en la zona A tenemos:

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

o lo que es lo mismo, las órbitas tienen pendiente negativa.

- $\frac{dy}{dx} > 0$ en la zona B. Se probaría empleando el mismo método que en el anterior caso, tomando un punto perteneciente a la región B y calculando la razón entre las dos tasas de cambio.
- $\frac{dy}{dx} < 0$ en la zona C. Se obtendría de la misma manera que se explicó antes.

Este análisis nos lleva a concluir que, para este primer caso, toda órbita ha de tender asintóticamente al punto $(\frac{a}{e}, 0)$.

Caso 2: $P \in C_+$

En este segundo caso, las isoclinas dividen el cuadrante positivo en cuatro regiones, A, B, C, D, cortándose en el punto $(\frac{bc+af}{bd+ef}, \frac{ad-ce}{bd+ef})$, el cual es punto crítico. Con un estudio similar al del

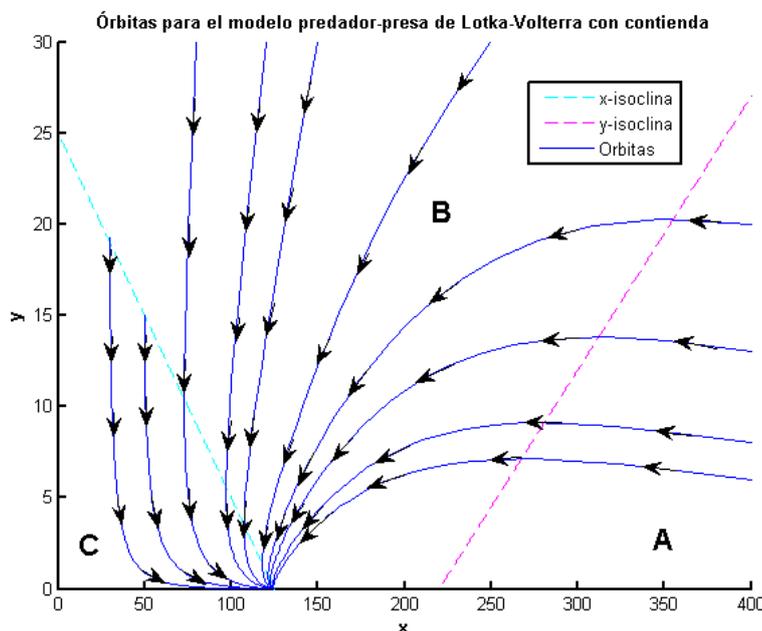


FIGURA 2.4. Órbitas para el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra con competencia intraespecie. $P \notin C_+$.

caso 1, se puede llegar a ver que en las regiones A y C las órbitas presentan pendiente negativa, mientras que en B y D la tienen positiva.

De este modo, se deduce que las trayectorias giran en el sentido contrario a las agujas del reloj en torno al punto antes referido, aunque para un análisis más detallado, para poder comprobar fehacientemente que las trayectorias tienden al punto crítico antes citado de forma asintótica, sería preciso recurrir a los conceptos de funciones de Lyapunov, ω -límites, y α -límites.

En la figura 2.6 se representan algunas órbitas para esta segunda tipología, consistente en que el punto P se halla en el interior de C_+ .

Veamos que el ω -límite para este caso contiene un único punto que coincide con el punto crítico. Para ello, nos centramos en el sistema de Lotka-Volterra con contienda (2.11). Y nos fijamos además en la ecuación (2.10), pero sin estar igualada a una constante, sino sólo teniendo en cuenta la expresión de $V(x, y)$ como función de x e y .

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

variando $H(x)$ y $G(y)$ de la siguiente manera:

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

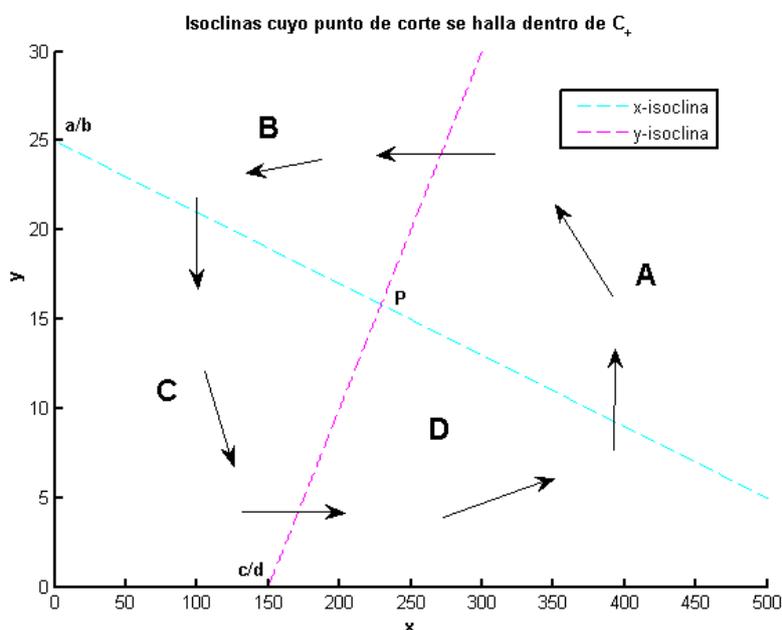


FIGURA 2.5. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte dentro de C_+ .
Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie.

Si operamos para obtener $\frac{dV}{dt}$ tenemos:

$$\frac{dV}{dt} = d \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} + b \frac{\partial V}{\partial y} \frac{dy}{dt} = d(\check{x} - x)(a - by - bx) + b(\check{y} - y)(-c + dx - fy) \quad (2.12)$$

Como (\check{x}, \check{y}) es también solución del sistema de isoclinas, podemos poner:

$$a = e\check{x} + b\check{y}$$

$$b = d\check{x} - f\check{y}$$

Sustituyendo estos valores en (2.12), y tras una serie de operaciones, se obtiene:

$$\frac{dV}{dt} = de(\check{x} - x)^2 + bf(\check{y} - y)^2 \geq 0$$

y ésto se cumple para cualquier órbita contenida en C_+ , por lo que V se puede identificar como una función de Lyapunov para este análisis particular. De este modo, aplicando el teorema de Lyapunov, se puede fácilmente deducir que el ω -límite está contenido en el conjunto de puntos tales que $\frac{dV}{dt} = 0$, siendo por tanto:

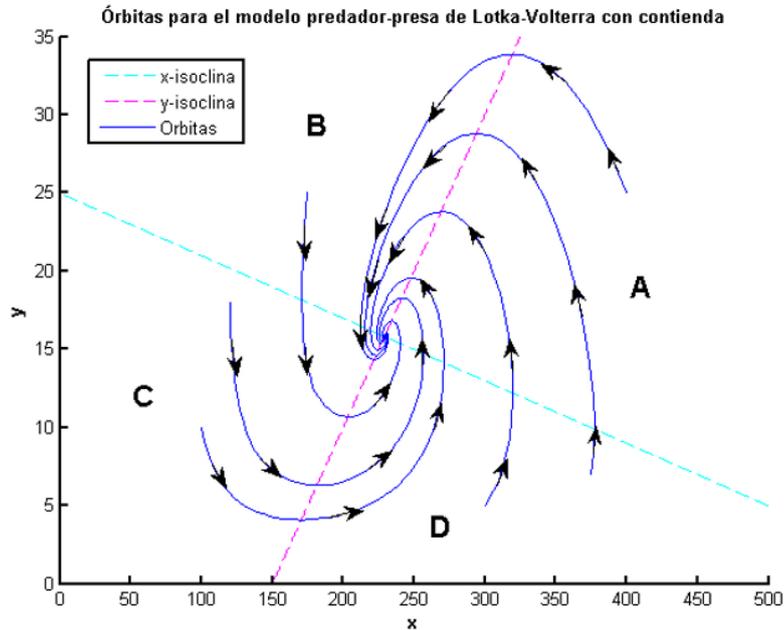


FIGURA 2.6. Órbitas para el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra con competencia intraespecie. $P \in C_+$.

$$\frac{dV}{dt} = 0 \Rightarrow de(\check{x} - x)^2 + bf(\check{y} - y)^2 = 0$$

Si $f \neq 0$, ésto sólo puede ocurrir para $\omega(\bar{x}_0) = \{(\check{x}, \check{y})\}$. Si fuese $f = 0$, lo cual equivale a decir que la y -isoclina es vertical, los únicos puntos que podrían ser candidatos para formar parte del ω -límite tendrían como coordenada de abscisa $x = \check{x}$, y como conjunto de coordenadas de ordenada $y > 0$. Pero como la recta vertical $x = \check{x}$ no es solución del sistema de ecuaciones diferenciales, por lo tanto el único punto que podría pertenecer al ω -límite sería el antes citado punto crítico. Esto es así dado que si una órbita contiene algún punto del ω -límite, entonces toda la órbita pertenecería a dicho conjunto, por ser éste invariante en el tiempo.

Como consecuencia de todo lo antes mencionado, se puede establecer que las órbitas del sistema (2.11) convergen asintóticamente en forma de espiral al punto crítico, en el caso de que éste pertenezca a C_+ , y la ecuación no posee soluciones cíclicas. Para este caso las soluciones no son curvas de nivel de $V(x, y)$, sino que ascienden en espiral hacia el punto crítico (puesto que $\frac{dV}{dt} \geq 0$).

Observaciones acerca de la estabilidad de modelos depredador-presa

Se puede deducir a partir del análisis antes efectuado que el punto crítico de (2.9) es estable, mientras que el punto crítico de (2.11) es asintóticamente estable y globalmente estable en $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$. En consecuencia el modelo depredador-presa es biológicamente más estable al tomar en cuenta la competencia intraespecie.

Una perturbación pequeña del punto crítico de (2.11) se corrige de manera rápida por la propia evolución intrínseca del sistema, volviendo x e y al equilibrio. No obstante, si se fuerza una perturbación al punto crítico (2.9), ello da lugar a un cambio a una variación en una órbita cíclica que no converge al punto crítico.

Existe otra razón para afirmar que el sistema (2.11) es más “estable” que (2.9). Se sabe que una perturbación pequeña en los parámetros de (2.11) no altera el comportamiento de las órbitas, que siguen siendo espirales en torno al punto crítico. Pero en cambio, si en (2.9) añadimos un término logístico $-ex^2$, aunque e sea muy pequeño, las órbitas dejan de ser cíclicas en torno al punto crítico, convirtiéndose en oscilaciones amortiguadas convergentes al estado estacionario. De esta forma, podemos decir que (2.9) no es estructuralmente estable. Sus características son debidas al hecho de que $e = 0$, $f = 0$, pero no son imputables al modelo depredador-presa de manera general.

2.4. Sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies

A continuación tendremos en cuenta el caso de dos especies que conviven en el mismo ecosistema, y que compiten por los mismos recursos. Para este caso el crecimiento de cada especie se ve desfavorecido por el crecimiento de la otra. Además de esta competencia entre especies se tiene en cuenta además la contienda intraespecie de tipo logístico que fue ya analizada anteriormente. Para este orden de cosas tenemos entonces el siguiente par de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(a - bx - cy) \\ \frac{dy}{dt} &= y(d - ex - fy) \end{aligned} \tag{2.13}$$

siendo todas las constantes involucradas positivas. Se puede deducir que la frontera del cuadrante positivo de \mathbb{R}^2 , es invariante, cosa que también sucedía para el caso del modelo depredador-presa con contienda intraespecie. En este caso particular que aquí trataremos, si una especie se extingue, la otra seguirá una evolución logística.

Para empezar, $x(t) = y(t) = 0$ es una solución trivial del sistema. Si suponemos que $x(t) = 0$, entonces la segunda ecuación adquiere la forma

$$\frac{dy}{dt} = y(d - fy) = yd \left(1 - \frac{y}{(d/f)}\right) = yd \left(1 - \frac{y}{K}\right),$$

que es una ecuación diferencial de tipo logístico con tasa intrínseca de crecimiento d y capacidad de carga $K = \frac{d}{f}$, ambas positivas. Si integramos dicha ecuación, obtenemos como resultado

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

que toma el valor $y(0) = y_0$ y tiende a K cuando $t \rightarrow \infty$. Ninguna trayectoria puede cortar al eje y , porque si existiera dicha órbita $y(0, y_1)$ fuera el punto de corte, podríamos tomar $y_0 > y_1$, y por lo tanto existirían dos órbitas que se cortarían en $(0, y_1)$, llegando así a una contradicción.

De la misma manera, si $y(t) = 0$, la primera ecuación se puede expresar:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - bx) = xa \left(1 - \frac{x}{(a/b)}\right),$$

que es una ecuación diferencial logística con tasa intrínseca de crecimiento a y capacidad de carga $K = \frac{a}{b}$, ambas positivas. Por lo tanto, razonando análogamente a como antes lo hicimos, si existiese alguna trayectoria que cortase el eje x en un punto $(x_0, 0)$, este mismo punto pertenecería a la órbita logística antes expuesta para $y(t) = 0$, concluyendo con una contradicción derivada del teorema de unicidad de Picard.

Por lo tanto, todos los puntos de la frontera de C_+ pertenecen a órbitas que parten de dicha frontera, de lo que se deduce que tanto el interior como la frontera del cuadrante positivo es invariante por el sistema (2.13).

Haremos a continuación un análisis cualitativo de (2.13), mediante el estudio de las isoclinas, las cuales presentan la apariencia que sigue:

$$\begin{aligned} x - \text{isoclina} : y &= \frac{a}{c} - \frac{b}{c}x \\ y - \text{isoclina} : x &= \frac{d}{f} - \frac{e}{f}y \end{aligned} \tag{2.14}$$

Como se puede ver, ambas isoclinas tienen pendiente negativa y dan lugar a tres situaciones diferenciadas:

Caso 1: Las isoclinas son paralelas o no se cortan en $P \in C_+$

Si suponemos que la y -isoclina está por encima de la x -isoclina, el cuadrante positivo queda dividido en tres regiones (A , B y C).

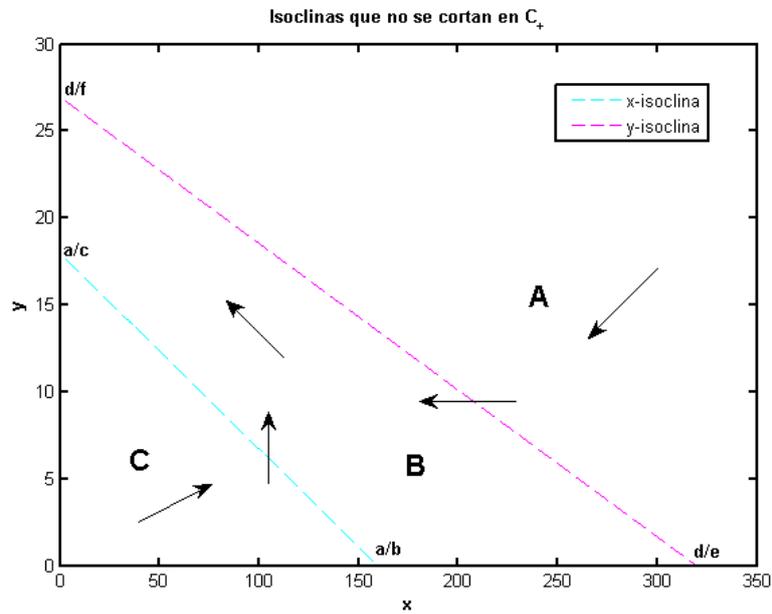


FIGURA 2.7. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia interespecie.

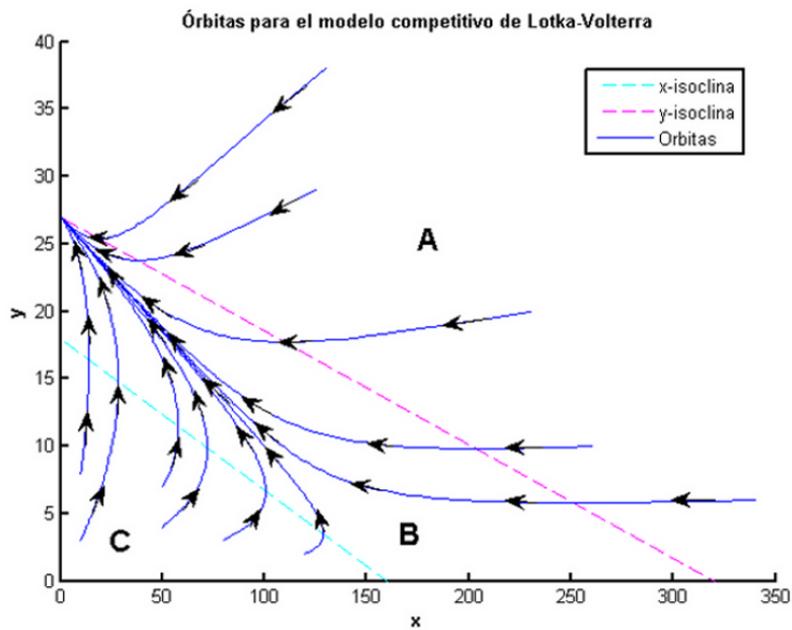


FIGURA 2.8. Órbitas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. $P \notin C_+$. y -isoclina por encima de x -isoclina.

Un análisis de las pendientes $\frac{dy}{dt}$ y $\frac{dx}{dt}$ en cada región nos lleva al cálculo de $\frac{dy}{dx}$, dividiendo ambas tasas de cambio. Este estudio particularizado para cada una de las zonas delimitadas por las isoclinas nos lleva a los siguientes resultados:

- En la región A : $\frac{dy}{dt} < 0$ y $\frac{dx}{dt} < 0$, con lo cual $\frac{dy}{dx} > 0$, por lo que en esta área la pendiente de las órbitas es positiva, y el sentido de recorrido de las mismas al aumentar el tiempo es hacia la izquierda y hacia abajo.

En efecto, tomemos el punto P_A de abscisa $\frac{d}{e}$ y ordenada $y_1 > 0$. Veamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y de $\frac{dy}{dt}$:

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

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

Por lo tanto en A la pendiente de las órbitas es positiva y su orientación es de derecha a izquierda, como se puede ver en la imagen.

- En la región B : $\frac{dy}{dt} > 0$ y $\frac{dx}{dt} < 0$, con lo cual $\frac{dy}{dx} < 0$, por lo que en esta área la pendiente de las órbitas es negativa, y el sentido de recorrido de las mismas al aumentar el tiempo es hacia la izquierda y hacia abajo.

En efecto, tomemos en la región B el punto P_B de abscisa $x_B = \frac{a}{b}$, y de ordenada $y_B = \frac{e}{2f}\left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right)$. Hallamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y de $\frac{dy}{dt}$:

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

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

Por lo tanto, en la región B , la pendiente de las órbitas es negativa, y su orientación es hacia la izquierda y hacia arriba.

- En la región C : $\frac{dy}{dt} > 0$ y $\frac{dx}{dt} > 0$, con lo cual $\frac{dy}{dx} > 0$, por lo que en esta área la pendiente de las órbitas es positiva, y el sentido de recorrido de las mismas al aumentar el tiempo es hacia la derecha y hacia arriba.

En efecto, tomemos el punto $P_C = \left(\frac{a}{2b}, \frac{a}{4c}\right)$, esto es, su ordenada es la mitad de la imagen de x_C por la x -isoclina. Veamos los signos de $\frac{dx}{dt}$ y de $\frac{dy}{dt}$.

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

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

De este análisis de pendientes se puede deducir que las órbitas tienden asintóticamente hacia el punto $(0, \frac{d}{f})$, esto es, la especie x se extinguirá, mientras que la especie y variará logísticamente, llegando a alcanzar el valor de su capacidad de carga $K = \frac{d}{f}$.

Si la x -isoclina se halla por encima de la y -isoclina, se realiza el mismo tipo de estudio, convergiendo en este caso las órbitas al punto $(\frac{a}{b}, 0)$, de manera que se extingue la especie y , mientras que la especie x variará logísticamente hasta llegar al valor de su capacidad de carga $K = \frac{a}{b}$. En la figura 2.10 se representa la variación de las órbitas para este caso.

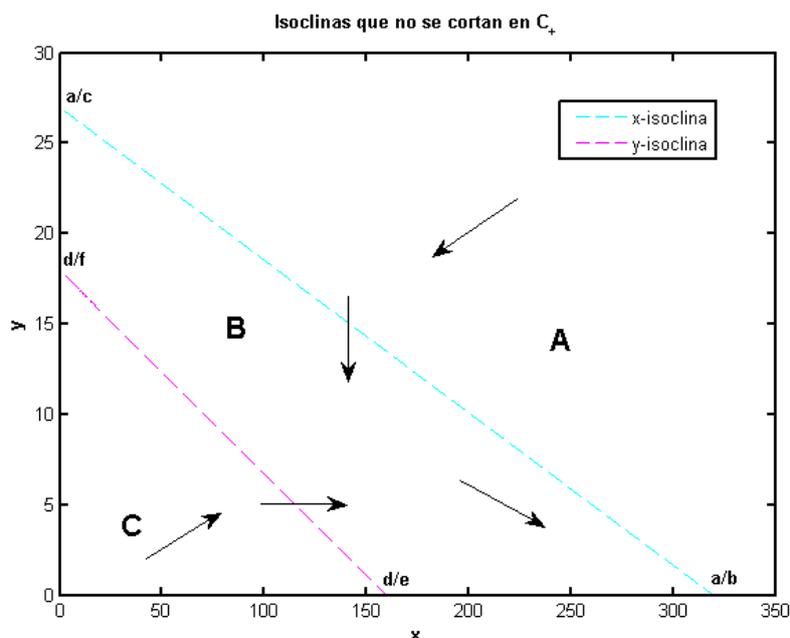


FIGURA 2.9. Variación local de las órbitas, y de las isoclinas con corte fuera de C_+ . Modelo Lotka-Volterra con competencia interespecie.

En ambos casos, la especie cuya isoclina se halla por debajo se extingue, mientras que la otra sigue una evolución logística.

Caso 2: Las dos isoclinas son coincidentes

En este caso, la ecuación de ambas isoclinas es $y = \frac{a}{c} - \frac{b}{c}x$, o lo que es lo mismo $y = \frac{d}{f} - \frac{e}{f}x$, que podemos unificar según la forma $y = n - mx$, con $n = \frac{a}{c} = \frac{d}{f}$ y $m = \frac{b}{c} = \frac{e}{f}$. La única isoclina divide al cuadrante positivo en dos regiones A y B .

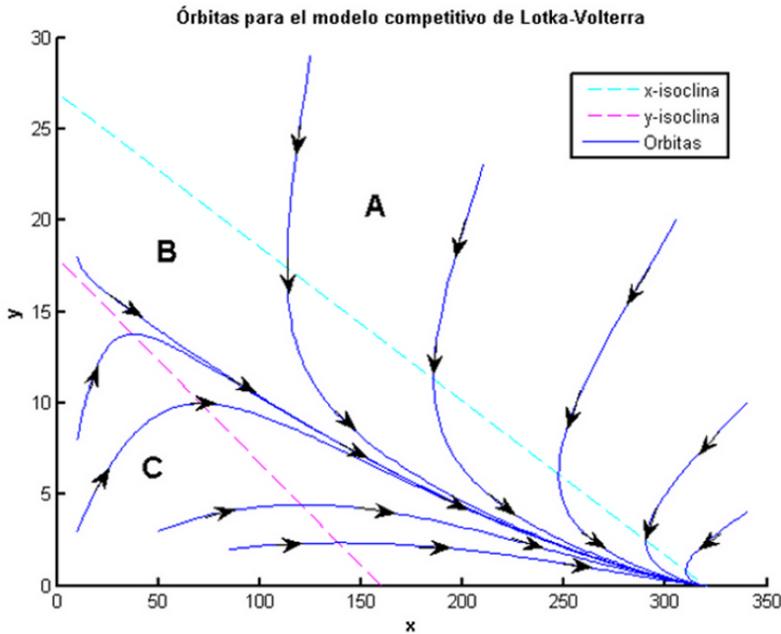


FIGURA 2.10. Órbitas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. $P \notin C_+$. x -isoclinas por encima de y -isoclinas.

- En la región A: $\frac{dy}{dt} < 0$ y $\frac{dx}{dt} < 0$, con lo cual $\frac{dy}{dx} > 0$.

En efecto, tomemos el punto $P_A = \left(\frac{b/c}{a/c}, y_1\right) = \left(\frac{e/f}{d/f}, y_1\right)$. Veamos los valores de $\frac{dx}{dt}$ y de $\frac{dy}{dt}$ en dicho punto:

$$a - bx - cy = a - b \frac{a/c}{b/c} - cy_1 = a - \frac{a}{b} - cy_1 = -cy_1 < 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} < 0$$

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

Por lo tanto en A la pendiente de las órbitas es positiva, y el sentido de recorrido de las mismas al aumentar el tiempo es hacia la izquierda y hacia abajo. Además, sobre la única isoclinas se verifica $\frac{dx}{dt} = 0$ y $\frac{dy}{dt} = 0$, y por lo tanto todos los puntos que la constituyen son puntos críticos.

- En la región B: $\frac{dy}{dt} > 0$ y $\frac{dx}{dt} > 0$, con lo cual $\frac{dy}{dx} > 0$.

En efecto, tomemos el punto $P_B = \left(\frac{n}{2m}, y_2\right)$, siendo y_2 la mitad de la imagen de la abscisa aquí considerada por la isoclinas:

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

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

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

$$d - ex - fy = d - e\frac{n}{2m} - f\frac{n}{4} = d - e\frac{d}{2e} - f\frac{d}{4f} = \frac{d}{4} > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} > 0$$

Por lo tanto, en esta área la pendiente de las órbitas es positiva, y el sentido de recorrido de las mismas al aumentar el tiempo es hacia la derecha y hacia arriba.

En la figura 2.11 se representan las isoclinas y las órbitas para este caso particular, tomando los coeficientes: $a = 20$, $b = 0,0769$, $c = 0,5555$, $d = 0,15$, $e = 0,00057$, $f = 0,0041$.

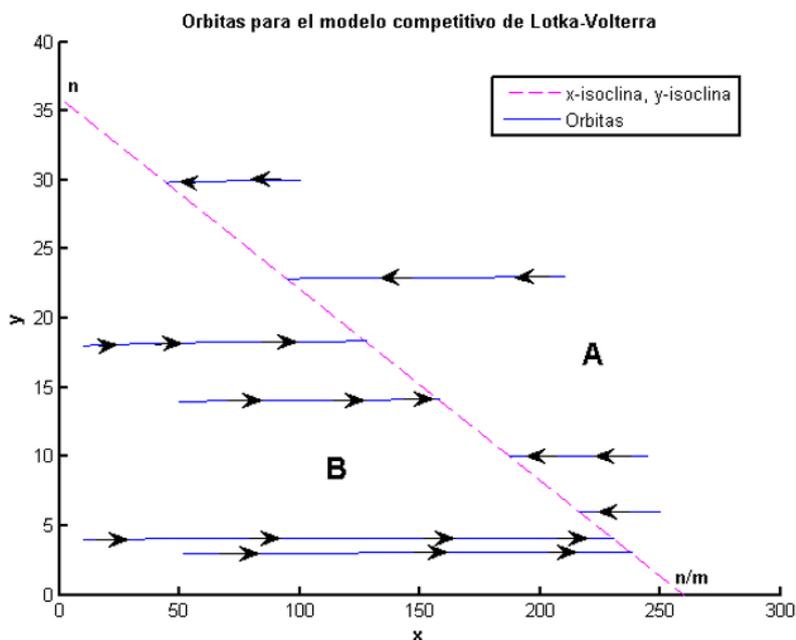


FIGURA 2.11. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas coincidentes.

Si se define $k = \frac{a}{d}$ se puede comprobar que $V(x, y) = \frac{x}{y^k}$ es una magnitud que se conserva, en otras palabras $V(x, y) = cte$ es una constante a lo largo de las órbitas. Dado que las dos isoclinas son coincidentes se puede establecer:

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

y sustituyendo en las ecuaciones diferenciales del presente modelo se puede deducir:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy) = kx(d - ex - fy) \Rightarrow \frac{1}{kx} \frac{dx}{dt} = d - ex - fy$$

$$\frac{dy}{dt} = y(d - ex - fy) \Rightarrow \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = d - ex - fy$$

por lo tanto

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

si integramos sobre la variable independiente t :

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

con lo que nos queda:

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

De esta manera, en este caso podemos deducir una ecuación que caracteriza las órbitas, y que toma la apariencia:

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

Caso 3: Las dos isoclinas se cortan en el interior del cuadrante positivo $P \in C_+$

Las dos isoclinas se cortan en el punto $\hat{z} = \left(\frac{af-cd}{bf-ce}, \frac{bd-ae}{bf-ce} \right)$, el cual es punto crítico de (2.13). Si linealizamos la ecuación (2.13), tenemos:

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = D_{\hat{z}} f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \tag{2.15}$$

Tras algunos cálculos, se puede llegar a una expresión para la matriz jacobiana de la forma:

$$D_{\hat{z}} f = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx \\ -ey & d - ex - 2fy \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -b\hat{x} & -c\hat{x} \\ -e\hat{y} & -f\hat{y} \end{pmatrix}$$

Se determinan los autovalores de la matriz implicada mediante la igualdad

$$\det(D_{\hat{z}}f - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} -b\hat{x} - \lambda & -c\hat{x} \\ -e\hat{y} & -f\hat{y} - \lambda \end{pmatrix}$$

Se obtienen dos autovalores, que responden a las siguientes ecuaciones:

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(-b\hat{x} - f\hat{y} + \sqrt{(b\hat{x} + f\hat{y})^2 - 4\hat{x}\hat{y}(bf - ce)} \right)$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} \left(-b\hat{x} - f\hat{y} - \sqrt{(b\hat{x} + f\hat{y})^2 - 4\hat{x}\hat{y}(bf - ce)} \right)$$

Se verifica que $\lambda_2 < 0$, y que para λ_1 existen dos casos:

1. Si $bf - ce > 0$, entonces $\lambda_1 < 0$. En ese caso los dos autovalores son negativos. Así, se cumple que (\hat{x}, \hat{y}) es un nodo estable para (2.15), y utilizando el teorema de Hartman y Grobman, descrito en el apéndice B, es además un nodo estable de (2.13). Dado el carácter positivo de \hat{x} e \hat{y} , se deduce que $af - cd > 0$ y $bd - ae > 0$, lo que significa que $\frac{d}{e} > \frac{a}{b}$ y $\frac{a}{c} > \frac{d}{f}$. La primera desigualdad da cuenta de que la x -isoclina se corta en el eje x en un punto anterior al de corte de la y -isoclina, mientras que de la segunda desigualdad se deduce que la x -isoclina tiene una ordenada en el origen mayor que la y -isoclina. Nuevamente el cuadrante positivo queda dividido en cuatro regiones A , B , C y D . Con un estudio de pendientes análogo a los efectuados anteriormente se concluye que el punto crítico (\hat{x}, \hat{y}) es globalmente estable, lo que significa que una órbita que comience en cualquier punto del interior del cuadrante positivo tiende asintóticamente a (\hat{x}, \hat{y}) . Este caso se representa en la figura 2.12.
2. Si $bf - ce < 0$, entonces $\lambda_1 > 0$, es decir, existe un autovalor negativo y otro positivo, por lo que (\hat{x}, \hat{y}) es un punto de silla, y por tanto un punto crítico inestable de (2.15). Si se aplica el teorema de Hartman y Grobman, se deduce que también es un punto de silla de (2.13). Como se tiene que $af - cd < 0$ y $bd - ae < 0$, la situación de los puntos de corte con los ejes es inversa a la del anterior ítem, es decir, la x -isoclina tiene ordenada en el origen menor, y abscisa en el origen mayor que los correspondientes valores de la y -isoclina. Llevando a cabo un análisis de pendientes en las regiones A , B , C y D , se puede ver que cualquier órbita que comience en B tiende hacia $P_2 = \left(0, \frac{d}{f}\right)$, mientras que cualquier órbita que comience en la zona D tiende hacia el punto $P_1 = \left(\frac{a}{e}, 0\right)$. Existe una trayectoria en A y otra en C que convergen a \hat{z} . Estas órbitas son las separatrices del punto de silla, que determinan las cuencas de atracción en A y C . Esto significa que las trayectorias que comienzan a uno u otro lado de las separatrices (que conforman la variedad estable), tienden o bien a P_1 o bien a P_2 . Este caso se representa en la figura 2.13.

2.4. SISTEMA COMPETITIVO DE LOTKA-VOLTERRA DE DOS ESPECIES

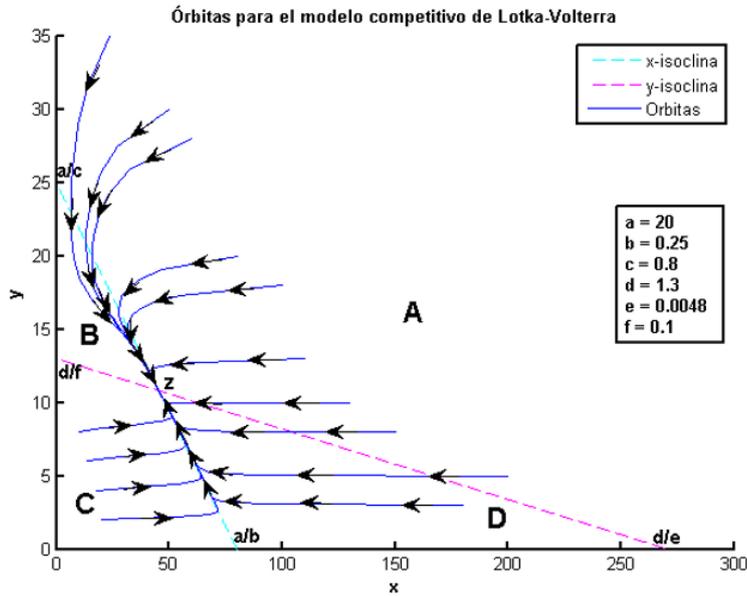


FIGURA 2.12. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 1.

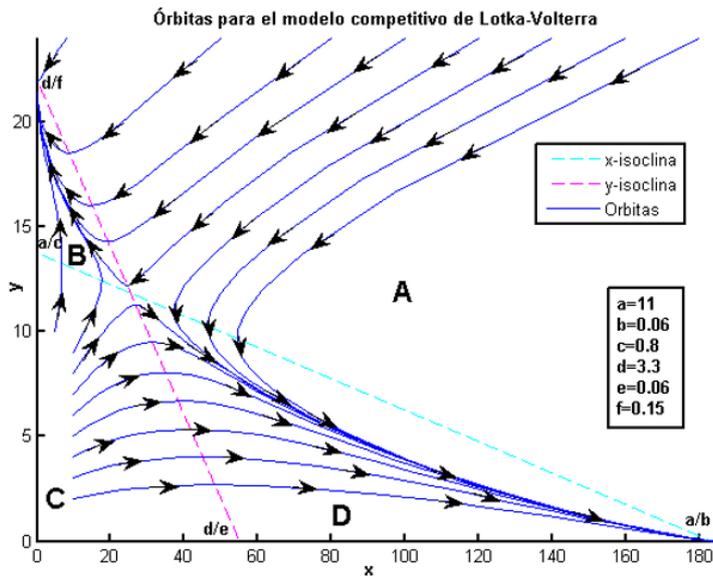


FIGURA 2.13. Órbitas e isoclinas para el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 2.

3. El caso $bf - ce = 0$ se corresponde con $\frac{b}{c} = \frac{e}{f}$, es decir, isoclinas con igual pendiente, casuística que ya fue tratada anteriormente.

2.5. Sistema cooperativo de Lotka-Volterra de dos especies

Se denomina modelo cooperativo de Lotka-Volterra de dos especies a un par de ecuaciones diferenciales, en el cual cada especie contribuye a la existencia de la otra, por hallarse relacionadas mediante simbiosis o mutualismo. Esto es lo mismo que decir, en términos numéricos que:

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

para todo $i \neq j$, y siendo $\bar{x} \in G$. La forma que toman entonces las ecuaciones, cuando hay sólo dos especies es:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a - bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex - fy) \end{aligned} \tag{2.16}$$

Los términos $-bx$ y $-fy$ se corresponden con el comportamiento logístico intrínseco a cada especie, que en este sistema se superpone a la evolución cooperativa (términos con coeficientes positivos). Para este caso, obtenemos unas ecuaciones para las isoclinas:

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

Estas isoclinas pueden cortarse en el cuadrante positivo o no, lo cual da lugar a dos casos de estudio:

Caso 1: Las isoclinas no se cortan en el cuadrante positivo

En este caso particular, las isoclinas no se cortan en un punto (crítico) del primer cuadrante, por lo que se deduce que las órbitas del sistema cooperativo tienden a infinito, como se deduce inmediatamente de un teorema que establece que las soluciones de un sistema de tal tipo tienden a un punto crítico, y en ausencia de éste tienden a infinito. La figura 2.14 es un ejemplo de esta tipología.

Caso 2: Las isoclinas se intersecan en el interior del cuadrante positivo

Bajo el supuesto mencionado aquí, existe un punto crítico en el interior del primer cuadrante, cuyas coordenadas son:

$$P = (\hat{x}, \hat{y}) = \left(\frac{cd + af}{bf - ce}, \frac{ae + bd}{bf - ce} \right)$$

En este caso particular de las ecuaciones de las isoclinas, las órbitas, basándonos en el teorema antes aludido, tienden al punto crítico cuyas coordenadas se expresaron en la anterior ecuación, con lo cual (\hat{x}, \hat{y}) es globalmente estable. Este caso se representa en la figura 2.15.

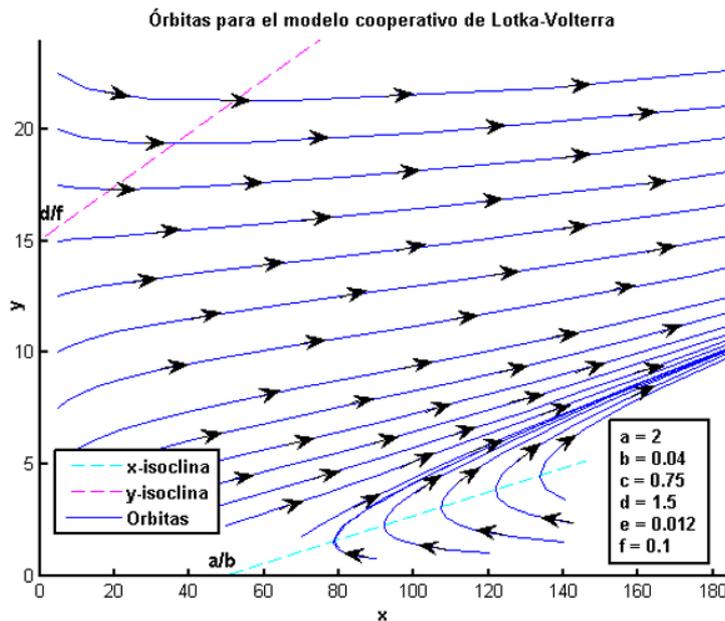


FIGURA 2.14. Órbitas e isoclinas para el modelo cooperativo de Lotka-Volterra. Isoclinas no se intersecan en C_+ . Caso 1.

Para sintetizar los resultados que se han obtenido a lo largo de este capítulo, en relación a la estabilidad del punto crítico de los sistemas de Lotka-Volterra considerados, se pueden usar los teoremas de Goh, y de Poincaré-Bendixson, antes mostrados en la sección de resultados generales.

Órbitas periódicas en ecuaciones de Lotka-Volterra en dimensión 2: Los teoremas de Poincaré-Bendixson y de Bendixson-Dulac, enunciados en la sección de resultados generales nos permiten hallar una implicación general para los sistemas de Lotka-Volterra, según el siguiente teorema.

Teorema 2.7. *La ecuación de Lotka-Volterra en dos dimensiones*

$$\dot{x} = x(a + bx + cy)$$

$$\dot{y} = y(d + ex + fy)$$

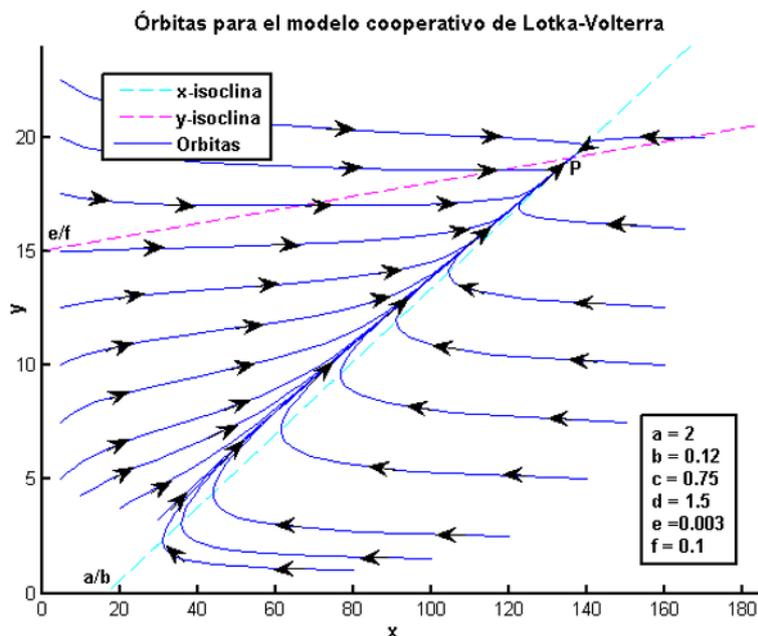


FIGURA 2.15. Órbitas e isoclinas para el modelo cooperativo de Lotka-Volterra. Las isoclinas se intersecan en C_+ . Caso 2.

siendo todos los coeficientes reales, no admite soluciones periódicas aisladas.

La prueba de este teorema se puede hallar en [7].

2.6. Conclusión

Se han estudiado en este capítulo los modelos basados en sistemas de ecuaciones diferenciales con dos especies e interacción lineal entre ellas, formulados todos ellos tomando como referente el sistema original de Lotka-Volterra.

A pesar de resultar las conclusiones del análisis del modelo original bastante coherentes con el funcionamiento de la naturaleza, ocurren asimismo situaciones que no se corresponden con la realidad, por ejemplo la ausencia de estabilidad o la explosión de la población en algunos casos.

Añadiendo términos lineales, en los modelos depredador-presa, competitivo y cooperativo, mejora la estabilidad de las ecuaciones, aunque como contrapartida de usar sólo linealidad en estos modelos, desaparecen las órbitas periódicas, según se desprende de los teoremas de Poincaré-Bendixson y de Bendixson-Dulac.

La naturaleza no presenta órbitas periódicas y estables, por lo que es necesario atacar el problema de la dinámica de poblaciones añadiendo términos de interacción no lineales. A mayor

grado de complejidad y de especies conviviendo en el mismo ecosistema, y utilizando la no-linealidad en los modelos se llegaría a descripciones más generales y ajustadas a la realidad, aunque como es lógico más difíciles de tratar.

ECUACIONES DE LOTKA-VOLTERRA PARA MÁS DE DOS ESPECIES

Se pueden generalizar las ecuaciones de Lotka-Volterra para dimensión genérica $n \geq 2$. En el presente capítulo se llevará a cabo la susodicha generalización para ecosistemas formados por n especies con interacciones recíprocas de carácter lineal.

3.1. Ecuación general de Lotka-Volterra

Si estudiamos el caso de n especies conviviendo en un ecosistema, el modelo de Lotka-Volterra (lineal) que se utiliza es de la forma:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, \dots, n \quad (3.1)$$

En este conjunto de n ecuaciones, x_i es el número de individuos de la especie i (o su densidad espacial), mientras que r_i representa la tasa intrínseca de crecimiento o decrecimiento de dicha especie, y los coeficientes a_{ij} marcan la influencia de la especie j en la especie i . Lógicamente, si $a_{ij} > 0$, entonces la existencia de la especie j es favorable al incremento de la población de la especie i , y si $a_{ij} < 0$ entonces es desfavorable. En el caso de que $a_{ij} = 0$, entonces la especie j no influye de ninguna manera sobre la especie i , pero podría darse esta situación con el añadido de que la especie i sí influyera en la especie j , aún a pesar de que $a_{ij} = 0$.

La matriz formada por los coeficientes a_{ij} recibe el nombre de matriz de interacción.

$$A = (a_{ij})$$

Cuando se trabaja en este contexto, con n dimensiones, se habla de “espacio de fase” y no de

“plano de fase” (término que se empleaba con sistemas de Lotka-Volterra de dos especies). Por lo tanto, el espacio de fase es el siguiente lugar geométrico:

$$\{\bar{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n, x_i \geq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}$$

El conjunto de hiperplanos de ecuaciones $x_i = 0$, que corresponden (cada uno de ellos) a la ausencia de la especie i , son conjuntos invariantes en la ecuación (3.1), de manera que tanto sus fronteras como sus interiores son también invariantes. Al interior del espacio de fase, en este caso genérico, se le denomina “primer hiperoctante” y se puede denotar:

$$C_1 = \{\bar{x} = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n, x_i > 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}$$

Por lo tanto, si $x_i(t_0) > 0$, entonces para todo $t > t_0$ se tiene $x_i(t) > 0$.

En este caso de sistemas de dimensión superior a 2, existen temas aún no bien estudiados. Se presentan por ejemplo situaciones con comportamiento asintótico oscilante, de tipo caótico, con mucha sensibilidad respecto a las condiciones iniciales, incluso para 3 dimensiones. Aún no siendo un asunto a tratar en este trabajo, el lector interesado podrá consultar el capítulo 4 del libro [12].

Por tanto, nos limitaremos a tratar los aspectos generales y tópicos, a modo introductorio.

3.2. Sobre los puntos críticos en el interior de C_1

Para hallar los puntos críticos de (3.1) contenidos en C_1 , se ha de resolver el siguiente sistema de ecuaciones lineales:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j = 0 \tag{3.2}$$

Existe un teorema que establece la relación de los puntos críticos con la existencia de α -límite y ω -límite en C_1 , que a continuación se enuncia:

Teorema 3.1. *C_1 contiene puntos de ω -límite o α -límite, si y sólo si (3.1) tiene un punto crítico interior.*

La prueba se detalla en [3, págs. 99-100].

A continuación se enuncia y prueba un teorema que relaciona la existencia de un único punto crítico de (3.1) en C_1 con los promedios de $x_i(t)$ y su condición de componente acotada dentro de la órbita.

Teorema 3.2. *Si existen dos constantes positivas a y A tales que $a < x_i(t) < A$ para todo i y todo $t > 0$, y se verifica que p es el único punto crítico de (3.1) en C_1 , entonces se tiene:*

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p_i, \quad i = 1, \dots, n.$$

Demostración. Ya que $y_i = \frac{\dot{x}_i}{x_i} = \frac{d}{dt}(\log x_i)$ se puede escribir (3.1) de la siguiente manera:

$$\frac{d}{dt}(\log x_i) = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

Integrando entre 0 y T :

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{d}{dt}(\log x_i) dt &= \{r_i t\}_0^T + \sum_{j=1}^n a_{ij} \int_0^T x_j(t) dt \\ \log x_i(t) - \log x_i(0) &= r_i T + \sum_{j=1}^n a_{ij} \int_0^T x_j(t) dt \\ \frac{\log x_i(t) - \log x_i(0)}{T} &= r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt \end{aligned} \quad (3.3)$$

Poniendo $z_j(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt$, comprobaremos que $a < z_j(T) < A$, verificándose ésto para todo j y todo $T > 0$. Puesto que $a < x_j(T) < A$ se tiene:

$$\begin{aligned} z_j(T) &= \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt > \frac{1}{T} \int_0^T a dt = a \Rightarrow z_j(T) > a \\ z_j(T) &= \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt < \frac{1}{T} \int_0^T A dt = A \Rightarrow z_j(T) < A \end{aligned}$$

Si ahora se considera una sucesión $T_k \rightarrow \infty$, puesto que la sucesión $z_1(T_k)$ está acotada, su clausura es un conjunto compacto, por lo que se puede extraer una subsucesión T_k^1 verificando que $z_1(T_k^1)$ converge a z_1 . Se trata de un límite único, porque C_1 es un espacio topológico Hausdorff con la topología usual.

Por lo tanto $z_2(T_k^1)$ es una sucesión acotada, de la que podemos extraer una subsucesión T_k^2 de T_k^1 , de tal manera que $z_2(T_k^2)$ converge a z_2 . Si seguimos operando de este modo, concurrentemente, llegaremos a una subsucesión T_k que verifica que $z_j(T_k) \rightarrow z_j, \forall j$.

Entonces la sucesión $\log x_i(T_k) - \log x_i(0)$ también es acotada para todo i . Sustituyendo T por T_k en la ecuación (3.3), tenemos:

$$\frac{\log x_i(T_k) - \log x_i(0)}{T_k} = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{T_k} \int_0^{T_k} x_j(t) dt$$

y tomando el límite cuando $T_k \rightarrow \infty$ llegamos a la ecuación:

$$0 = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{z}_j$$

de forma que $\bar{z} = (\bar{z}_1, \bar{z}_2, \dots, \bar{z}_n)$ es punto crítico de (3.1). Ya que p es el único punto crítico de (3.1), por hipótesis, se tiene que $p = \bar{z}$, de tal manera que

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p_i$$

□

3.3. Las ecuaciones de Lotka-Volterra para pirámides tróficas o alimenticias

En esta sección pondremos el foco en el estudio de las cadenas tróficas de n especies. En este tipo de sistemas la primera especie es presa de la segunda, la segunda de la tercera, y así hasta la presa $n - 1$ -ésima, que es presa de la n -ésima, no siendo ésta última presa de ninguna, y estando pues situada en el vértice de la pirámide alimenticia. Esta casuística se da en la naturaleza en casi todos los ecosistemas con un mayor o menor número de niveles en la pirámide.

Supondremos que hay competencia interespecie entre cada presa y su predador correspondiente, además de competencia intraespecie en cada una de las poblaciones. Se tomarán coeficientes de interacción constantes. Operando así se obtiene un sistema de ecuaciones diferenciales de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 (r_1 - a_{1,1}x_1 - a_{1,2}x_2) \\ \dot{x}_j &= x_j (-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{j,j}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}), \quad j = 2, \dots, n-1 \\ \dot{x}_n &= x_n (-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{n,n}x_n) \end{aligned} \tag{3.4}$$

Todos los coeficientes son estrictamente positivos. Para este caso genérico de n ecuaciones existe un teorema análogo al que se enunció para 2 ecuaciones (modelo depredador-presa de 2 especies), en relación a la estabilidad del punto crítico. En concreto, se tiene:

Teorema 3.3. *Si (3.4) tiene un punto crítico interior p , entonces p es globalmente estable, esto es, toda trayectoria en C_1 converge a p cuando $t \rightarrow \infty$.*

Este teorema aparece detalladamente demostrado en [3, págs. 102-104].

3.4. El principio de exclusión

Dentro del análisis de n poblaciones, existe una limitación en la supervivencia de las especies. En este contexto, el principio de exclusión establece que si n poblaciones dependen linealmente de m recursos, siendo $m < n$, entonces como mínimo una de las poblaciones debe extinguirse. Esto equivale a decir, como nos sugiere el sentido común, que si hay más especies que recursos, entonces esta situación no se sostendrá en un tiempo de evolución a largo plazo. Un estudio detallado de la competencia por los recursos se halla en [5, págs. 37-76], y una prueba directa del principio de exclusión se puede ver en [3, págs. 104-105].

3.5. Sistemas de Lotka-Volterra competitivos

Tengamos en cuenta las ecuaciones de Lotka-Volterra para un modelo competitivo en el cual existen n especies.

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) = G_i(x), \quad i = 1, \dots, n \quad (3.5)$$

considerando todos los $a_{ij} > 0$, para $i, j = 1, \dots, n$. Estas condiciones son la imposición matemática de que todas las especies compiten por los recursos, incluida la competencia intraespecie.

Si existe algún i para el que se verifica $r_i \leq 0$, entonces, teniendo en cuenta la anterior expresión (3.5), se tendrá que $\dot{x}_i \leq 0$, y consecuentemente esa especie acabará por extinguirse.

Se supondrá en esta sección que $r_i > 0$, $\forall i$ esto es, que bajo el supuesto de no existencia de competidores, la población i evolucionará hasta alcanzar su capacidad de carga $K_i = \frac{r_i}{a_{ii}} > 0$. En esta situación el origen es un nodo inestable.

Resultado 3.1. *Si en el sistema (3.5) se verifica que $a_{ij} > 0$, $r_i > 0$, entonces todas sus trayectorias están acotadas.*

Demostración. Se sabe que la clausura de C_1 es invariante, y además que

$$\text{si } x_i > \frac{r_i}{a_{ii}}, \Rightarrow \dot{x}_i = r_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \leq r_i x_i - a_{ii} x_i^2 = x_i (r_i - a_{ii} x_i) < 0$$

o lo que es lo mismo, si x_i supera un cierto valor umbral, se llega a que su crecimiento se vuelve negativo, con lo cual x_i estará acotado, para todo $i = 1, \dots, n$. □

Lema 3.1. *Si el sistema (3.5) cumple las condiciones:*

- $\frac{r_j}{a_{jj}} < \frac{r_i}{a_{ij}},$ para $1 \leq i < j \leq n.$
- $\frac{r_j}{a_{jj}} > \frac{r_i}{a_{ij}},$ para $n \geq i > j \geq 1.$

entonces el sistema de ecuaciones diferenciales (3.5) no tiene ningún punto crítico interior.

Demostración. Para que \bar{p} sea un punto crítico interior, se debe cumplir:

$$\frac{\alpha_{i1}}{r_i} p_1 + \dots + \frac{\alpha_{in}}{r_i} p_n = 1, \text{ para } i = 1, \dots, n$$

de forma que se tienen las siguientes $n - 1$ relaciones:

$$\left(\frac{\alpha_{11}}{r_1} - \frac{\alpha_{i1}}{r_i} \right) p_1 + \dots + \left(\frac{\alpha_{1n}}{r_1} - \frac{\alpha_{in}}{r_i} \right) p_n = 0, \text{ para } i = 2, \dots, n.$$

por lo que para $i = n$

$$\left(\frac{\alpha_{11}}{r_1} - \frac{\alpha_{n1}}{r_n} \right) p_1 + \dots + \left(\frac{\alpha_{1n}}{r_1} - \frac{\alpha_{nn}}{r_n} \right) p_n = 0$$

Los términos entre paréntesis son negativos, dadas las hipótesis, por lo que se puede deducir que $p_i = 0$, para cada $i = 1, \dots, n$, es decir, $\bar{p} = 0$, el cual no es punto interior. □

El siguiente teorema generaliza para n especies el resultado que se tenía para solamente dos, que afirma que en ausencia de puntos críticos interiores, necesariamente todas las especies se extinguen menos una, que es la dominante, la cual alcanza su capacidad de carga o soporte.

Teorema 3.4. *Si se supone que se cumplen las dos hipótesis del lema anterior, el punto $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0, \dots, 0 \right)$ es globalmente estable en C_1 en otras palabras, cualquier trayectoria tiende asintóticamente hacia dicho punto crítico.*

La demostración se halla en [1, págs. 38-40].

Con una permutación de índices, se puede conseguir que sea la k -ésima especie la dominante. En el anterior lema se arreglaron las condiciones para que fuera la especie 1 la dominante. Además, no todo sistema competitivo con n variables evoluciona hacia un punto crítico o una órbita estacionaria. Más concretamente, en los años 70, S. Smale probó que para $n \geq 4$ en especial, en sistemas con interacción no lineal, la evolución temporal puede ser caótica.

3.6. Sistemas de Lotka-Volterra cooperativos

Se analizará en esta sección la particularización de las ecuaciones de Lotka-Volterra de n especies en la que cada una de ellas se beneficia de su coexistencia con las otras. Este caso se corresponde con la situación biológica de simbiosis interespecie. Así pues, se parte del sistema de Lotka-Volterra general:

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right); \quad i = 1, \dots, n \quad (3.6)$$

Para todo $i \neq j$ se tendrá que cumplir entonces que $a_{ij} \geq 0$, o lo que es lo mismo:

$$\frac{\partial \dot{x}_i}{\partial x_j} = a_{ij} x_i \geq 0, \quad i \neq j$$

lo que en términos verbales significa que la especie x_j es beneficiosa para la existencia de la especie x_i . Este sistema de ecuaciones diferenciales es una generalización del modelo cooperativo de Lotka-Volterra para dos especies al caso de n especies. Para este caso, la matriz jacobiana toma la forma

$$J = \begin{pmatrix} \partial \dot{x}_i \\ \partial x_j \end{pmatrix}$$

y tiene todos sus elementos fuera de la diagonal no negativos. Cualquier matriz $n \times n$ que cumple esta condición se dice cooperativa.

Para un ecosistema con dos especies, existían dos casuísticas diferenciadas: si no había punto crítico interior en C_+ , las órbitas divergían hacia el infinito; y en caso contrario, esto es, con presencia de punto crítico interior en C_+ , entonces las órbitas convergían al mismo.

Se puede generalizar para n especies lo descrito para dos. Pero para ello, necesitamos previamente probar un lema.

Lema 3.2. *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 (3.6) en C_1 que no están acotadas, al tender $t \rightarrow \infty$.*

Demostración. Si v es un autovector por la izquierda, entonces se tiene

$$vA = \lambda v$$

Se normalizan las componentes de v teniendo entonces $\sum_{i=1}^n v_i = 1$. Dada la función

$$P(x) = \prod_{i=1}^n x_i^{v_i}$$

podemos hacer $\log P(x) = \sum_{i=1}^n v_i \log x_i$, de tal manera que

$$\frac{\dot{P}}{P} = \frac{d}{dt} \log P(x) = \sum_{i=1}^n v_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} = \sum_{i=1}^n v_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) = v \cdot (r + Ax) = v \cdot (r + \lambda x)$$

con lo que obtenemos

$$\frac{\dot{P}}{P} = v \cdot r + \lambda v \cdot x$$

Si se aplica la desigualdad generalizada para la media aritmética-geométrica, que se demuestra en [11, págs. 20-22], se obtiene:

$$\frac{\dot{P}}{P} \geq v \cdot r + \lambda \prod_i x_i^{v_i} = v \cdot r + \lambda P \Rightarrow \dot{P} \geq P(v \cdot r + \lambda P)$$

Por lo tanto, todas las soluciones $x(t)$ con $x(0) = x_0$ que verifican $\lambda P(x_0) > -v \cdot r$ divergen a infinito. La existencia de estas soluciones se justifica por que podemos elegir las componentes de x_0 tan grandes como queramos, de manera que $P(x_0) = \prod_i x_{0i}^{v_i}$ también puede evolucionar de forma arbitrariamente grande. □

Como caso particular podemos citar aquél en el que $r_i > 0$ para todo i , y en el que el vector v existe, de forma que se deduce de forma sencilla que cualquier órbita de C_1 diverge hacia infinito.

Para saber si el vector v existe se puede usar el teorema de Perron-Frobenius, que a continuación se cita.

Definición 3.1 (Matriz irreducible). Una matriz A es irreducible si no es semejante, usando permutaciones de las filas y columnas, a una matriz triangular superior por bloques.

Definición 3.2 (Matriz negativa y diagonalmente dominante). Una matriz A es negativa y diagonalmente dominante si existe un vector \bar{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 . En el caso de que A sea una matriz cooperativa, esta condición es equivalente a decir que Ad tiene todas sus componentes menores que 0.

Definición 3.3 (Matriz estable). Una matriz A es estable si todos sus autovalores tiene parte real menor que cero.

Teorema 3.5 (Teorema de Perron-Frobenius). *Dada una matriz A real de dimensiones $n \times n$ con elementos no negativos, entonces se cumple:*

- *Existe un único autovalor λ dominante, esto es, $\lambda \geq |v|$, para todos los restantes autovalores v de la matriz A , independientemente de su naturaleza (positivos, negativos, complejos).*
- *A tiene autovectores no nulos por la izquierda y por la derecha, u y v , asociados a λ , y tales que $u_i \geq 0$ y $v_i \geq 0$, es decir:*

$$uA = \lambda u; \quad Av = \lambda v$$

Suponiendo que A es irreducible, se cumplen las mismas conclusiones con $\lambda > |v|$, y $u_i > 0$ y $v_i > 0$, para todo i .

Lema 3.3. *Dada una matriz cooperativa, esto es $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$, entonces A es estable, si y sólo si, es negativa y diagonalmente dominante.*

Demostración. Se aplican los resultados expuestos anteriormente, incluido el teorema de Perron-Frobenius. La demostración se detalla en [3, pág. 119].

□

Corolario 3.1. *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.*

Con todos estos resultados previos asumidos, podemos dar una condición suficiente para la estabilidad global de p :

Teorema 3.6. *Supongamos que el sistema (3.6) verifica que $r_i > 0$ para todo i y que tiene un único punto crítico interior p . Supongamos además que la matriz A tiene elementos no negativos fuera de la diagonal. Entonces p es globalmente asintóticamente estable en C_1 , y se cumple también que las trayectorias en la frontera están uniformemente acotadas cuando $t \rightarrow \infty$.*

Demostración. Por el corolario precedente, A es estable, y por el lema anterior, A es negativa y diagonalmente dominante. Por lo tanto, existe un vector d con $d_i > 0$, tal que $a_{ii}d_i + \sum_j |a_{ij}|d_j < 0$. Se define la función:

$$V(x) = \max_k \frac{|x_k - p_k|}{d_k}$$

la cual cumple que $V(x) \geq 0$ y $V(x) = 0$ si y sólo si $x = p$. Se considera un intervalo de tiempo en el que $\max_k \frac{|x_k - p_k|}{d_k} = \frac{|x_i - p_i|}{d_i}$. Entonces se tiene:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \frac{1}{d_i} \dot{x}_i \operatorname{sgn}(x_i - p_i) = \frac{x_i}{d_i} \left\{ a_{ii}(x_i - p_i) + \sum_{j \neq i} a_{ij}(x_j - p_j) \right\} \operatorname{sgn}(x_i - p_i) \\ &\leq \frac{x_i}{d_i} \left\{ a_{ii}|x_i - p_i| + \sum_{j \neq i} a_{ij}|x_j - p_j| \right\} \leq \frac{x_i}{d_i} V(x) \left\{ a_{ii}d_i + \sum_{j \neq i} a_{ij}d_j \right\} \leq 0 \end{aligned}$$

para todo $x \in C_1$, alcanzándose la igualdad si y sólo si $x = p$. Utilizando el principio de invarianza de LaSalle, se concluye que p es globalmente asintóticamente estable, o lo que es lo mismo, toda trayectoria en C_1 cumple que $x(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$. Usando el mismo razonamiento, todas las trayectorias en la frontera de C_1 están uniformemente acotadas. □

3.7. Conclusión

En este capítulo nos hemos centrado en los sistemas de Lotka-Volterra de dimensión $n > 2$, y se ha visto que el funcionamiento de estos sistemas resulta ser distinto y más complejo que el que se estudió para dimensión $n = 2$. Para dimensión 2 existen teoremas que constriñen fuertemente las soluciones, atendiendo a los puntos críticos, y la estabilidad y tendencia asintótica. Para dimensiones mayores no se da tal circunstancia, apareciendo sistemas complejos.

Este aumento en la complejidad ya se puso en evidencia con los trabajos de E. Lorentz, quien en los años 60 estudió un modelo simplificado de la evolución atmosférica, cuyas ecuaciones constituyentes resultan ser del mismo tipo que las estudiadas en este capítulo. Se observó un comportamiento caótico y una altísima sensibilidad a las condiciones iniciales. En ambos ámbitos de estudio, dinámica de poblaciones y estudio del clima, es posible pues llegar a resultados propios de la teoría del caos, uno de los temas principales de la matemática del siglo XX.

El estudio de los sistemas de Lotka-Volterra de dimensión mayor que 2 resulta ser un tema de vigente actualidad, y existen muchos investigadores que hoy en día centran su trabajo en dichos sistemas. Como ejemplo particular se podría citar, tomando uno al azar, el estudio de la convergencia para matrices de interacción casi-simétricas o casi-cooperativas, y el empleo de estos resultados para la estabilización del sistema parejo, actuando sobre las tasas de crecimiento (línea de investigación seguida por Gouzé en *Dynamical Behaviour of Lotka-Volterra systems*).

APLICACIONES DE MODELOS POBLACIONALES A SISTEMAS DE PESCA/CAPTURAS

En este cuarto y último capítulo se trata la dinámica de poblaciones aplicada a sistemas donde se produce una extracción continua de ejemplares. Esta extracción se puede llevar a cabo de múltiples maneras dependientes de la ley de faenado empleada, y la forma concreta aplicada condiciona el mayor o menor rendimiento económico de la actividad productiva, así como la sostenibilidad temporal del ecosistema que la provee.

Se abordará primeramente para cada caso estudiado la intervención de faenado de cuantía invariante en el tiempo, esto es, producción constante. Después se tratará la tipología según la cual se extrae una cantidad de individuos proporcional a la población, siguiendo un esfuerzo o rendimiento constante. Estos dos tipos de faenado se aplicarán a cuatro modelos poblacionales: el modelo logístico para una especie estudiado en el capítulo 1, el sistema competitivo de Lotka-Volterra, el sistema básico predador-presa de Lotka-Volterra en el que se faena sobre la especie predatora, y también se tratará un último caso en que en un modelo predador-presa concreto se efectúa faenado en ambas especies.

Finalmente, para concluir este capítulo, se realizará además un estudio somero de las repercusiones económicas y biológicas de la actividad pesquera/cinegética atendiendo a los modos en que es puesta en práctica.

4.1. Faenado en el modelo logístico

Según se vio en el capítulo primero, el modelo logístico se emplea para describir matemáticamente la evolución temporal de la población de una especie que dispone de recursos limitados, como agua, nutrientes, o luz, incluyéndose de forma implícita la propia competencia intraespecie

por la obtención de esos recursos. De esta manera, esta especie no puede crecer indefinidamente, sino que como mucho, y dependiendo de las condiciones iniciales, tenderá a alcanzar, cuando $t \rightarrow \infty$, un valor de equilibrio asintóticamente estable, conocido como capacidad de soporte o de carga. En las dos subsecciones que siguen se verá además cómo le afecta a dicha población la práctica de una sustracción continua de ejemplares, tanto con producción constante (“constant yield”), como con esfuerzo constante (“constant effort”).

4.1.1. Faenado de producción constante en el modelo logístico

Para llevar a cabo el modelado de poblaciones en las que se produce una extracción de individuos según una determinada ley temporal, se usa una variante de la ecuación diferencial logística, incluyendo “faenado”. Dicha ecuación diferencial toma entonces la siguiente apariencia:

$$\frac{dx}{dt} = r \left(\frac{K-x}{K} \right) x - h(t) \quad (4.1)$$

Bajo el supuesto de producción constante se tiene $h(t) = H$. Igualando a cero el segundo término de la ecuación, se obtienen los puntos críticos, que pueden ser uno, dos o ninguno, según el valor del discriminante. Esto ocurre por ser dicho término de naturaleza cuadrática.

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

- Cuando el discriminante de las soluciones es negativo, lo que significa $H > \frac{rK}{4}$, la ecuación no presenta puntos críticos. En este caso el faenado es tan fuerte que llega a extinguirse la población inicial en tiempo finito, independientemente de su valor.

Como ejemplo, en la figura 4.1 se han representado varias soluciones de la ecuación diferencial (4.1), tomando los valores $r = 1$, $K = 1$, y $H = 0,28$, para distintas poblaciones iniciales x_0 .

- Si el discriminante es igual a cero, caso que sucede cuando $H = \frac{rK}{4}$, sólo existe un punto crítico, de valor igual a $x_1 = \frac{K}{2}$. Si el valor inicial x_0 es mayor que ese valor, entonces $\frac{dx}{dt} < 0$, y $x(t)$ tiende al valor de equilibrio x_1 . En el caso de que $x_0 < \frac{K}{2}$, entonces también se cumple $\frac{dx}{dt} < 0$, y por lo tanto la población se extingue en un tiempo finito. Este caso se representa en la figura 4.2.
- En el caso de que $H < \frac{rK}{4}$, la ecuación cuadrática posee dos puntos críticos x_1 y x_2 . La solución presenta un comportamiento diferente según el intervalo en la que se halla su valor inicial x_0 . Si $x_0 < x_1$ se tiene que $\frac{dx}{dt} < 0$, y dicha solución se anula en tiempo finito. Si $x_1 < x_0 < x_2$, se verifica $\frac{dx}{dt} > 0$, y $x(t)$ tiende a la asíntota horizontal x_2 . Si $x_0 > x_2$, entonces, al igual que antes, se verifica $\frac{dx}{dt} < 0$, y la población tiende asintóticamente a x_2 . El comportamiento es

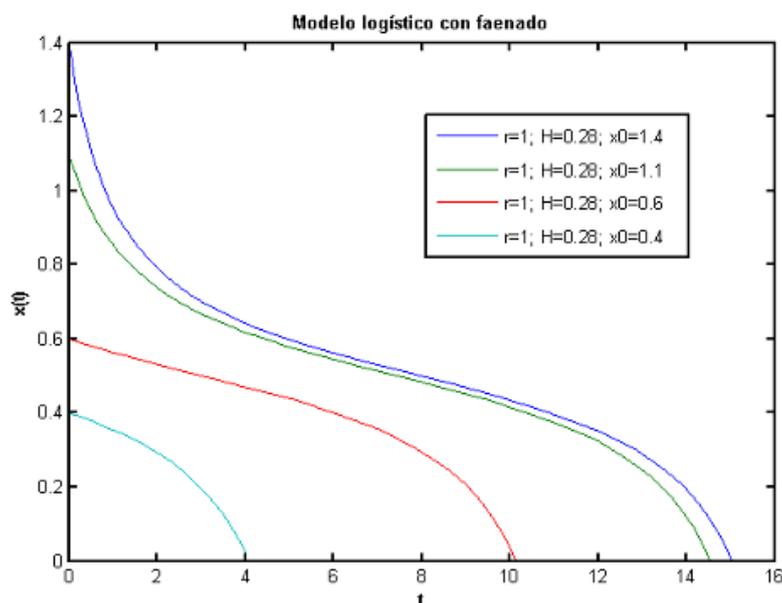


FIGURA 4.1. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H > r\frac{K}{4}$.

por lo tanto cualitativamente parecido al caso del modelado logístico con umbral, con la salvedad de que cuando $x_0 < x_1$ en vez de que $x(t)$ tienda asintóticamente a 0, la población se extingue en un tiempo finito. En la figura 4.3 se representa el comportamiento logístico con faenado para esta tercera casuística, tomando: $K = 2$, $H = 0,25$, $x_1 = 0,2929$, $x_2 = 1,7071$.

Las casuísticas aquí descritas pueden entenderse mejor si se representa en una gráfica la función $\frac{dx}{dt}$ frente a la variable x , para este modelo concreto. En la figura 4.4 se pueden ver todos los casos antes explicados, teniendo en cuenta que al valor de \dot{x} se le ha añadido una cantidad constante igual a H . De este modo se pueden comprobar los puntos de corte del patrón de crecimiento logístico con los distintos niveles de faenado (los cuales se representan, como es lógico, como funciones constantes independientes de la población). De esta forma se puede analizar de un vistazo la existencia de uno, dos o ninguno puntos críticos, según sea el valor de H en relación a H_c .

4.1.2. Faenado de esfuerzo constante en el modelo logístico

Supongamos que la función $h(t)$ es una función que varía linealmente con el tamaño de la población, esto es

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex \quad (4.2)$$

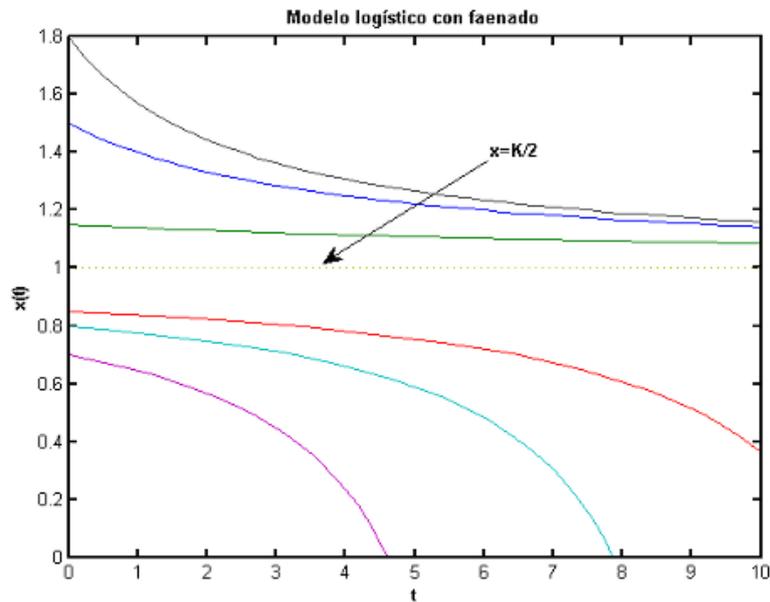


FIGURA 4.2. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H = r \frac{K}{4}$.

Este tipo de faenado se denomina *faenado de esfuerzo constante* o simplemente *faenado proporcional*. Se trata de una ecuación diferencial que particularmente tiene aplicación en las pesquerías. Se asume en tal escenario que el número de capturas en la unidad de tiempo, es proporcional a E , el esfuerzo empleado en la pesca. Dicho esfuerzo se puede medir según el número de barcos que se hallan faenando en un determinado instante.

Este aserto en lo que respecta a dicha variación de $h(t)$ podría ser cuestionado, dado que cuando la población sobre la que se actúa es muy pequeña, en principio sería necesario un mayor esfuerzo por captura. Sin embargo, se trata de una dependencia razonable para la mayor parte de las pesquerías reales.

Analizando un poco esta ecuación diferencial logística con esfuerzo constante, es fácil ver que existen dos puntos de equilibrio, el primero en $x = 0$; y el segundo se obtendría buscando la solución de la ecuación

$$r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - E = 0$$

la cual podemos denotar por $x_{\infty}(E) = K(r - E)/r$, variando E entre 0 y r . El equilibrio en $x = 0$ es inestable y el equilibrio en $x_{\infty}(E)$ es asintóticamente estable para $0 \leq E \leq r$. Dado que el esfuerzo aumenta desde 0 a r , el equilibrio disminuye desde K hasta 0.

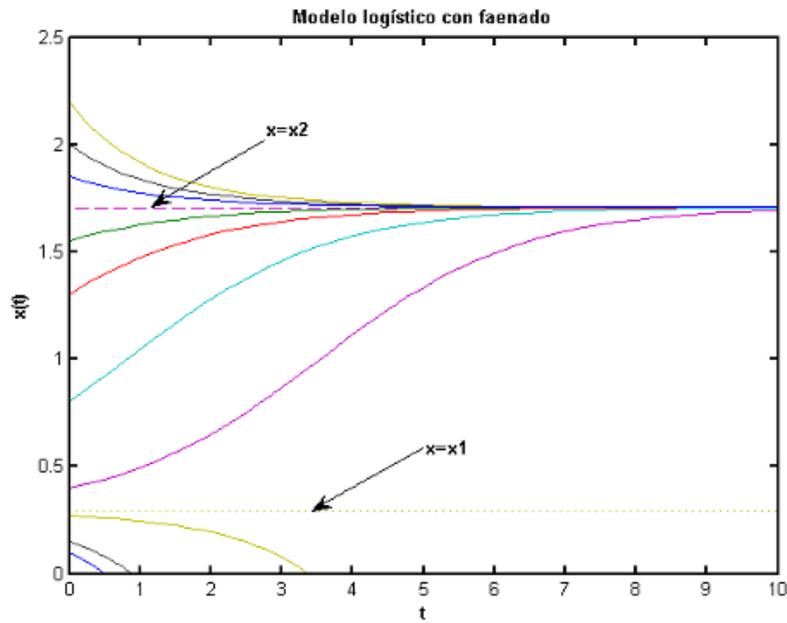


FIGURA 4.3. Ejemplos de evolución logística con faenado para $H < r\frac{K}{4}$

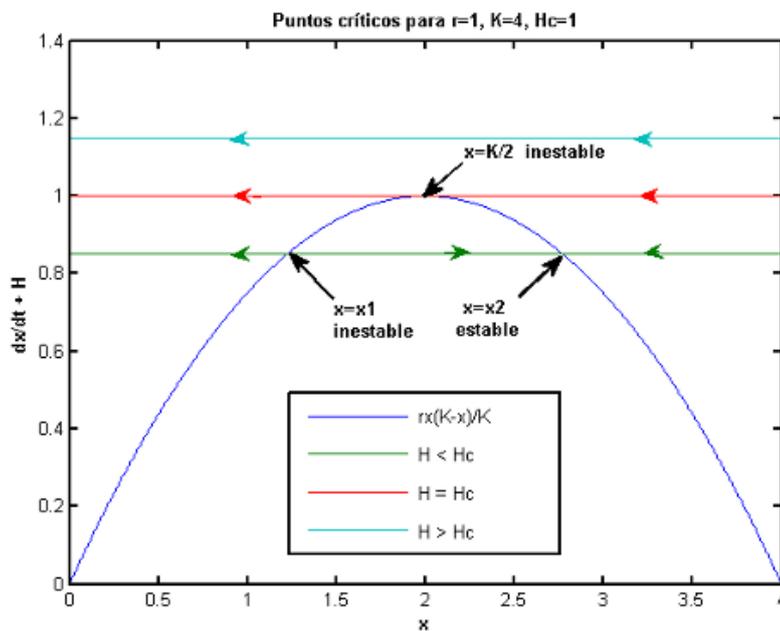


FIGURA 4.4. Análisis de los puntos críticos y la evolución temporal según los valores de H .

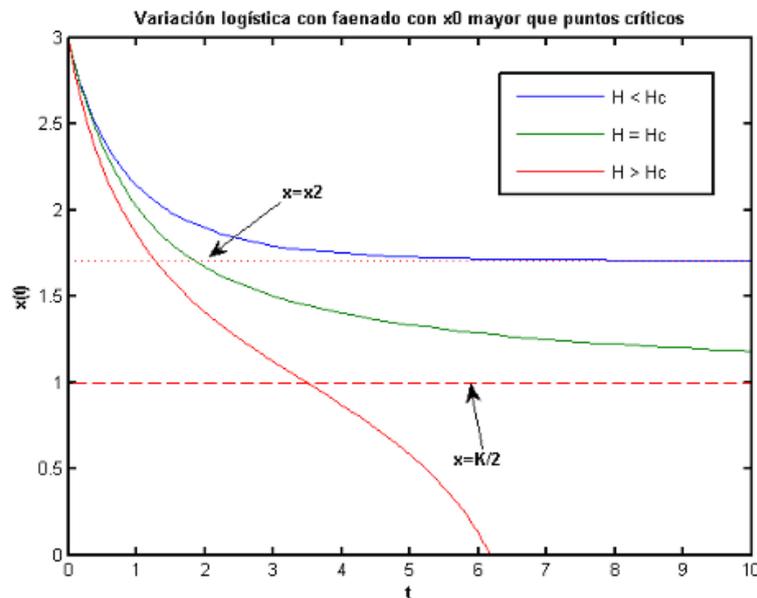


FIGURA 4.5. Evolución temporal según los valores de H , para x_0 mayor que cualquier punto crítico. $r = 1$, $K = 2$.

Se representa en las figuras 4.6, 4.7 y 4.8, la evolución temporal de la población, para esfuerzos de pesca/captura E crecientes, y para valores iniciales de cantidad o densidad espacial de especímenes de $x_0 = 1,4$, $x_0 = 0,5$ y $x_0 = 0,2$, respectivamente.

Dado un esfuerzo E , el rendimiento al que se tiende cuando $t \rightarrow \infty$ se calcula como $E x_\infty(E) = KE - KE^2/r$, y alcanza su valor máximo de $r\frac{K}{4}$ para $E = \frac{r}{2}$, en el punto de equilibrio $x_\infty(E) = \frac{r}{2}$. De esta forma, se puede deducir que un aumento del esfuerzo más allá de $\frac{r}{2}$ disminuye el rendimiento y es por lo tanto contraproducente. Se denomina *máximo rendimiento sostenible* (MSY) a la producción máxima obtenida de modo sostenible, es decir, sin extinción de la especie y al tender $t \rightarrow \infty$.

Este comportamiento del rendimiento en el equilibrio, frente al valor del esfuerzo E aplicado, que se ha descrito en el anterior párrafo, se representa en la figura 4.9.

Se puede apreciar como, en efecto, el *máximo rendimiento sostenible* o *MSY*, se obtiene para un valor de esfuerzo $E = \frac{r}{2}$, situado en el punto medio del rango compatible con la no extinción de la población. Tal circunstancia es fácil de razonar intuitivamente, ya que si se faenara con un bajo esfuerzo E , la población aumentaría al tiempo que se sustraen ejemplares de la misma, pero con baja producción por aplicarse bajo esfuerzo. Si, por el contrario, aumentásemos mucho el esfuerzo E , la población tendería a disminuir, y con ella la producción (que depende linealmente de la misma). Por lo tanto, es en el valor mediano del rango de esfuerzo donde se halla el máximo de producción a largo plazo.

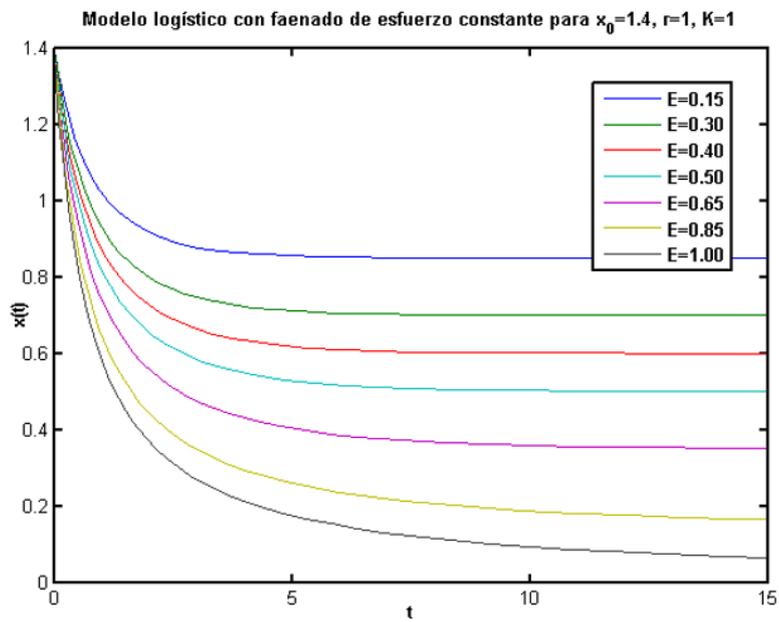


FIGURA 4.6. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 1,4$.

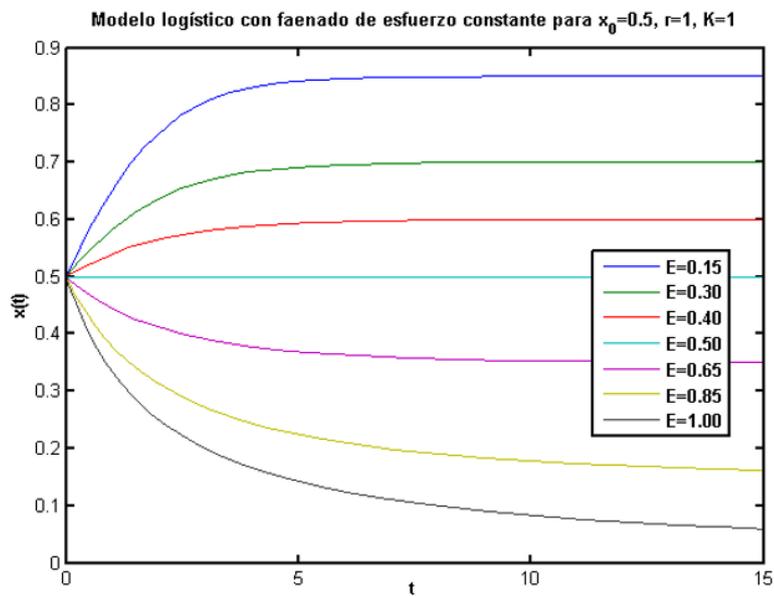


FIGURA 4.7. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 0,5$.

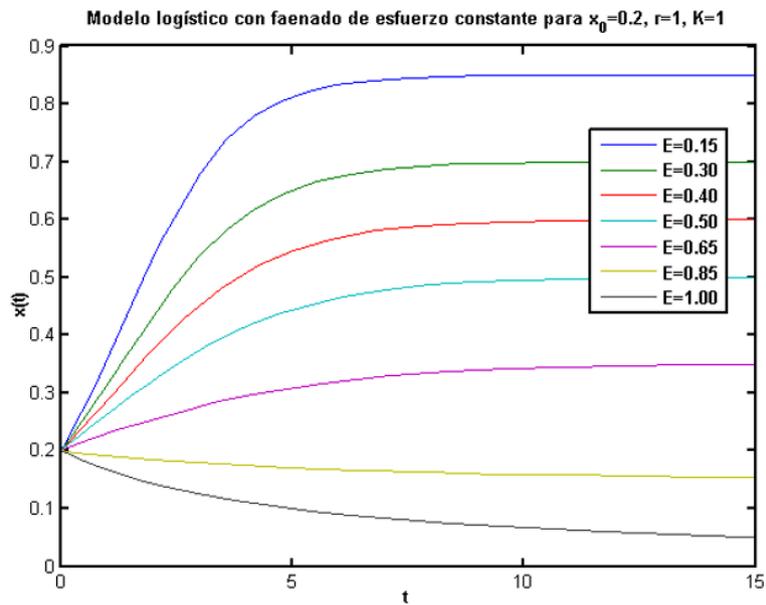


FIGURA 4.8. Evolución temporal de la población, sometida a esfuerzo constante de capturas E creciente. $x_0 = 0,2$.

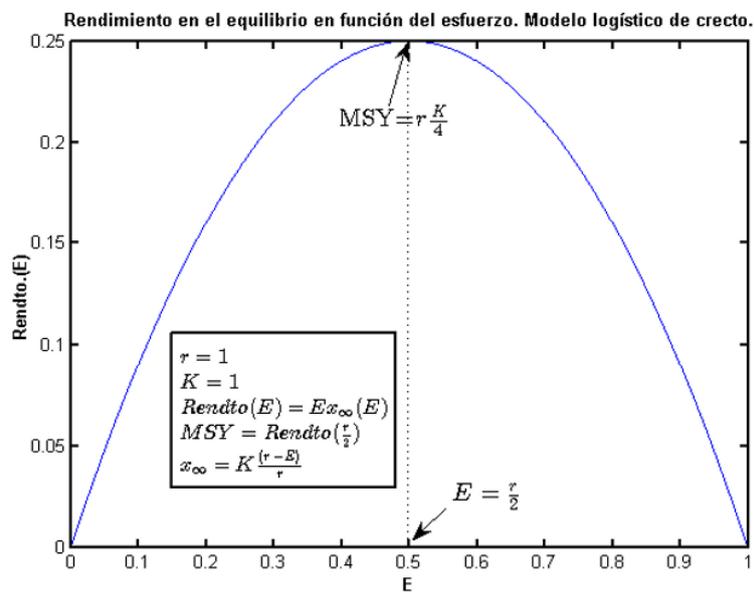


FIGURA 4.9. Representación para el modelo logístico del rendimiento frente al esfuerzo E , para un $t \rightarrow \infty$.

En un modelo general, en el que la curva de crecimiento no sigue necesariamente un patrón logístico, la variación de la población frente al tiempo se resume en la ecuación:

$$\dot{x} = g(x) - Ex$$

Los valores de equilibrio se hallan mediante la resolución de $g(x) - Ex = 0$, lo que gráficamente se puede visualizar como los puntos de intersección de la curva de crecimiento $y = g(x)$ y la curva de faenado $y = Ex$. Un valor de equilibrio es asintóticamente estable si

$$(g(x) - Ex)'_{x=x_\infty} = g'(x_\infty) - E < 0,$$

condición que se puede interpretar en términos de que la curva de crecimiento corta la curva de faenado en un punto en el que la pendiente de la diferencia de ambas es negativa al aumentar la población. Si $g(0) = 0$, entonces el valor $x = 0$ es un equilibrio inestable, a menos que se trate del único punto de equilibrio. Esto se puede ver fácilmente en la figura 4.10.

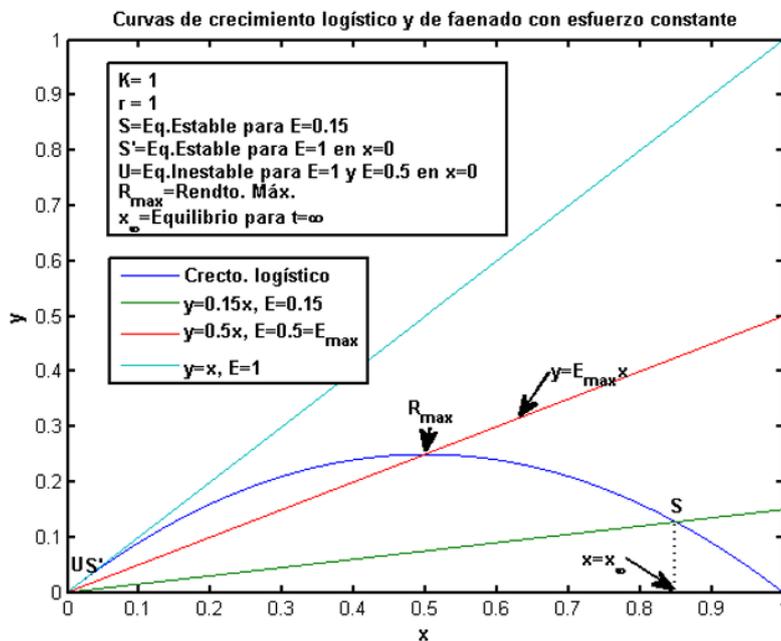


FIGURA 4.10. Intersecciones de la curva de crecimiento y la recta de faenado con esfuerzo constante. Crecimiento logístico.

Para un esfuerzo dado E , el rendimiento al tender $t \rightarrow \infty$ es $R = Ex_\infty(E) = g(x_\infty)$, y se puede interpretar como la cantidad de capturas por unidad de tiempo en el equilibrio. Su valor

máximo se obtiene con $E = E_{max}$ elegido de tal forma que la recta $y = Ex$ interseca a la curva de crecimiento en su valor máximo ($\max g(x)$).

La curva *rendimiento-esfuerzo* es la gráfica del rendimiento en función del esfuerzo. En el caso de compensación, el rendimiento aumenta al incrementarse el esfuerzo hacia un máximo, el ya mencionado anteriormente como *máximo rendimiento sostenible*, y después decrece continuamente hasta 0, alcanzando dicho valor cuando $E = f'(0)$. Sin embargo, en el caso de descompensación, existe un esfuerzo crítico $E^* = r(K^*)$ para el cual el rendimiento cae hasta 0 discontinuamente. Lo mismo ocurre con descompensación crítica, pero en este caso existe una propiedad a mayores, que consiste en que si el esfuerzo es suficientemente grande, la población puede caer por debajo de K_0 y entonces desvanecerse hacia el valor de equilibrio asintóticamente estable en $x = 0$.

4.2. Faenado en el sistema competitivo de Lotka-Volterra

En las subsecciones 4.1.1 y 4.1.2 se examinaron los efectos del faenado con producción constante y con esfuerzo constante, en poblaciones de una única especie, cuya variación se sintetiza en una ecuación diferencial ordinaria. En esta sección se estudiarán los efectos del faenado sobre una especie que compite con otra en el mismo biotopo.

Tal y como se vio en el apartado dedicado a sistemas competitivos de Lotka-Volterra (con competencia tanto intra- como inter- especie), el modelo asumido se sintetizaba mediante el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx - cy), \\ \dot{y} &= y(d - ex - fy).\end{aligned}\tag{4.3}$$

Se observaron y graficaron diversos casos particulares dependientes de las relaciones entre la x -isoclina y la y -isoclina, que se rigen respectivamente por las expresiones $\dot{x} = 0$, y $\dot{y} = 0$. A continuación, a partir de este escenario, se tendrá en cuenta el faenado sólo para la especie x , para el caso de producción o rendimiento constante.

4.2.1. Faenado de producción constante en el sistema competitivo de Lotka-Volterra

Se analiza primeramente el caso de faenado de producción constante para el sistema competitivo de Lotka-Volterra. Bajo este supuesto, el modelo se sintetiza mediante el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx - cy) - H, \\ \dot{y} &= y(d - ex - fy).\end{aligned}\tag{4.4}$$

La x -isoclina, en vez de responder a las expresiones de las rectas $bx + cy = a$ y $x = 0$, es ahora una curva descrita por la ecuación $x(a - bx - cy) = H$, la cual es una hipérbola que tiene por asíntotas las líneas $x = 0$ y $bx + cy = a$, y que escapa de ellas al aumentar H . Por otra parte, la y -isoclina es una recta que responde a la siguiente ecuación: $y = (d/f) - (e/f)x$. Aparte de esta ecuación, la recta $y = 0$ también forma parte de la y -isoclina.

En realidad el método más fiable para conocer la naturaleza de los puntos críticos en lo que concierne a la estabilidad, es el análisis por linealización, cuando los autovalores asociados a la matriz jacobiana particularizada para dichos puntos tienen parte real no nula. No obstante, en este apartado en concreto presentaremos otra manera alternativa de realizar un estudio cualitativo, que consiste en el análisis de la variación local de las órbitas en el plano de fase, mediante la representación de las isoclinas y el estudio de pendientes en cada una de las zonas (que se corresponden con los vectores tangentes a las órbitas en el sentido natural del transcurso del tiempo), realizado teniendo en cuenta que al atravesar una isoclina se cambia el signo de la variación local relativa a la variable pareja a esa isoclina, y además que sobre la x -isoclina la variación local tiene pendiente de módulo infinito (es decir, es una flecha vertical), mientras que sobre la y -isoclina la variación local tiene pendiente nula (es una flecha horizontal). Es un análisis análogo al representado en las figuras 2.5, 2.7 y 2.9. En la mayoría de los casos este tipo de análisis funciona correctamente, particularmente en los tratados en este trabajo. Sin embargo, se podrían encontrar contraejemplos de lo aquí expuesto, simplemente con elevar al cuadrado los dos miembros de (4.4). Las isoclinas serían realmente las mismas, y sin embargo no habría cambios de signo. Pero este caso no tendría significado biológico, a pesar de ser “correcto” matemáticamente.

En esta tipología particular, el hecho de incluir faenado en el sistema, fuerza la aparición de una isoclina con forma de hipérbola, dando lugar a cuatro casos diferenciados, según sean las posiciones relativas y puntos de corte de ambas isoclinas. A continuación se representan los análisis cualitativos realizados en el plano de fase y la simulación de la variación de las órbitas para parámetros particulares acordes con cada casuística.

Caso 1: Las isoclinas se cortan en C_+ en dos puntos de la x -isoclina con forma de hipérbola

Este caso se corresponde con el corte en C_+ de las dos isoclinas rectas del sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies en el que la y -isoclina tenía menor pendiente, con la particularidad de que ahora la x -isoclina es una hipérbola. Se representa gráficamente en la figura 4.12.

Se puede observar que existen dos puntos críticos. Uno de ellos es un punto de equilibrio de coexistencia asintóticamente estable, ubicado en la parte de pendiente negativa de la x -isoclina hipérbolica. El otro es un punto de silla, ubicado en la parte de pendiente positiva de dicha isoclina, y que lleva asociadas dos trayectorias separatrices que convergen hacia él, que determinan las cuencas de atracción. Una de estas cuencas, la situada a la izquierda de dicho punto, lleva las órbitas hacia la extinción de la especie x . La otra cuenca hace tender las órbitas al punto crítico asintóticamente estable.

Caso 2: Las isoclinas se encuentran en C_+ , cortándose en un punto de pendiente negativa de la x -isoclina

Este caso se corresponde con el corte en C_+ de las dos isoclinas rectas del sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies en el que la x -isoclina tenía menor pendiente, con la particularidad de que ahora la x -isoclina es una hipérbola. Se representa gráficamente en la figura 4.14.

Para esta segunda casuística, existe un punto de silla inestable situado en el corte de ambas isoclinas y un punto crítico asintóticamente estable situado sobre el eje x . Las separatrices asociadas al punto de silla separan en dos cuencas de atracción el cuadrante positivo. Una de las cuencas lleva a la extinción de la especie x , y la otra a la extinción de la especie y , ambas producidas en tiempo finito.

Caso 3: Las isoclinas se encuentran en C_+ , cortándose en un punto de pendiente positiva de la x -isoclina

Este caso se corresponde con el caso del sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies en el que las isoclinas no se cortaban en el primer cuadrante C_+ , y en el que estaba la x -isoclina por encima de la y -isoclina, con la particularidad de que ahora la x -isoclina es una hipérbola. Se representa gráficamente en la figura 4.16.

Esta casuística queda reflejada en el plano de fase de una manera parecida a la tratada en el caso 2, es decir, existencia de punto crítico de silla divisor mediante las separatrices de C_+ en dos cuencas, una de las cuales dirige la población x a la extinción en tiempo finito, mientras que la otra dirige la población y también hacia la extinción.

Caso 4: Las isoclinas se encuentran en C_+ , pero no se cortan en ningún punto, estando la x -isoclina por debajo de la y -isoclina

Este caso se corresponde con el caso del sistema competitivo de Lotka-Volterra de dos especies en el que las isoclinas no se cortaban en el primer cuadrante C_+ , y en el que estaba la y -isoclina por encima de la x -isoclina, con la particularidad de que ahora la x -isoclina es una hipérbola. Se representa gráficamente en la figura 4.18.

Para esta tipología no existen puntos críticos donde se anulen las ecuaciones diferenciales, es decir, no se cortan las dos isoclinas, estando la x -isoclina hiperbólica por debajo de la y -isoclina recta. La disposición de dichas curvas condiciona que las órbitas fluyan desde cualesquiera valores iniciales hacia la extinción de la especie x en un tiempo finito.

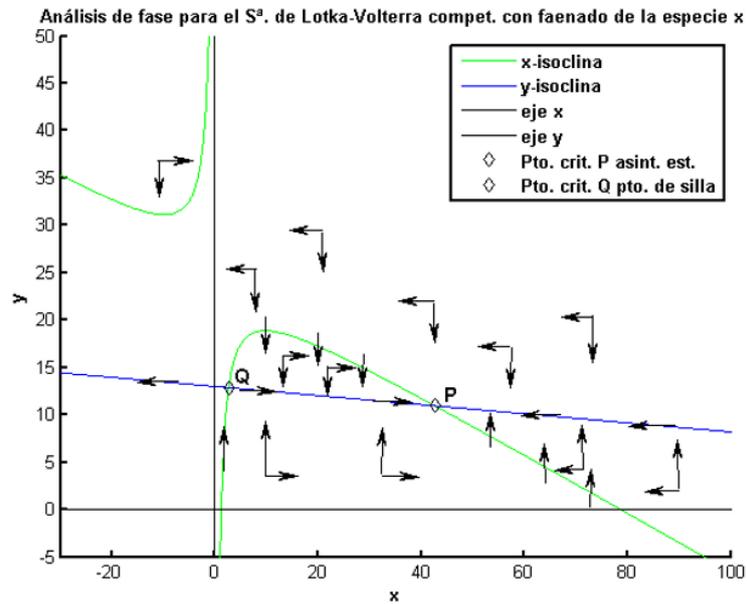


FIGURA 4.11. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a. competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 1.

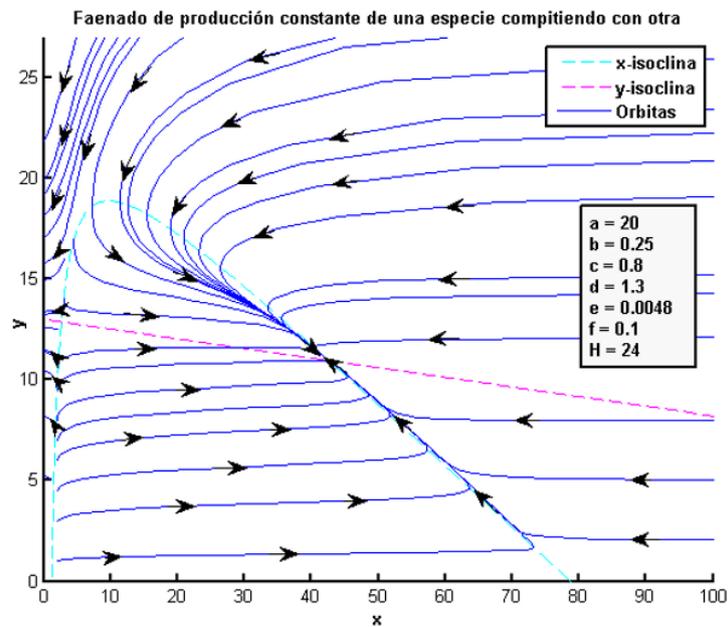


FIGURA 4.12. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 1.

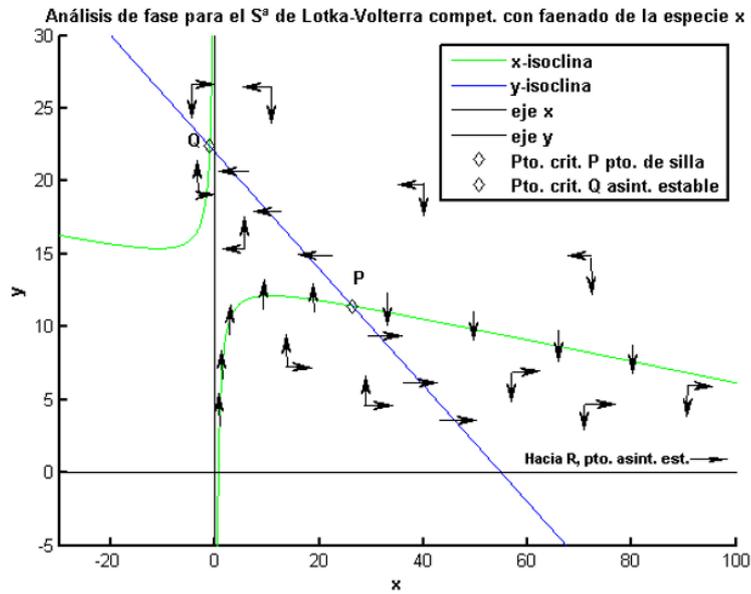


FIGURA 4.13. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a. competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 2.

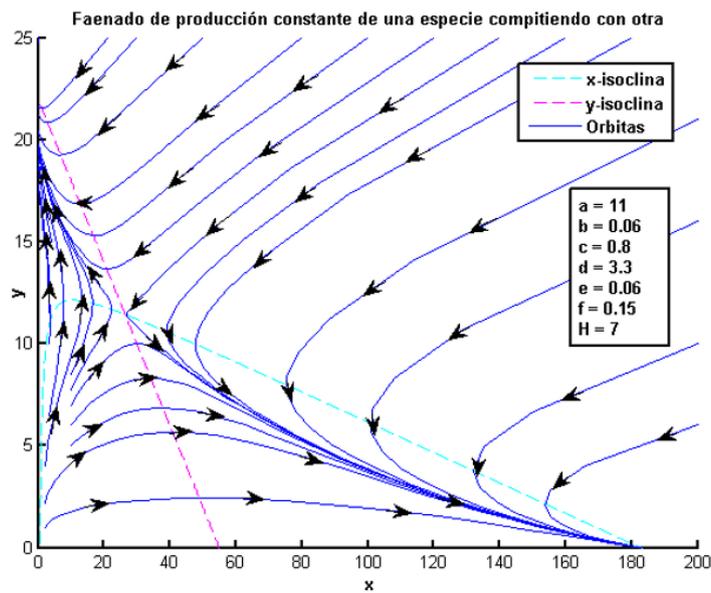


FIGURA 4.14. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 2.

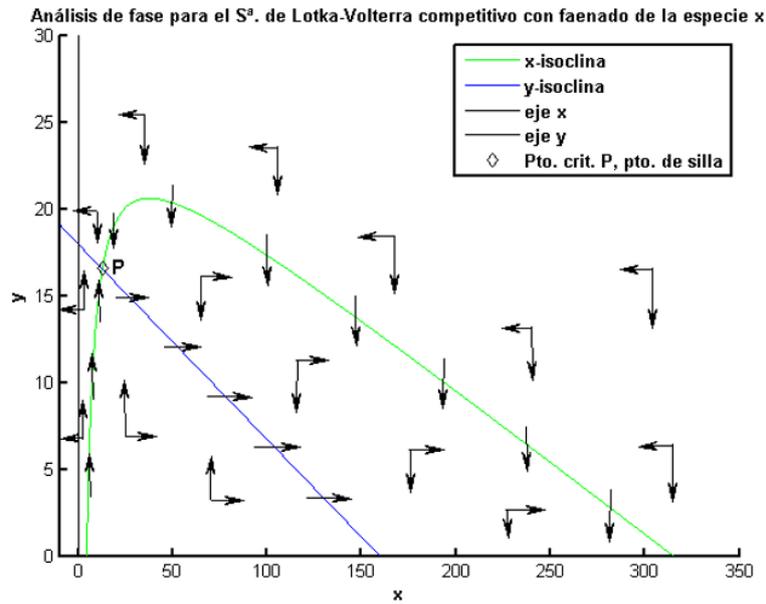


FIGURA 4.15. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a. competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 3.

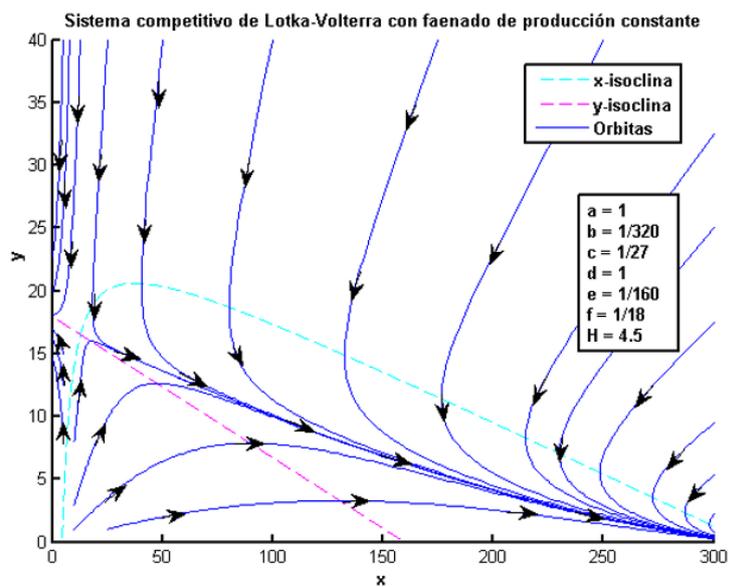


FIGURA 4.16. Sistema competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 3.

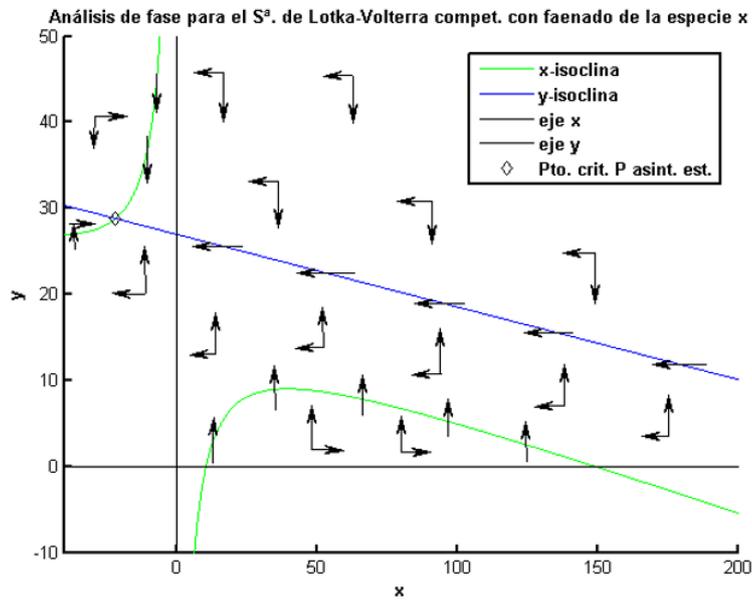


FIGURA 4.17. Retrato de fase con variaciones locales para el S^a. competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 4.

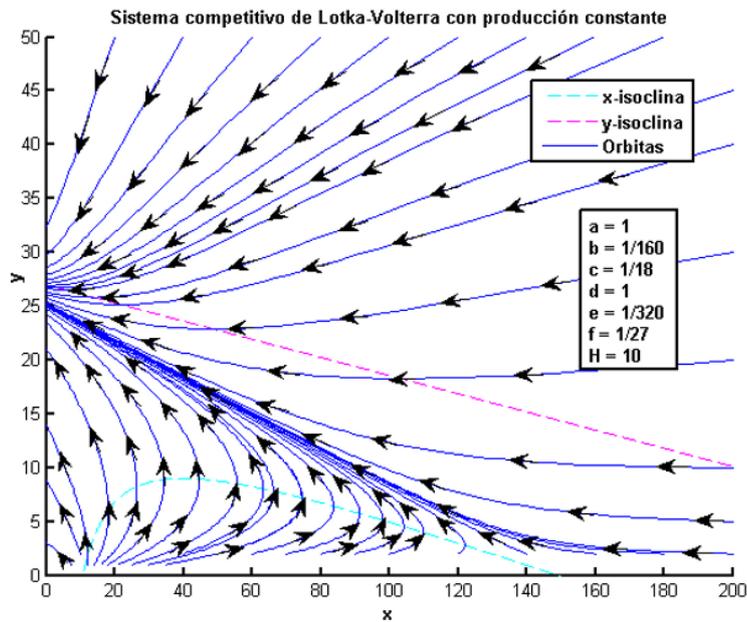


FIGURA 4.18. S^a. competitivo de Lotka-Volterra con faenado de producción constante. Caso 4.

4.2.2. Faenado de esfuerzo constante en el sistema competitivo de Lotka-Volterra

Consideraremos ahora el faenado de una de las dos especies, la especie x , a la que sometemos a un esfuerzo constante de pesca/caza. El sistema de ecuaciones diferenciales presenta entonces el siguiente patrón:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx - cy) - Ex, \\ \dot{y} &= y(d - ex - fy).\end{aligned}\tag{4.5}$$

Se puede ver fácilmente que se trata del mismo sistema de ecuaciones que se presentaba en el modelo competitivo sin faenado, pero cambiando a por $a - E$, es decir, con la x -isoclina desplazada paralelamente a sí misma hacia el origen. Por lo tanto, si se representasen en el plano de fase las órbitas, éstas tendrían la misma apariencia que para dicho modelo, y habría idénticos puntos críticos en base a los nuevos coeficientes, que coinciden numéricamente con los del modelo original, salvo para el caso del parámetro de crecimiento intrínseco de la especie x : (a'), tomando $a' = a - E$, $b' = b$, $c' = c$, $d' = d$, $e' = e$, y $f' = f$.

Este modelo tiene equilibrios límite en $(K(E), 0)$ y $(0, M)$, con $K(E) = \frac{a-E}{b}$ y $M = \frac{d}{f}$. El examen de los casos mostraría, al igual que se pudo comprobar en la sección 2.4, que es posible, incluyendo el faenado, pasar de una situación de coexistencia a la extinción de la especie x , o a una de extinción de la especie y a partir de la coexistencia de ambas especies. Ésto es posible, dada la simetría formal de las dos ecuaciones que forman el sistema competitivo de Lotka-Volterra.

4.3. Faenado en sistemas predador-presa de Lotka-Volterra

Los sistemas predador-presa son usados corrientemente para describir la interacción de una especie con su fuente de sustento. El interés principal se halla en el tamaño de la población de predadores, y por otra parte también interesa la población de presas, debido a su influencia en el ritmo de crecimiento de la de aquéllos. Un modelo predador-presa es una descripción de la dinámica poblacional de un biotopo más realista, pero en cierto modo equivalente, a la aplicación de un modelo de una sola especie cuyo ritmo de crecimiento está constreñido por las limitaciones de los recursos. Ésto justifica el estudio únicamente del faenado de predadores. Pero ortogonalmente también sería de interés un análisis similar aplicado al faenado de las presas, cuya motivación es el estudio de cómo se puede controlar una población mediante la manipulación de sus fuentes de sustento.

4.3.1. Faenado de producción constante en el sistema predador-presa de Lotka-Volterra básico

Si tenemos en cuenta el sistema más simple en el que existe una convivencia entre una especie predadora y otra presa de la anterior, modelado mediante las ecuaciones de Lotka-Volterra, y le aplicamos a la especie predadora un faenado de producción constante, se tiene un par de ecuaciones diferenciales que adquiere la siguiente apariencia:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx) - H\end{aligned}\tag{4.6}$$

Los puntos críticos de este sistema se pueden hallar igualando ambas ecuaciones diferenciales a cero. Aparte del punto $O = (0, -\frac{H}{c})$, que a pesar de no hallarse en el cuadrante significativo C_+ , influye en la variación de las órbitas, también existe otro punto crítico en $P = (\frac{H+c(a/b)}{d(a/b)}, \frac{a}{b})$. Se puede linealizar el sistema de ecuaciones diferenciales en cada uno de los puntos críticos, para ver su naturaleza en relación a la estabilidad. Para ello, partimos de la igualación a cero de ambas ecuaciones, para obtener así las isoclinas:

$$\begin{aligned}\dot{x} = f_1(x, y) = x(a - by) = 0, & \Leftrightarrow x = 0, \text{ ó } y = \frac{a}{b}, \\ \dot{y} = f_2(x, y) = y(-c + dx) - H = 0, & \Leftrightarrow y = \frac{H}{dx - c} \Leftrightarrow x = \frac{H + cy}{dy}.\end{aligned}\tag{4.7}$$

Por lo tanto, y tal como se enunció más arriba, los dos puntos críticos son $O = (0, -\frac{H}{c})$ y $P = (\frac{H+c(a/b)}{d(a/b)}, \frac{a}{b})$. Por su parte, las isoclinas responden a las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}\text{x-isoclina : } x &= 0, \text{ ó } y = \frac{a}{b}, \\ \text{y-isoclina : } y &= \frac{H}{dx - c}\end{aligned}$$

Para linealizar el problema, el primer paso a seguir es calcular la matriz jacobiana, que en este caso responde a la siguiente estructura:

$$D_{\vec{z}}f = \begin{pmatrix} a - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{pmatrix}\tag{4.8}$$

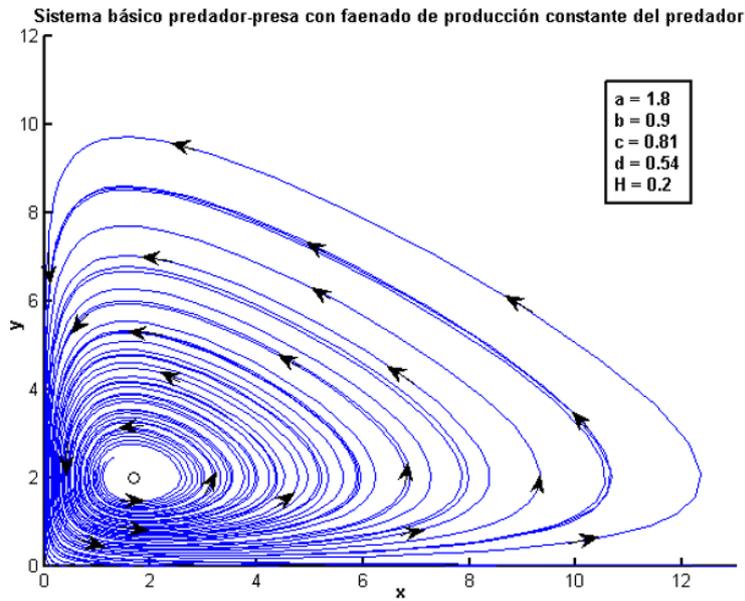


FIGURA 4.19. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=0.2$.

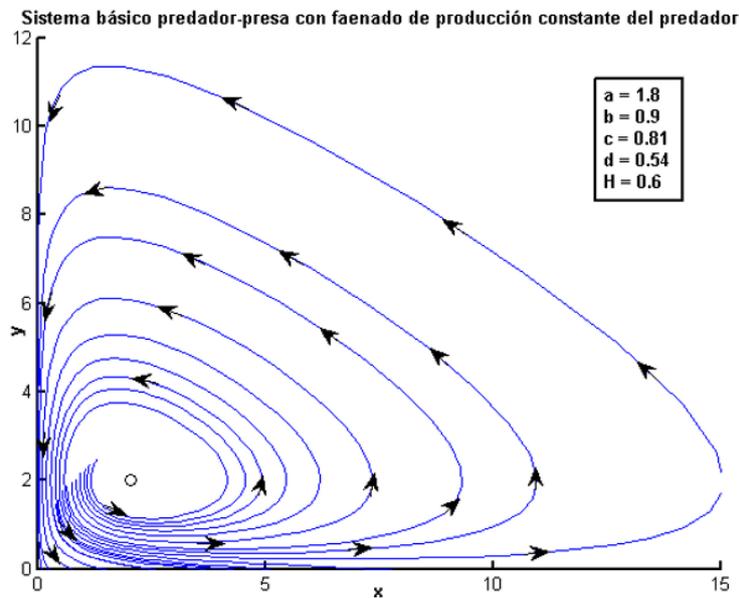


FIGURA 4.21. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=0.6$.

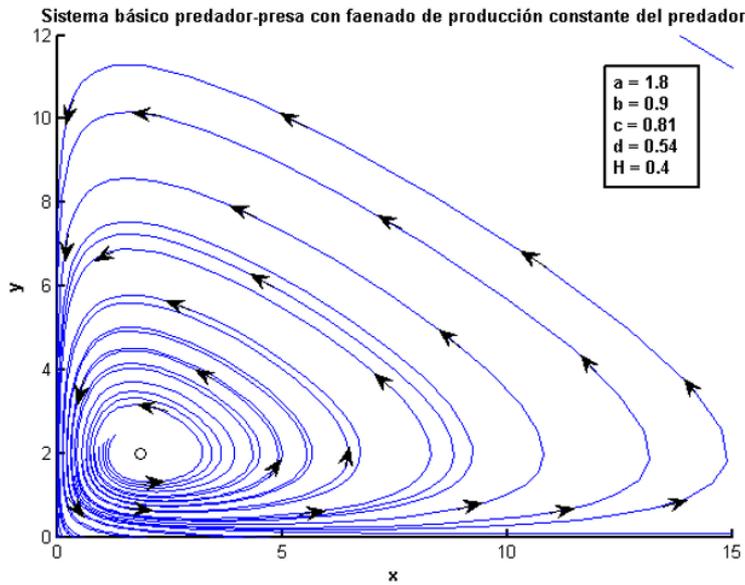


FIGURA 4.20. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=0.4$.

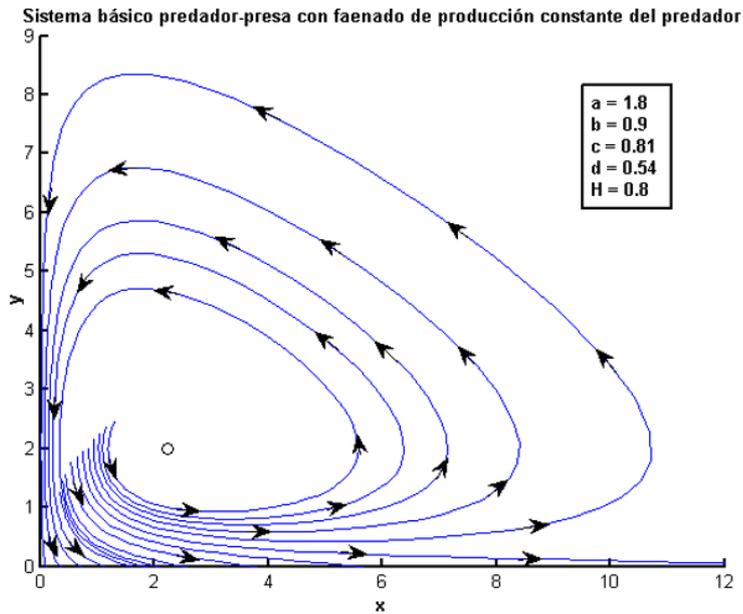


FIGURA 4.22. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=0.8$.

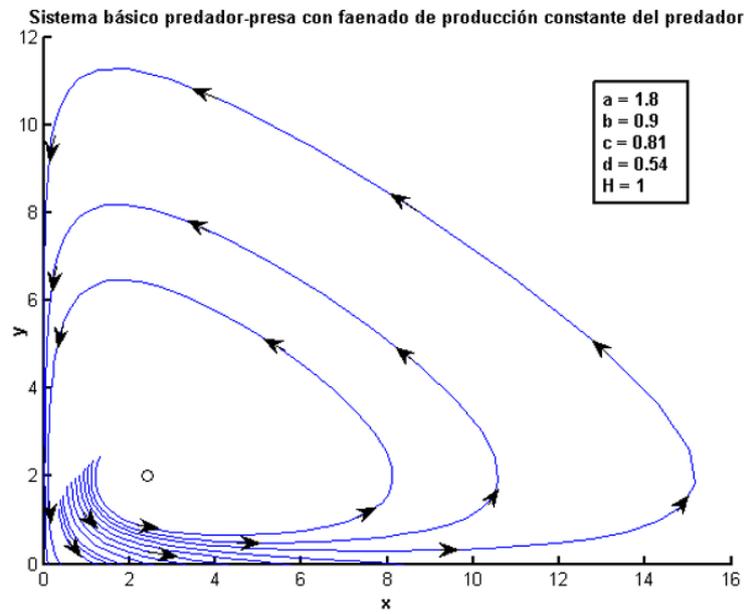


FIGURA 4.23. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=1.0$.

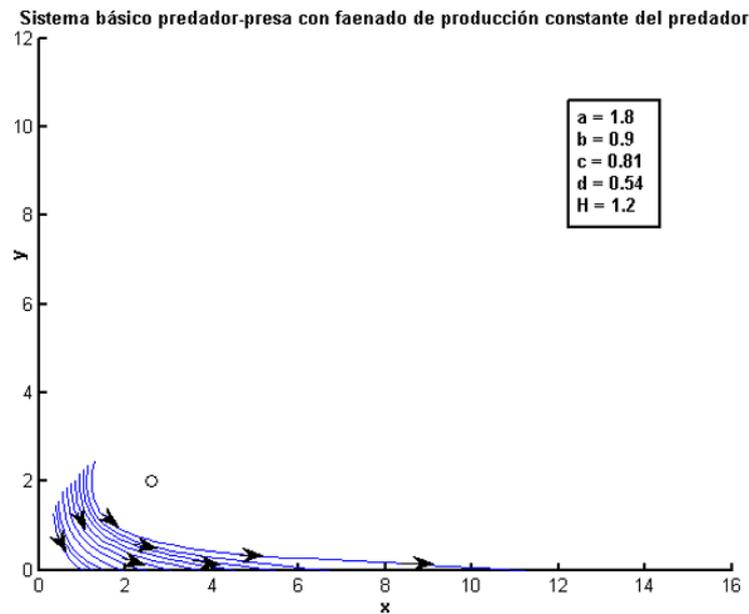


FIGURA 4.24. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de producción constante del predador. $H=1.2$.

Si particularizamos (4.8) para el punto $\hat{z} = O$, tenemos una matriz triangular inferior, cuyos elementos diagonales son los autovalores, esto es

$$D_{Of} = \begin{pmatrix} a + b\frac{H}{c} & 0 \\ -\frac{dH}{c} & -c \end{pmatrix}$$

Los dos autovalores para este punto crítico son $\lambda_1 = -c < 0$, y $\lambda_2 = a + b\frac{H}{c} > 0$. De este modo, se puede afirmar que el punto crítico O es un punto de silla inestable.

Por otra parte, particularizando (4.8) para el punto $\hat{z} = P$, tenemos la siguiente matriz jacobiana:

$$D_P f = \begin{pmatrix} 0 & -bP_x \\ a\frac{d}{b} & -c + dP_x \end{pmatrix}$$

donde se ha denotado $P_x = \frac{H+c(a/b)}{d(a/b)}$. Obtenemos los autovalores de esta matriz.

$$\det(D_P f - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} -\lambda & -bP_x \\ a\frac{d}{b} & -c + dP_x - \lambda \end{pmatrix} = 0$$

Tenemos entonces el polinomio característico, que toma la siguiente forma

$$\det(D_P f - \lambda I) = \lambda^2 - (dP_x - c)\lambda + b\left(H + c\frac{a}{b}\right)$$

y se hallan los autovalores, teniendo en cuenta que $dP_x - c = \frac{Hb}{a}$,

$$\lambda_{\pm} = \frac{Hb}{2a} \pm \sqrt{\left(\frac{Hb}{2a}\right)^2 - b\left(H + c\frac{a}{b}\right)}$$

Entonces tenemos los casos:

1. Si $\left(\frac{Hb}{2a}\right)^2 > b\left(H + c\frac{a}{b}\right) \Rightarrow \frac{Hb}{2a} > \sqrt{\left(\frac{Hb}{2a}\right)^2 - b\left(H + c\frac{a}{b}\right)}$,
entonces $\Re\{\lambda_+\} > 0$ y $\Re\{\lambda_-\} > 0$, puesto que todos los coeficientes son positivos por definición.
De este modo, en este caso P sería un punto inestable.
2. Si $\left(\frac{Hb}{2a}\right)^2 < b\left(H + c\frac{a}{b}\right) \Rightarrow \Re\left\{\sqrt{\left(\frac{Hb}{2a}\right)^2 - b\left(H + c\frac{a}{b}\right)}\right\} = 0$,
entonces $\Re\{\lambda_+\} = \Re\{\lambda_-\} = \frac{Hb}{2a} > 0$, usando también que los coeficientes son positivos. Así
pues, en este caso P también sería un punto inestable.

Se concluye por lo tanto como conclusión que O es un punto de silla inestable, y que P es un punto crítico inestable. En las figuras anteriores se muestran, para distintos valores de H ,

la evolución de las órbitas para el caso de estudio reflejado en esta sección, esto es, para el sistema básico de Lotka-Volterra, al que se le aplica faenado de producción constante a la especie predatora.

Al igual que ocurría en el sistema de Lotka-Volterra básico sin faenado, las órbitas giran en torno al punto crítico. Pero al introducir el valor constante de faenado H sobre la especie predatora se puede observar que dichas trayectorias se mueven en “espiral”, alejándose del punto inestable P , en vez de su apariencia periódica del modelo básico en forma de curva cerrada, terminando por extinguirse tarde o temprano la especie predatora (y), tanto más rápido cuanto mayor sea H , o extinguiéndose ambas especies cuando una órbita alcanza el eje y antes que al eje x , lo cual significaría que los predadores pasan a no tener sustento, cayendo su población después a 0. Las figuras 4.19, 4.20, 4.21, 4.22, 4.23, 4.24, representan este comportamiento de las trayectorias.

4.3.2. Faenado de esfuerzo constante en el sistema predador-presa de Lotka-Volterra básico

Consideremos el sistema básico predador-presa de Lotka-Volterra, al cual se aplica un faenado de esfuerzo constante a la especie predatora. Se tiene entonces un sistema de ecuaciones diferenciales con la siguiente apariencia:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx) - Ey \end{aligned} \tag{4.9}$$

Los dos puntos críticos de este sistema se hallan en $(0,0)$ y en $(\frac{E+c}{d}, \frac{a}{b})$. Es decir, comparte el punto crítico del origen de coordenadas con el sistema de Lotka-Volterra básico, punto que no tiene interés práctico, dado que en ese caso no existirían ni depredadores ni presas. Por otra parte, el segundo punto crítico coincidiría con el segundo del sistema básico, si hiciésemos el cambio de variable c por $c + E$. El hecho de añadir un esfuerzo de pesca/caza constante sobre el predador a las condiciones del sistema predador-presa Lotka-Volterra original, da lugar a una tasa intrínseca de decrecimiento de la población de la especie predatora y mayor, que provoca un mayor aumento de la especie presa, con lo que posteriormente la especie predatora podrá crecer más todavía por poseer más recursos. Como consecuencia de esto, las órbitas se van agrandando en ambos sentidos, dado que a menor número de predadores, aumenta el número de presas, lo que significará a continuación un incremento de predadores, y cuando éstos cazan a las presas mermando su población, tendrán cada vez menos recursos, con lo que su población disminuirá, aumentando de nuevo el número de presas. Es decir, se trata del mismo comportamiento que se producía en el sistema Lotka-Volterra básico, con la particularidad de que el radio de las órbitas aumenta.

4.3. FAENADO EN SISTEMAS PREDADOR-PRESA DE LOTKA-VOLTERRA

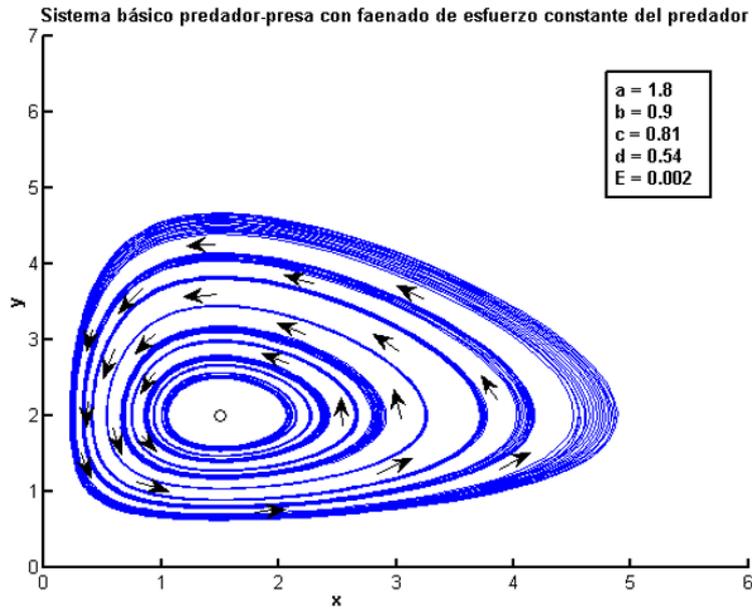


FIGURA 4.25. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. $E=0.002$.

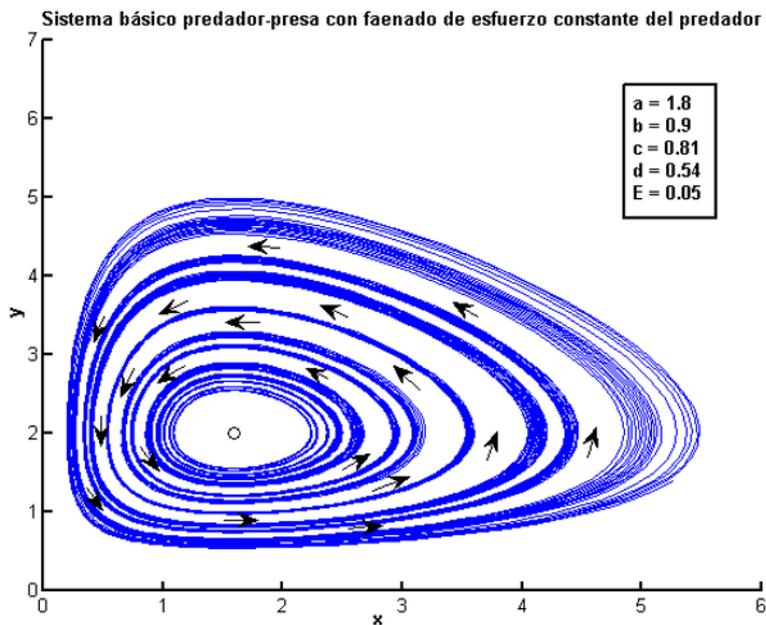


FIGURA 4.26. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. $E=0.05$.

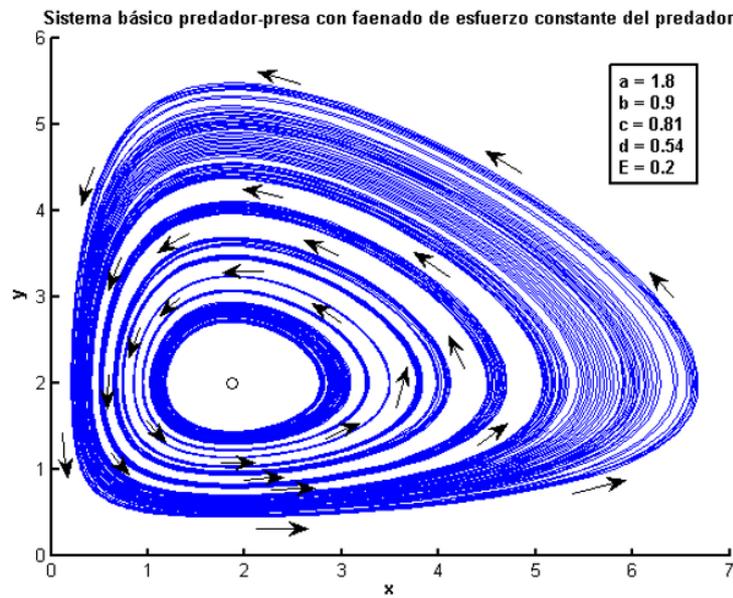


FIGURA 4.27. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. $E=0.2$.

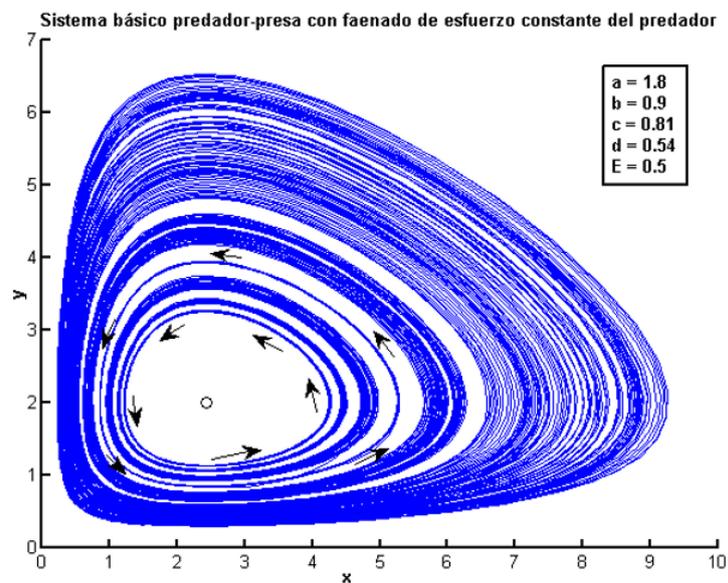


FIGURA 4.28. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. $E=0.5$.

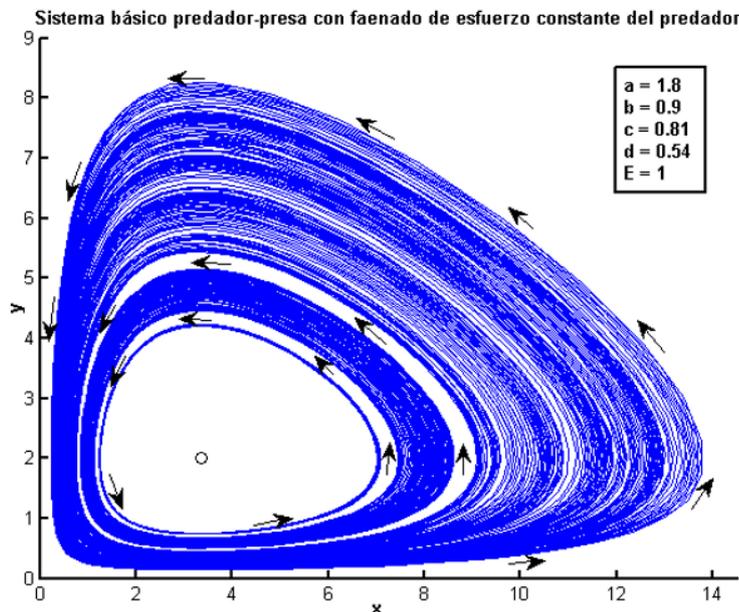


FIGURA 4.29. Sistema básico de Lotka-Volterra con faenado de esfuerzo constante del predador. $E=1$.

En las figuras 4.25, 4.26, 4.27, 4.28 y 4.29 se pueden observar, para distintos valores de E , las variaciones de las órbitas en el plano de fase. Se puede observar que a medida que aumenta la magnitud del esfuerzo de pesca las trayectorias se vuelven más alargadas en el sentido del eje x , dado que cada vez las presas llegan a alcanzar mayores valores máximos de especímenes en el ciclo asociado cuando existen pocos predadores. Además también se alargan las órbitas en el eje y , dado que al aumentar mucho las presas, aumenta también el sustento de predadores, por lo que su población vuelve a aumentar. Se presenta por tanto un aumento de la amplitud de las órbitas según ambos ejes, permaneciendo las características del sistema predator-presa original intactas (los ejes x e y no llegan a cortarse con ninguna trayectoria, y el punto crítico en torno al cual giran las órbitas yace aproximadamente en el mismo lugar central, aumentando su coordenada x por efecto de este tipo de faenado).

4.4. Faenado simultáneo de presas y predadores en un modelo predator-presa

Puede ser interesante analizar el caso en que en un sistema predator-presa se ponga en práctica de manera simultánea tanto faenado de la especie predatora como de la especie presa. Ésta es la razón de ser de esta sección. Para acometer tal tarea, presentaré primeramente el

modelo predador-presa sobre el que se trabajará, sin aplicar faenado a ninguna de las dos especies, y que responde al siguiente sistema de ecuaciones diferenciales.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_x x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \alpha xy \\ \dot{y} &= -r_y y + \beta xy\end{aligned}\tag{4.10}$$

Como se puede deducir de la ecuación (4.10), la especie presa x presenta un término de crecimiento logístico, al que se le descuenta una cantidad αxy , que resulta estar relacionada con la disminución debida a presas capturadas. Por su parte, la especie predadora y decae según una tasa de crecimiento negativa $-r_y$, y aumenta con los encuentros asociados a las capturas de presas según el sumando βxy .

Primeramente igualamos ambas ecuaciones diferenciales a 0, y se calculan las isoclinas, y los puntos críticos o de equilibrio como intersección de ambas.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f_1(x, y) = x \left(r_x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \alpha y \right) = 0 \\ \dot{y} &= f_2(x, y) = y (-r_y + \beta x) = 0 \\ f_1(x, y) = 0 &\Leftrightarrow x = 0 \quad \text{ó} \quad y = \frac{r_x}{\alpha} \left(1 - \frac{x}{K}\right) \\ f_2(x, y) = 0 &\Leftrightarrow y = 0 \quad \text{ó} \quad x = \frac{r_y}{\beta}\end{aligned}\tag{4.11}$$

Por lo tanto, por una parte, las isoclinas distintas de los ejes de coordenadas (las isoclinas no triviales), responden a las expresiones que siguen:

$$\begin{aligned}\text{x-isoclina: } y &= \frac{r_x}{\alpha} \left(1 - \frac{x}{K}\right) \\ \text{y-isoclina: } x &= \frac{r_y}{\beta}\end{aligned}$$

Aplicando (4.11) se obtienen tres puntos de equilibrio, el primero en $O = (0, 0)$, el segundo de ellos es $P = \left(\frac{r_y}{\beta}, \frac{r_x}{\alpha} \left(1 - \frac{r_y}{\beta K}\right)\right)$, y el tercero está situado en $Q = (K, 0)$.

Para realizar el estudio de la estabilidad en los puntos críticos utilizaremos el método que se explica en los apéndices A y B, y que consiste en tomar el término lineal del desarrollo en serie de Taylor de la función vectorial (f_1, f_2) , centrado en cada punto de equilibrio, que se halla mediante la matriz jacobiana de dicha función, y linealizar de este modo el sistema de ecuaciones diferenciales en los tres puntos críticos. El comportamiento de la aproximación linealizada es el mismo que el de la verdadera función vectorial en un entorno lo suficientemente próximo a dichos puntos, por lo tanto podemos extrapolar información de aquella relativa al tipo de estabilidad a los puntos de equilibrio del sistema exacto. De este modo, primeramente calculamos la matriz jacobiana de (f_1, f_2) , obteniendo

$$D_{\hat{z}}f = \begin{pmatrix} r_x - 2\frac{r_x}{K}x - \alpha y & -\alpha x \\ \beta y & -r_y + \beta x \end{pmatrix} \quad (4.12)$$

Por consiguiente, si particularizamos (4.12) para $\hat{z} = O = (0, 0)$, se obtiene la matriz

$$D_{(0,0)}f = \begin{pmatrix} r_x & 0 \\ 0 & -r_y \end{pmatrix}$$

Como si calculamos el espectro de $D_{(0,0)}f$ mediante la ecuación $\det D_{(0,0)}f - \lambda I = 0$, (o mejor aún, dado que la matriz es triangular, los autovalores son los elementos de la diagonal), se obtienen dos autovalores de distinto signo $\lambda_1 = r_x > 0$, $\lambda_2 = -r_y < 0$, estamos en condiciones de afirmar que $O = (0, 0)$ es un punto de silla, y por lo tanto un punto crítico inestable de (4.10).

Por otra parte, repitiendo el análisis para el punto $Q = (K, 0)$, se obtiene una matriz jacobiana

$$D_{(K,0)}f = \begin{pmatrix} -r_x & -\alpha K \\ 0 & -r_y + \beta K \end{pmatrix}$$

Los dos autovalores son, por tratarse de una matriz triangular, los dos elementos de la diagonal, y responden a las expresiones $\lambda_1 = -r_x < 0$, $\lambda_2 = -r_y + \beta K$. Si se cumple $r_y > \beta K$, entonces los dos autovalores tienen signo negativo, y $(K, 0)$ sería un punto de equilibrio asintóticamente estable de (4.10). Si, por el contrario, $r_y < \beta K$ se verificaría que los dos autovalores tendrían distinto signo, con lo cual, Q sería un punto de silla inestable para (4.10).

Analizamos a continuación la linealización de $f = (f_1, f_2)$ en el punto P . Tras algunos cálculos, la matriz jacobiana presenta la siguiente estructura

$$D_P f = \begin{pmatrix} -\frac{r_x r_y}{\beta K} & -\alpha \frac{r_y}{\beta} \\ \beta \frac{r_x}{\alpha} \left(1 - \frac{r_y}{\beta K}\right) & 0 \end{pmatrix}$$

Mediante la resolución de la ecuación $\det(D_P f - \lambda I) = 0$ se obtienen los dos autovalores, que son ceros del siguiente polinomio característico de grado 2:

$$\lambda^2 + \frac{r_x r_y}{K\beta} \lambda + r_x r_y \left(1 - \frac{r_y}{K\beta}\right)$$

Como los tres coeficientes son positivos, y en particular el segundo lo es, y además suponemos $K > \frac{r_y}{\beta}$, de ello se deduce que los dos autovalores tienen parte real negativa necesariamente. En efecto, si $K > \frac{r_y}{\beta}$ se tiene:

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= -\frac{r_x r_y}{2K\beta} \pm \frac{\sqrt{\frac{(r_x r_y)^2}{(K\beta)^2} - 4r_x r_y \left(1 - \frac{r_y}{K\beta}\right)}}{2} \Leftrightarrow \\ \lambda_{1,2} &= -\frac{r_x r_y}{2K\beta} \pm \frac{\sqrt{\frac{(r_x r_y)^2 - (K\beta)4r_x r_y(K\beta - r_y)}{(K\beta)^2}}}{2}, \quad r_y < K\beta \Leftrightarrow \\ \lambda_1 &< -\frac{r_x r_y}{2K\beta} + \frac{\sqrt{(r_x r_y)^2 + (K\beta)^2 4r_x (r_y - K\beta)}}{2K\beta}, \quad r_y - K\beta < 0 \Leftrightarrow \\ \lambda_1 &< -\frac{r_x r_y}{2K\beta} + \frac{\sqrt{(r_x r_y)^2}}{2K\beta} \Leftrightarrow \\ \lambda_1 &< -\frac{r_x r_y}{2K\beta} + \frac{r_x r_y}{2K\beta} = 0 \\ \Re\{\lambda_2\} &= -\frac{r_x r_y}{2K\beta} - \Re\left\{\frac{\sqrt{(r_x r_y)^2 - (K\beta)4r_x r_y(K\beta - r_y)}}{2K\beta}\right\} \Leftrightarrow \Re\{\lambda_2\} < 0 \end{aligned}$$

Ello significa que podemos concluir que el punto de equilibrio P es asintóticamente estable bajo el mencionado supuesto, por tener los dos autovalores parte real negativa.

Por lo tanto, bajo la suposición $K > \frac{r_y}{\beta}$, y por medio de los cálculos precedentes, se pueden justificar las figuras 4.30, 4.31 y 4.32. En la primera de ellas se ha realizado una simulación hasta el instante $t_{max} = 150$, de tal forma que se puede observar cómo las trayectorias se acercan en espiral hacia el punto crítico P , pero sin llegar a alcanzarlo, circunstancia que se produciría para $t = \infty$. En la figura 4.31 se ha tomado un instante final mucho mayor ($t_{max} = 1500$) en la resolución numérica mediante *Matlab*, y se puede apreciar que parece que las órbitas se “fundan” todas en torno a P . Si ampliásemos esa imagen lo suficiente en el entorno de P se podría llegar a comprobar que efectivamente las trayectorias no se cortan, sino que siguen espirales disjuntas muy apretadas hacia el punto crítico asintóticamente estable señalado.

Por otra parte, si $K \leq \frac{r_y}{\beta}$ y tuviésemos ésto en cuenta en el cálculo de los autovalores para los puntos P y Q , se obtendría que P es un punto de silla inestable y Q un punto crítico asintóticamente estable, casuística que queda representada en la figura 4.33.

Cuando $x_\infty = K$, la población de presas tiende a su capacidad de carga, aproximándose las trayectorias en el plano de fase cada vez más al punto crítico Q antes mencionado, según se puede comprobar en la figura 4.33.

En las siguientes subsecciones se analizará el comportamiento del sistema (4.10) que aquí hemos estudiado, pero con la particularidad de que se le aplicará a mayores un faenado de distinta magnitud a ambas especies.

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

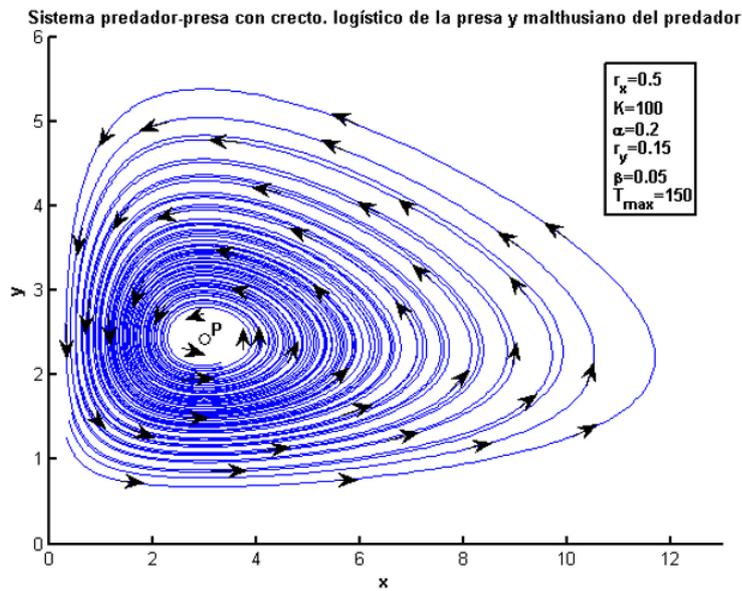


FIGURA 4.30. Órbitas para el sistema predator-presa descrito en las ecuaciones predator-presa sin faenado (4.10), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 150$.

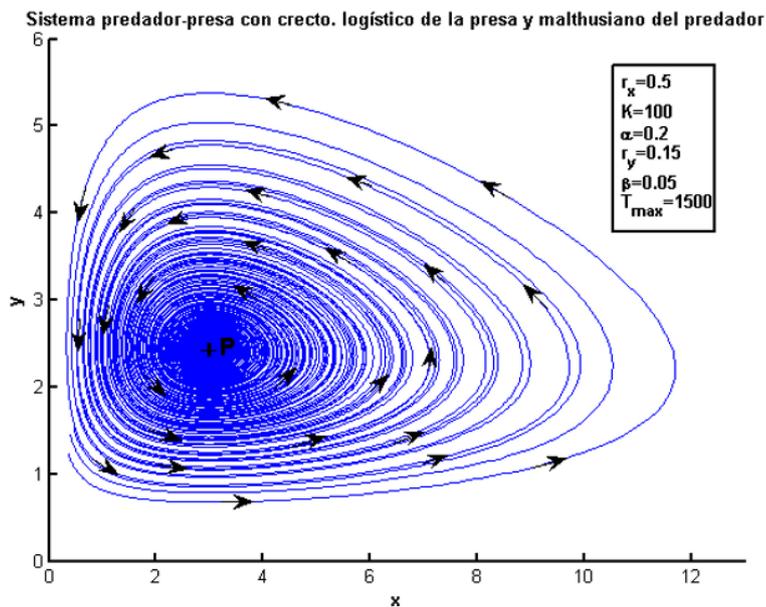


FIGURA 4.31. Órbitas para el sistema predator-presa descrito en las ecuaciones predator-presa sin faenado (4.10), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$.

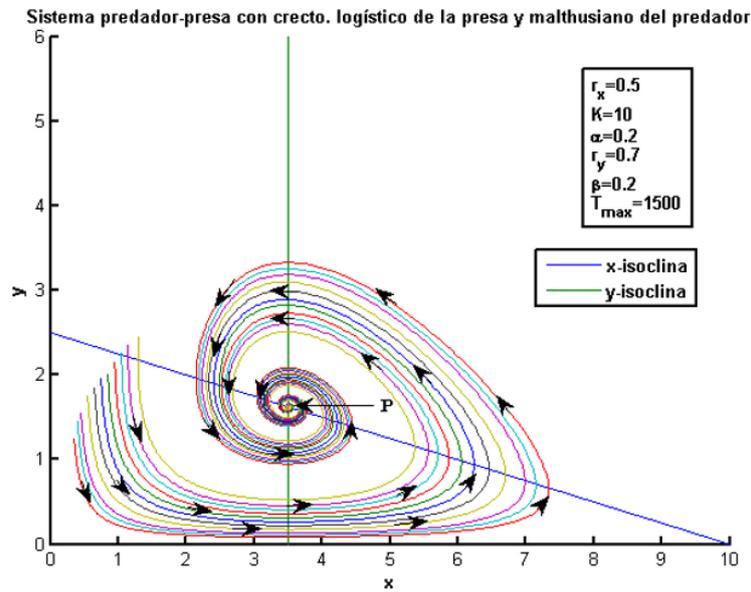


FIGURA 4.32. Órbitas para el sistema predador-presa descrito en las ecuaciones predador-presa sin faenado (4.10), con $K > r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$.

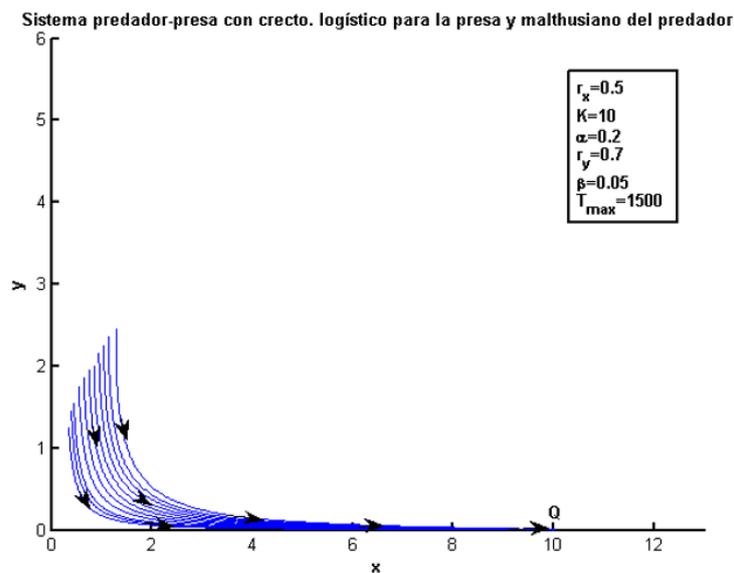


FIGURA 4.33. Órbitas para el sistema predador-presa sin faenado descrito en las ecuaciones (4.10), con $K \leq r_y/\beta$ y $t_{max} = 1500$.

4.4.1. Faenado de producción constante aplicado a presas y predadores

Partiendo como base del sistema (4.10), le añadimos ahora a cada ecuación un término de faenado del tipo “constant yield” o “producción constante”, quedando como punto de partida para nuestro análisis el siguiente sistema:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_x x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \alpha xy - H_x \\ \dot{y} &= -r_y y + \beta xy - H_y\end{aligned}\tag{4.13}$$

La igualación a 0 de ambas tasas de cambio de las poblaciones de predadores y de presas da lugar a un par de isoclinas, que se cortan en los puntos críticos, y que responden a las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}x\text{-isoclina: } & -\frac{r_x}{K}x^2 - \alpha xy + r_x x - H_x = 0 \Leftrightarrow y = -\frac{r_x x}{K\alpha} + \frac{r_x}{\alpha} - \frac{H_x}{\alpha x} \\ y\text{-isoclina: } & \beta xy - r_y y - H_y = 0 \Leftrightarrow y = \frac{H_y}{\beta x - r_y}\end{aligned}$$

Como se puede comprobar, tanto la x -isoclina como la y -isoclina son dos hipérbolas.

Si igualamos el valor de y extraído de las dos isoclinas, se obtiene una ecuación cúbica en función de la variable x , que si resolviésemos nos permitiría calcular los valores de abscisa para los puntos críticos del sistema. Dicha ecuación obedece a la siguiente expresión:

$$-\frac{r_x \beta}{K}x^3 + \left(\beta r_x + \frac{r_x r_y}{K}\right)x^2 - (\alpha H_y + \beta H_x + r_x r_y)x + H_x r_y = 0\tag{4.14}$$

Aplicando la regla de los signos de Descartes en (4.14), y dado que los parámetros de (4.13) son todos positivos, es fácil ver que la ecuación (4.14) tiene como máximo tres raíces positivas, por haber tres cambios de signo entre coeficientes consecutivos (aunque ésto podría ser deducido también del teorema fundamental del álgebra). Pero lo más conveniente e interesante no es resolver analíticamente esta ecuación cúbica, con vistas a sustituir las raíces en la matriz jacobiana para determinar la naturaleza de los puntos críticos. Véase una ampliación del porqué ésto no sería práctico en el apéndice D. Además mediante un programa de simulación no muy complicado se puede obtener no sólo la naturaleza de los puntos críticos, sino además las órbitas para cualesquiera condiciones iniciales. Lo más interesante es realizar un análisis cualitativo de lo que les sucede a dichos puntos si se varían las constantes de producción H_x y H_y .

Primero representaremos las isoclinas, para unos valores típicos (positivos) de los parámetros involucrados en las ecuaciones (4.13).

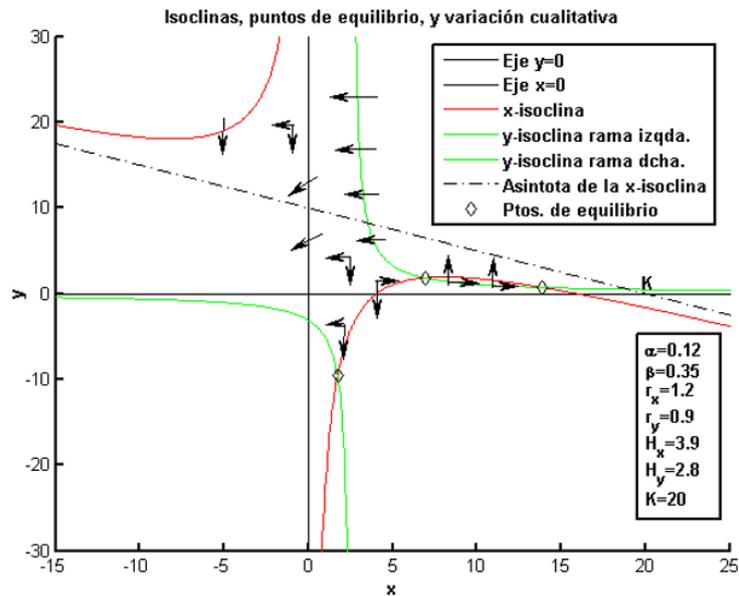


FIGURA 4.34. Representación de las isoclinas y de la tendencia de la variación de las órbitas para el sistema depredador-presa con faenado de producción constante (4.13).

Como se puede observar en la figura 4.34, dada la situación de las isoclinas en el plano de fase, como mucho habrá dos puntos de equilibrio en el primer cuadrante, que es el que desde un punto de vista biológico interesa, a pesar de que efectivamente existen tres raíces reales de la ecuación (4.13), una de ellas con ordenada negativa. Ésta carece de sentido en un ecosistema real, como es lógico.

Sin embargo, conviene tener siempre presente en los análisis, en relación a la estabilidad de puntos críticos y sus consecuencias sobre las órbitas, que aunque la única parte del plano que es significativa biológicamente hablando es el cuadrante positivo, sobre él influyen todos los puntos críticos, aunque se hallen en otros cuadrantes. Este comportamiento justifica el estudio de todos los puntos críticos, aunque tengan abscisa y/o ordenada negativas.

Supongamos que en el sistema (4.13) disminuimos el valor de H_x . Ello significará que en la x -isoclina, que como vimos, responde a la expresión

$$y = -\frac{r_x x}{K\alpha} + \frac{r_x}{\alpha} - \frac{H_x}{\alpha x},$$

disminuirá el valor absoluto del sumando $-\frac{H_x}{\alpha x}$. Por lo tanto, si en la x -isoclina hiperbólica disminuimos progresivamente H_x , haremos que su representación geométrica tienda a una de sus asíntotas rectas

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

$$y = -\frac{r_x x}{K\alpha} + \frac{r_x}{\alpha}.$$

Otro tanto ocurre con la y -isoclina. Su expresión, como ya vimos, responde a la ecuación $\beta xy - r_y y - H_y = 0$. Si disminuimos progresivamente H_y , tendremos, en el paso al límite, la siguiente ecuación para la y -isoclina, que es en realidad una de las asíntotas rectas de las y -isoclinas:

$$x = \frac{r_y}{\beta}, \quad y \in \mathbb{R}.$$

Es decir, el hecho de disminuir las constantes de faenado, como es lógico, hace tender las isoclinas hiperbólicas a las isoclinas rectas que se tenían sin faenado, cosa que, por supuesto, también ocurre con los puntos críticos. Este es un hecho que no debería de extrañarnos, ya que lo que hacemos al disminuir las constantes H_x y H_y es disminuir las capturas hasta hacerlas iguales a 0 cuando las constantes de rendimiento se anulan.

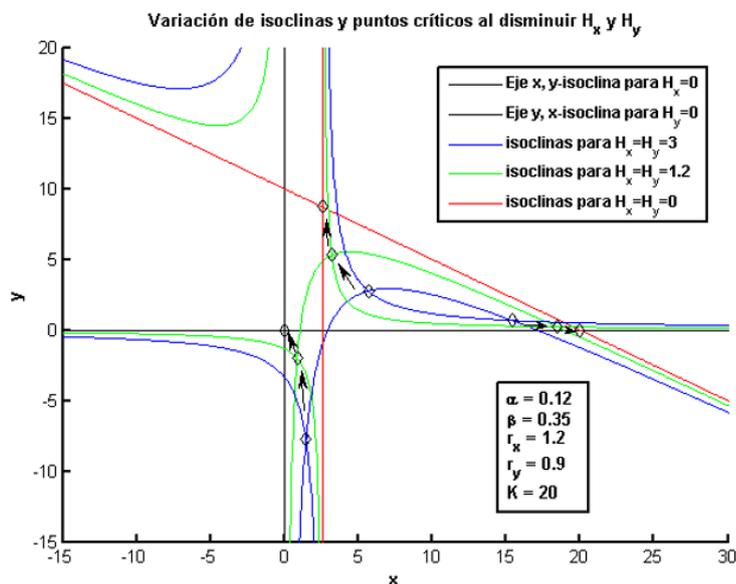


FIGURA 4.35. Representación de la tendencia de la variación de isoclinas y puntos críticos al disminuir la producción, para el sistema predador-presa con faenado de producción constante (4.13).

Veamos a continuación la representación de las órbitas, bajo el supuesto $K > \frac{r_y}{\beta}$.

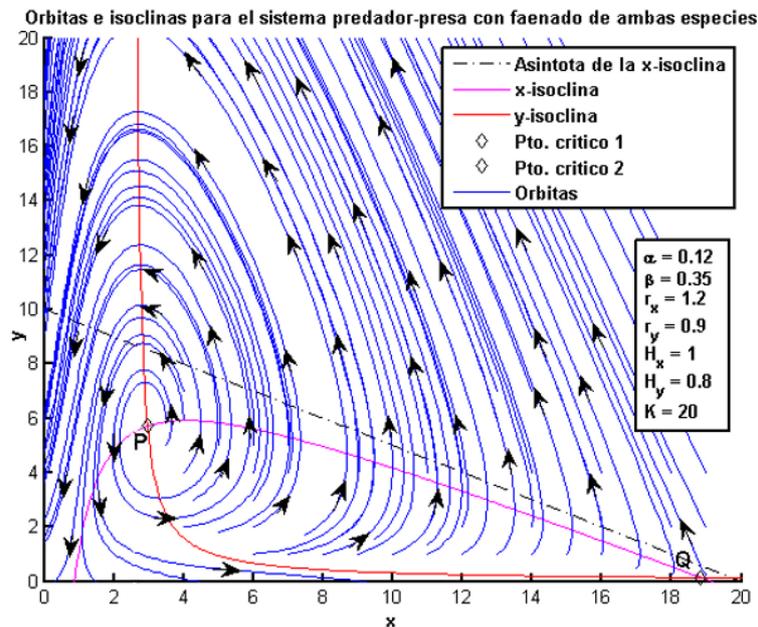


FIGURA 4.36. Órbitas, isoclinas y puntos críticos para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13) y $K > r_y/\beta$.

Como se puede observar en la figura 4.36, el hecho de incluir faenado hace que las órbitas tiendan hacia la extinción de una de las especies, normalmente la que se le aplica un faenado asociado a mayores capturas (mayor faenado).

Supongamos que es la especie x la que se extingue en primer lugar. Lógicamente, la ecuación diferencial que se aplicará para la especie y será a partir de ese instante $\dot{y}|_{x=0} = -r_y y - H_y$. Esta ecuación implica que la especie y seguirá decreciendo hacia su extinción. Es decir, si se extingue primero la especie x , la especie y también se extinguirá, si su evolución sigue el patrón de las ecuaciones de partida, que es lo lógico.

Por otra parte, si se extingue primero la especie y , tendremos una ecuación diferencial para la especie x que responde a la siguiente expresión: $\dot{x}|_{y=0} = r_x x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - H_x$; esto es, tenemos la misma ecuación diferencial que para el caso de una variación logística de una especie con faenado constante, caso ya estudiado en la sección 4.1.1.

Como se vio allí, si sucede que $H_x > \frac{r_x K}{4}$, entonces la anterior ecuación no presentará puntos críticos, y la población de x , que se alcanza cuando se extingue y , se extinguirá también en tiempo finito, e independientemente del valor alcanzado al tocar la órbita el eje x .

Si se tiene que $H_x = \frac{r_x K}{4}$, entonces sólo existirá un punto crítico para la evolución de la especie x , e igual a $x_c = \frac{K}{2}$. Tal y como se vio, si el valor alcanzado para x al tocar la órbita el eje x es superior a x_c , entonces la población de la especie x decrecerá, tendiendo al valor x_c cuando $t \rightarrow \infty$, es decir, no se extinguirá. Por el contrario, si el mencionado valor de corte es inferior a x_c , la

especie x se extinguirá también, y en un tiempo finito.

Si sucediera el caso restante ($H_x < \frac{r_x K}{4}$), entonces la ecuación logística tendría dos puntos críticos sobre el eje x , que responden a las siguientes ecuaciones:

$$x_1 = \frac{K - \sqrt{K^2 - \frac{4H_x K}{r_x}}}{2}$$

$$x_2 = \frac{K + \sqrt{K^2 - \frac{4H_x K}{r_x}}}{2}$$

Si el punto de corte de la órbita con dicho eje sucediese para un x menor que el punto crítico menor x_1 , la especie x se extinguiría en tiempo finito. Si estuviese comprendido entre el punto crítico menor x_1 y el mayor x_2 , la población de x tendería asintóticamente al punto crítico mayor x_2 , y si el punto de corte fuese mayor que el punto crítico mayor x_2 , la población x decrecería tendiendo asintóticamente a x_2 .

Por otra parte, también podemos analizar cómo influye el incremento del faenado en los puntos críticos y en las órbitas. Para ello representamos en la figura 4.37 cómo varían las isoclinas para unos valores crecientes de H_x, H_y . Si observamos la figura y vemos la evolución en el sentido de faenados crecientes, esto es, aumentando H_x y H_y a partir de los valores más bajos, y si tenemos en cuenta las expresiones analíticas de las isoclinas, podemos llegar a la conclusión de que al aumentar las constantes de producción positivamente, en el cuadrante C_+ los puntos críticos se moverían uno hacia el otro, las isoclinas llegarían a tocarse en un punto para unos valores concretos de las variables x e y , y posteriormente no se volverían a intersecar ya más. Para ver gráficamente lo que ocurriría a las órbitas y al ecosistema en tal situación de inexistencia de puntos críticos en el primer cuadrante, se ha generado la figura 4.38, que se correspondería con condiciones de fuerte faenado aplicado a ambas especies y ausencia de puntos críticos en el primer cuadrante.

En la figura 4.38 se observa que aplicando faenado fuerte a ambas especies las órbitas terminan por alcanzar los ejes de coordenadas, extinguiéndose primero en algunos casos la especie x , que tendría como consecuencia también la extinción de la especie y , como se vio más arriba. En otros casos se extingue la especie y primero, ocasionando la variación logística de la especie x con faenado constante aplicado H_x , con lo que se darían las mismas casuísticas que las expresadas anteriormente.

Lo hasta aquí descrito presupone el cumplimiento de la condición $K > \frac{r_y}{\beta}$, es decir, se supone que el punto del eje x correspondiente a la capacidad de soporte de la especie presa está situado más a la derecha de la y -isoclina pareja a la ausencia de faenado para la especie y . Para ver cualitativamente lo que sucedería a las isoclinas y a los puntos críticos si no se diera esta circunstancia, se ha generado la figura 4.39.

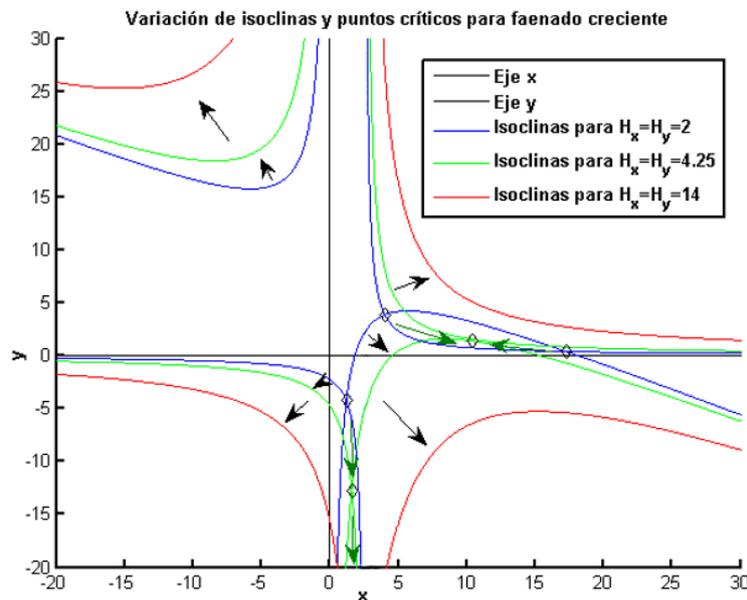


FIGURA 4.37. Isoclinas y puntos críticos para el sistema depredador-presa con faenado creciente de ambas especies en el sistema (4.13), y $K > r_y/\beta$.

Se puede observar que no existe ningún punto crítico en C_+ , y que se hallan todos por debajo del eje real. La única isoclina que tiene intersección no vacía con el cuadrante positivo es la x -isoclina, por lo que algunas órbitas caerán verticalmente si se cruzan con dicha isoclina en sus puntos de corte con ella. Las y -isoclinas se encuentran todas por debajo del eje x . Ésto explica que ninguna órbita con condiciones iniciales en cualquier punto del cuadrante C_+ tendrá pendiente nula $\frac{dy}{dx} = 0$ en algún lugar de dicho cuadrante y, por lo tanto, por estar los puntos críticos por debajo, las órbitas tenderán hacia abajo, extinguiéndose primero una de las especies. Si la que se extingue es la especie y , sucederán las mismas casuísticas que las descritas más arriba para la especie x . Si por el contrario, la que se extingue primero es la especie presa x , y siguiendo la referida argumentación, ello significará la extinción posterior de la especie y por estar sometida a faenado, situación a la que se le añade decrecimiento intrínseco exponencial, y ausencia de presas con las que sostenerse.

Supongamos que la evolución temporal parte de unas condiciones iniciales tales que $x_0 < K$ e $y_0 > 0$, lo cual es coherente con el modelo logístico. Una forma de ver que las órbitas nacientes en C_+ con esas condiciones caen todas hacia abajo es ver que $\dot{y} < 0$ para cualquier punto del cuadrante positivo que las verifique, lo cual explicaría que necesariamente o bien se extinguen x seguida de y , o bien se extingue y , variando después x sobre el eje $y = 0$ según las relaciones que verifiquen sus parámetros logísticos y su constante de faenado frente al valor de corte en dicho eje. En efecto, como se verifica $-r_y \leq -\beta K$, se llega a la conclusión de que $\dot{y} = y(-r_y + \beta x) - H_y \leq$

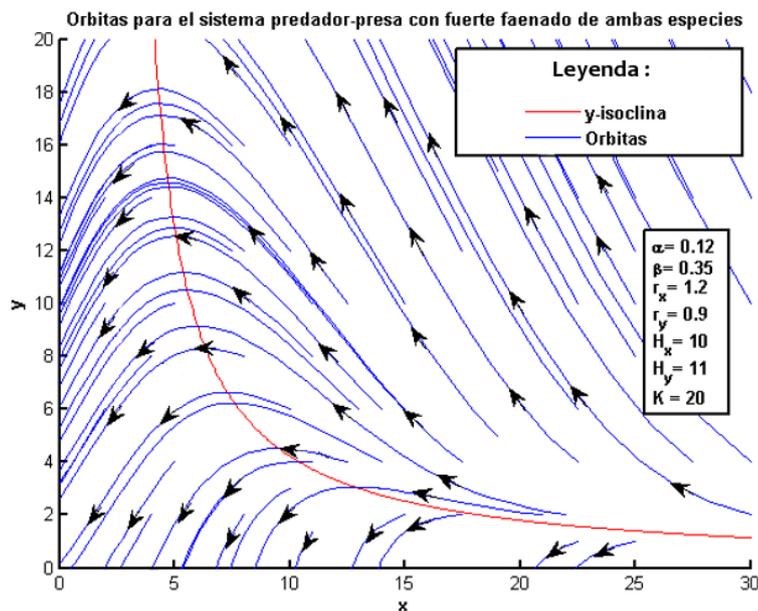


FIGURA 4.38. Órbitas e isoclinas para el sistema depredador-presa con faenado constante fuerte de ambas especies (4.13) y $K > r_y/\beta$.

$$y(\beta(x - K)) - H_y < 0.$$

Si fuese $x_0 > K$ e $y_0 < \frac{H_y}{\beta(x_0 - K)}$ también tendríamos decrecimiento de la especie y , es decir, $\dot{y} < 0$ durante toda la trayectoria, con las mismas consecuencias que las comentadas en el anterior párrafo. En cualquier caso, como la variación natural de la especie x sin faenado y sin depredadores es de tipo logístico, en principio es una contradicción biológica el que $x_0 > K$, pues estaríamos suponiendo implícitamente que se ha superado la capacidad de carga para dicha especie, es decir, que están coexistiendo en el ecosistema más especímenes de la especie presa de los que el hábitat puede soportar con sus recursos, desde el principio de la evolución de la órbita. Es decir, en principio se debería verificar siempre biológicamente que $x < K$.

En la figura 4.40 se muestra un ejemplo de que el comportamiento de las órbitas es el que realmente he descrito, partiéndose incluso en algunas órbitas de condiciones iniciales $x(0) > K$, que aunque no tiene sentido, no afecta a la conclusión extraída más arriba.

4.4.2. Faenado de esfuerzo constante aplicado a presas y depredadores

Supongamos ahora que a cada una de las especies parejas a las ecuaciones del sistema (4.10) le aplicamos un faenado de esfuerzo constante (“constant effort”), de magnitud en la unidad de tiempo igual a Ex para la especie presa, y otro de distinto coeficiente cEy a la especie depredadora, estando relacionados ambos faenados mediante el parámetro c . De este modo el sistema de

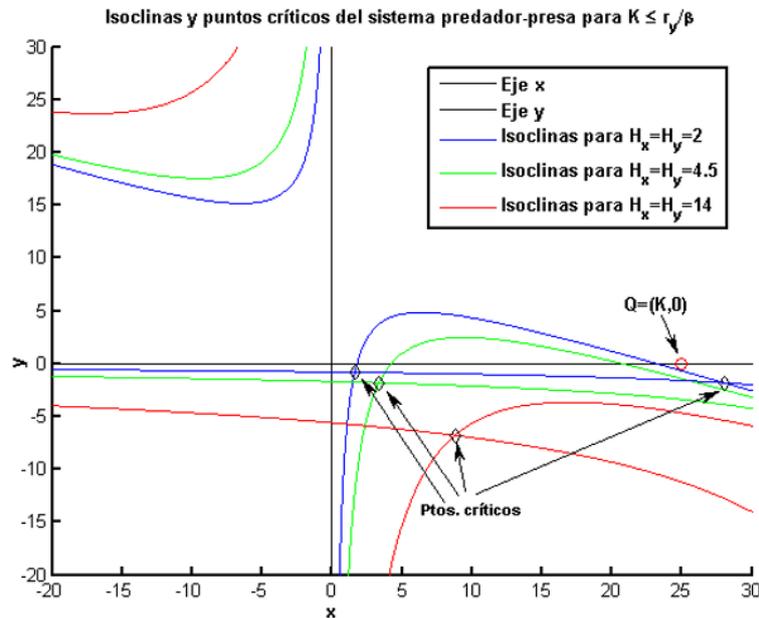


FIGURA 4.39. Isoclinas y puntos críticos para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13), y $K \leq r_y/\beta$.

ecuaciones diferenciales seguiría las siguientes expresiones.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_x x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \alpha xy - Ex \\ \dot{y} &= -r_y y + \beta xy - cEy\end{aligned}\tag{4.15}$$

La interpretación física del parámetro c se podría entender en los siguientes términos:

la población presa se ve mermada por efecto del faenado en una tasa por unidad de tiempo y por espécimen de valor E , o lo que es lo mismo, se capturan especímenes presa en la unidad de tiempo en una cantidad proporcional en todo momento a la magnitud de la población, según la constante de proporcionalidad E .

Por su parte, la población predatora merma por acción del faenado según otra tasa por unidad de tiempo y por espécimen de valor cE , o si se quiere, equivalentemente, la cantidad de individuos disminuye en una cantidad por unidad de tiempo proporcional precisamente a dicha cantidad, pero según otra constante distinta cE .

El parámetro c se puede, pues, entender como la razón de capturabilidad entre presas y predadores. Más concretamente, si el faenado se realiza mediante artes de pesca basadas en redes, y si la especie presa es pequeña y la especie predatora es relativamente mucho más grande, teniendo los pescadores interés en la especie predatora, se puede pescar la misma con unas redes de paso grande, de tal manera que casi todos los ejemplares de la especie presa se cuelen por las

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

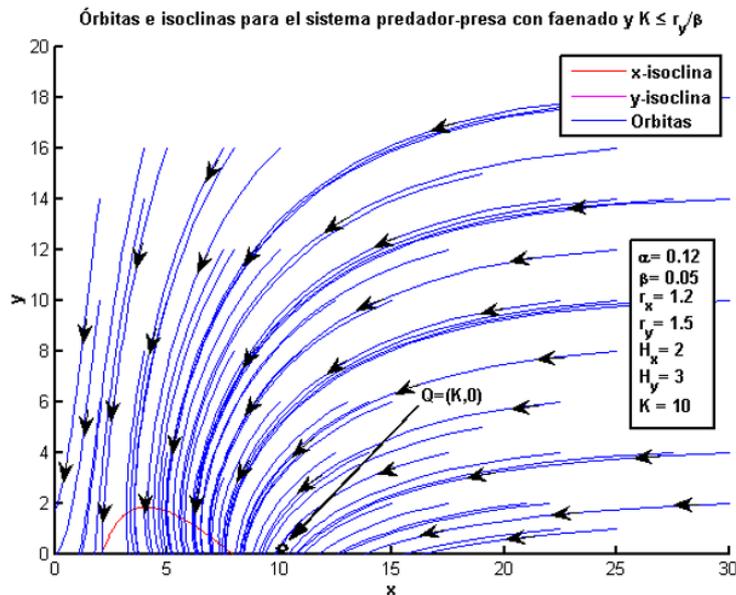


FIGURA 4.40. Órbitas e isoclinas en C_+ para el sistema predador-presa con faenado constante de ambas especies (4.13), y $K \leq r_y/\beta$.

mismas y no sean capturados, siendo sin embargo sí pescados la mayoría de ejemplares de la especie predatora. Este caso se correspondería con un valor de $c \gg 1$.

Por otra parte, si el tamaño de la especie presa es mayor que el tamaño de la especie predatora, teniendo los pescadores interés en la primera, las redes usadas para pescar los especímenes de presas habrían de tener un paso que permitiese que se colasen los predadores y se retuviesen las presas, y en ese caso la constante c tendría un rango de valores $0 < c \ll 1$.

Por otra parte, de cara al análisis de los puntos críticos y su influencia en las órbitas, conviene recordar que sólo el cuadrante positivo tiene sentido biológico, pero sobre él influyen todos los puntos críticos de otros cuadrantes, por lo que se deben explorar todas las posibilidades en cuanto a sus posibles ubicaciones, y tener así una visión global de todas las casuísticas que se pueden dar en relación a la evolución de las trayectorias sobre C_+ .

Entrando ya en el estudio del sistema que ahora nos ocupa, y sacando factor común en ambas ecuaciones, presentarían la siguiente apariencia

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left(r_x \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \alpha y - E \right) \\ \dot{y} &= y (-r_y + \beta x - cE) \end{aligned} \tag{4.16}$$

Si igualamos a 0 las dos derivadas temporales, tanto la de las presas como la de los predadores, se obtienen las dos isoclinas del sistema no triviales, además de las evidentes $x = 0$, e $y = 0$. Es decir,

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= f_1(x, y) = x \left(r_x \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \alpha y - E \right) = 0 \\
 \dot{y} &= f_2(x, y) = y (-r_y + \beta x - cE) = 0 \\
 f_1(x, y) = 0 &\Leftrightarrow x = 0 \quad \text{ó} \quad y = -\frac{r_x x}{K\alpha} - \left(\frac{E - r_x}{\alpha} \right) \\
 f_2(x, y) = 0 &\Leftrightarrow y = 0 \quad \text{ó} \quad x = \frac{r_y + cE}{\beta} = \frac{M}{\beta}
 \end{aligned} \tag{4.17}$$

Por lo tanto, las isoclinas distintas de los ejes de coordenadas responden a las expresiones que siguen:

$$\begin{aligned}
 \text{x-isoclina: } y &= -\frac{r_x x}{K\alpha} - \left(\frac{E - r_x}{\alpha} \right) \\
 \text{y-isoclina: } x &= \frac{r_y + cE}{\beta}
 \end{aligned}$$

De las anteriores ecuaciones (4.17) se puede deducir que el sistema posee tres puntos de equilibrio, el primero es $O = (0, 0)$, el segundo es $P = \left(\frac{r_y + cE}{\beta}, \frac{\beta K(r_x - E) - r_x(r_y + cE)}{K\beta\alpha} \right) = \left(\frac{M}{\beta}, \frac{\beta K(r_x - E) - r_x M}{K\beta\alpha} \right)$, y finalmente el tercer punto crítico se halla en $Q = \left(\frac{K(r_x - E)}{r_x}, 0 \right)$.

Dado que todos los parámetros son positivos por definición, se tiene que $\frac{r_y + cE}{\beta} > 0$, y por lo tanto, existen sólo tres casos significativos (más los dos casos excepcionales que se darían en el “borde” de esos tres). En las figuras 4.41, 4.42 y 4.43 se representan gráficamente las isoclinas, los puntos críticos relevantes biológicamente (es decir, los que se hallan en el interior de C_+), así como los restantes puntos críticos, que no son puntos de equilibrio biológicamente significativos, aunque influyen en la representación de las órbitas.

Para ver el comportamiento de las órbitas en los puntos críticos es preciso linealizar el problema, y para ello se parte de la matriz jacobiana asociada a la función vectorial (f_1, f_2) , que presenta la siguiente estructura:

$$D_{\vec{z}} f = \begin{pmatrix} r_x - 2\frac{r_x}{K}x - \alpha y - E & -\alpha x \\ \beta y & -r_y + \beta x - cE \end{pmatrix} \tag{4.18}$$

Si particularizamos (4.18) para $O = (0, 0)$, obtenemos una matriz diagonal, cuyos autovalores coinciden con los coeficientes de la diagonal,

$$D_O f = \begin{pmatrix} r_x - E & 0 \\ 0 & -r_y - cE \end{pmatrix} \tag{4.19}$$

Por lo tanto, se tiene

1. Si $r_x > E$, se tiene que $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 < 0$, y $O = (0, 0)$ es un punto de silla inestable. Esta situación se corresponde con los casos *A* y *B* representados en las figuras 4.41 y 4.42.

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

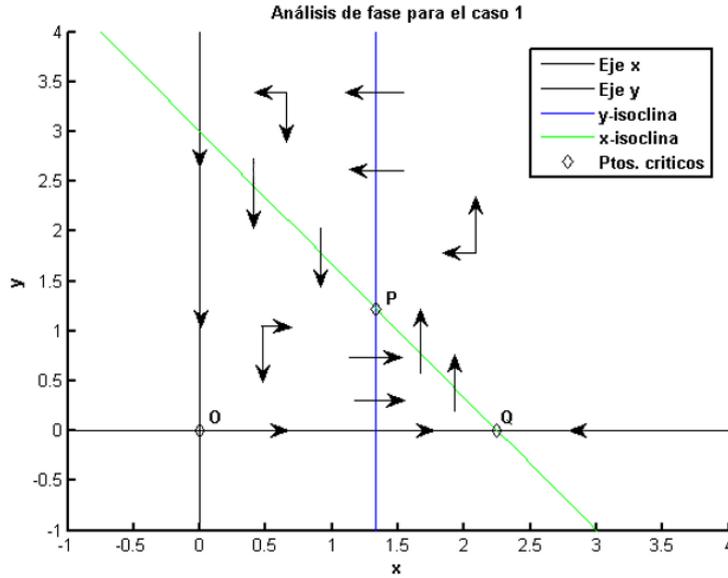


FIGURA 4.41. Caso A: los puntos $P \in C_+$ y $Q \in C_+$ son significativos biológicamente. Estudio gráfico de las isoclinas y las variaciones locales.

2. Por el contrario, si $r_x < E$, tenemos que $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 < 0$, con lo que $O = (0,0)$ sería un punto de equilibrio asintóticamente estable, situación que se da en el caso C, figura 4.43.
3. Se verifica, como es fácil de ver, que $\lambda_2 = -(r_y + cE) < 0$, para cualesquiera valores de los parámetros, lo cual se deduce del hecho de que éstos son positivos.

Veamos ahora lo que sucede en el punto Q . Si particularizamos (4.18) para $Q = \left(\frac{K(r_x - E)}{r_x}, 0\right)$, obtenemos una matriz triangular, que se ciñe a la siguiente estructura

$$D_Q f = \begin{pmatrix} E - r_x & -\alpha K \frac{r_x - E}{r_x} \\ 0 & \frac{K\beta(r_x - E)}{r_x} - (r_y + cE) \end{pmatrix} \quad (4.20)$$

Los autovalores se expresan por lo tanto

$$\lambda_1 = E - r_x$$

$$\lambda_2 = \frac{K\beta(r_x - E)}{r_x} - (r_y + cE)$$

Así pues, podemos hacer un desglose para la naturaleza de la estabilidad en Q , según las siguientes casuísticas:

1. $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0 \Leftrightarrow E > r_x$, $c < -\frac{K\beta(E - r_x)}{Er_x} - \frac{r_y}{E} < 0$, luego este caso no se puede dar, por no tener sentido desde el punto de vista biológico que $c < 0$.

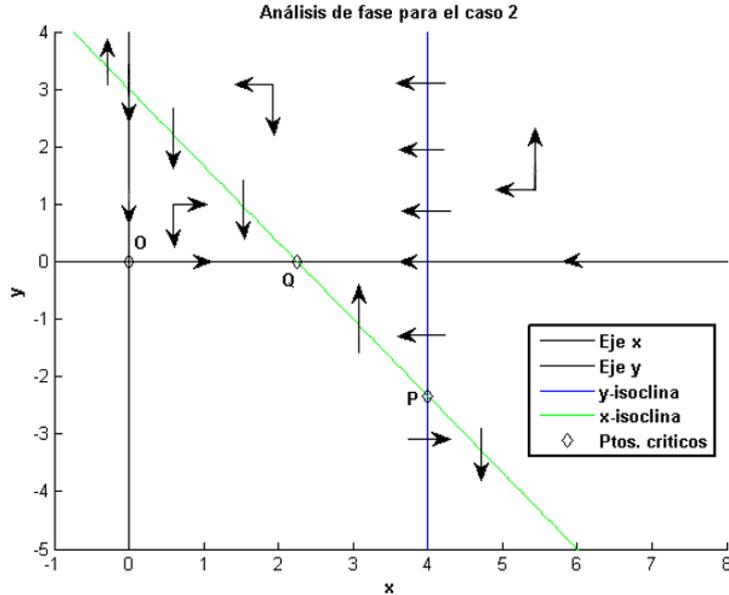


FIGURA 4.42. Caso B: El punto $Q \in C_+$ es significativo biológicamente. El punto P se halla por debajo del eje x .

2. $\lambda_1 < 0, \lambda_2 > 0 \Leftrightarrow E < r_x, 0 < c < \frac{K\beta(r_x - E) - r_x r_y}{E r_x}$, caso que significa que Q es un punto de silla (inestable).

Estas condiciones se dan en el caso A, representado en la figura 4.41, en el que se cumple que $\frac{K(r_x - E)}{r_x} > \frac{M}{\beta}$, con lo que se tiene que $\lambda_2 > 0$.

Para que sea $c > 0$, habrá de verificarse que $K\beta(r_x - E) > r_x r_y$, expresión equivalente a $E < \frac{r_x(K\beta - r_y)}{K\beta}$, con $E < r_x$. Dicha expresión se cumple cuando $\frac{K\beta - r_y}{K\beta} < 1$, $\Leftrightarrow K\beta - r_y < K\beta$, lo cual se verifica siempre.

3. $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0 \Leftrightarrow E < r_x, c > \frac{K\beta(r_x - E) - r_x r_y}{E r_x}$, caso que significa que Q es un punto de equilibrio asintóticamente estable. Se corresponde con el caso B representado gráficamente en la figura 4.42. En este caso se verifica $\frac{K(r_x - E)}{r_x} < \frac{M}{\beta}$.
4. $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0 \Leftrightarrow E > r_x, c > \frac{K\beta(r_x - E) - r_x r_y}{E r_x}$, situación para c que se cumple siempre en este caso, por ser $E > r_x$. Esta casuística se correspondería con una naturaleza para Q de punto de silla (inestable), y ha sido representado gráficamente en el caso C, figura 4.43. Se verifica $\frac{K(r_x - E)}{r_x} < \frac{M}{\beta}$.

Particularicemos ahora la matriz jacobiana para el punto $P = \left(\frac{M}{\beta}, \frac{\beta K(r_x - E) - r_x M}{K\beta\alpha} \right)$. Obtendremos una matriz que responde a la siguiente estructura:

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

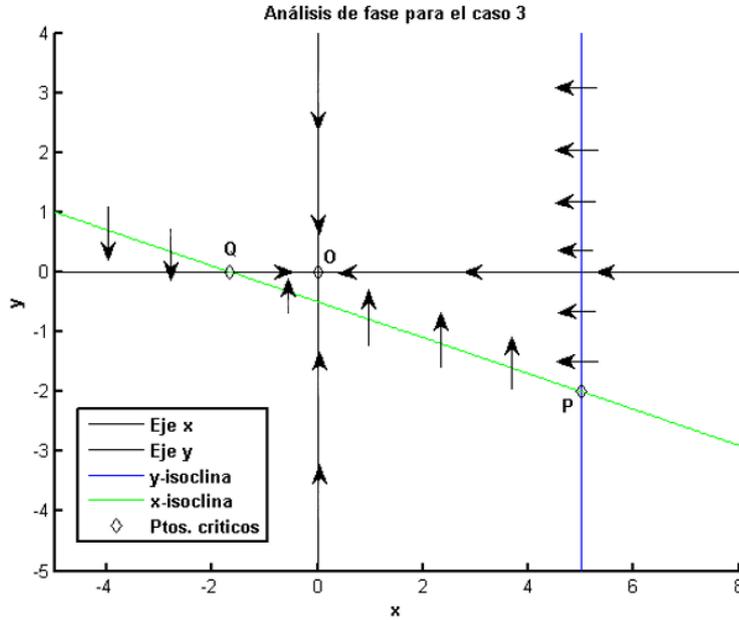


FIGURA 4.43. Caso C: El punto O se halla en el cuadrante positivo y es significativo biológicamente. Los puntos P y Q se hallan fuera de C_+ .

$$D_P f = \begin{pmatrix} r_x - 2\frac{r_x M}{K\beta} - \frac{K\beta(r_x - E) - r_x M}{K\beta} - E & -\alpha\frac{M}{\beta} \\ \frac{K\beta(r_x - E) - r_x M}{K\alpha} & 0 \end{pmatrix} \quad (4.21)$$

$$\det(D_P f - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} r_x - 2\frac{r_x M}{K\beta} - \frac{K\beta(r_x - E) - r_x M}{K\beta} - E - \lambda & -\alpha\frac{M}{\beta} \\ \frac{K\beta(r_x - E) - r_x M}{K\alpha} & -\lambda \end{pmatrix} \quad (4.22)$$

Para simplificar cálculos, identifiquemos los coeficientes de la matriz (4.21) con los coeficientes a_{ij} de una matriz idéntica

$$D_P f = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad (4.23)$$

Para calcular el determinante de una matriz y simplificar cálculos, lo más conveniente es utilizar la propiedad de que aquél no varía si sumamos a cualquier fila una combinación lineal de las restantes filas. Para el caso que nos ocupa, podemos expresar $\det(D_P f - \lambda I)$ en función de los coeficientes de la matriz (4.23), y a continuación aplicar la anterior propiedad para conseguir una matriz triangular, de tal manera que tendremos en la diagonal los factores que intervienen en la obtención de los autovalores, y cuyo producto es el polinomio característico de $D_P f$. En este caso únicamente nos basta con aplicar a la primera fila la siguiente combinación lineal:

$F'_1 = F_1 - F_2 \frac{M\alpha}{\beta\lambda}$, de tal manera que nos queda el determinante de una matriz triangular inferior como resultado, cuyos autovalores se obtienen a partir de los factores de la diagonal.

Es decir, operando en (4.22) se consigue el determinante de la matriz $D_P f - \lambda I$

$$\det\{D_P f - \lambda I\} = \det \begin{pmatrix} a_{11} - \lambda - a_{21} \frac{\alpha M}{\beta\lambda} & 0 \\ a_{21} & -\lambda \end{pmatrix} \quad (4.24)$$

Por tanto, el polinomio característico para $D_P f$ sería el que sigue

$$p(\lambda) = \lambda^2 - a_{11}\lambda + a_{21} \frac{M\alpha}{\beta}$$

y sus soluciones serían los dos autovalores, que se rigen por la siguiente ecuación

$$\lambda_{\pm} = \frac{a_{11}}{2} \pm \frac{\sqrt{a_{11}^2 - 4 \frac{M\alpha}{\beta} a_{21}}}{2}, \text{ con } M = r_y + cE, \quad (4.25)$$

con lo que sustituyendo en (4.25) los coeficientes por su valor $a_{11} = -\frac{Mr_x}{K\beta}$ y $a_{21} = \frac{\beta(r_x - E)}{\alpha} - \frac{r_x M}{K\alpha}$, obtenidos a partir de algunos cálculos en la matriz (4.22), y reordenando un poco la expresión asociada a los autovalores, se obtiene un valor para éstos que responde a la siguiente ecuación:

$$\lambda_{\pm} = -\frac{r_x M}{2K\beta} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\frac{r_x M}{K\beta} \sqrt{\frac{r_x M}{K\beta} + 4 \frac{K\beta(E - r_x)}{r_x}} + 4M}$$

de tal manera que se tiene

$$\begin{aligned} \lambda_{\pm} &= -\frac{r_x M}{2K\beta} \pm \sqrt{\frac{r_x M}{2K\beta} \sqrt{\frac{r_x M}{2K\beta} + 2 \frac{K\beta(E - r_x)}{r_x}} + 2M} \\ &= -\frac{r_x M}{2K\beta} \left(1 \mp \sqrt{1 + \frac{2K\beta}{r_x M} \left(\frac{2K\beta(E - r_x)}{r_x} + 2M \right)} \right) \end{aligned}$$

A la vista de esta ecuación, se puede concluir que $\Re \lambda_- < 0$ se cumple en todos los casos. Veamos lo que sucede con λ_+ .

En el caso *C* tenemos:

$$\begin{aligned} r_x - E < 0 &\Leftrightarrow E - r_x > 0 \Leftrightarrow \sqrt{1 + \frac{2K\beta}{r_x M} \left(\frac{2K\beta(E - r_x)}{r_x} + 2M \right)} > 1 \Rightarrow \\ \lambda_+ &= -\frac{r_x M}{2K\beta} \left(1 - \sqrt{1 + \frac{2K\beta}{r_x M} \left(\frac{2K\beta(E - r_x)}{r_x} + 2M \right)} \right) > 0 \end{aligned}$$

En el caso *A*, *P* se encuentra a la izquierda de *Q*, y por lo tanto

$$\begin{aligned} \frac{r_y + cE}{\beta} < \frac{K(r_x - E)}{r_x} &\Leftrightarrow M < \frac{K\beta(r_x - E)}{r_x} \Leftrightarrow 2M + 2\frac{K\beta(E - r_x)}{r_x} < 0 \\ &\Rightarrow \Re\{\lambda_+\} < 0 \end{aligned}$$

El caso B es el exactamente opuesto al caso A , porque ahora se cumple

$$\frac{r_y + cE}{\beta} > \frac{K(r_x - E)}{r_x},$$

lo que significa que $\Re\{\lambda_+\} > 0$. Es decir, en este caso la conclusión es que $\lambda_+ \in \mathbb{R}^+$.

En consecuencia, para el punto P se puede concluir que es asintóticamente estable en el caso A , y un punto de silla (inestable) en los casos B y C .

De este modo, c y E han de cumplir las siguientes condiciones para verificarse $\lambda_+ > 0$

$$\begin{aligned} \lambda_+ > 0 &\Leftrightarrow X > \frac{Mr_x}{K\beta} \Leftrightarrow \frac{K\beta(E - r_x)}{r_x} + M > 0 \Leftrightarrow c > \frac{K\beta(r_x - E) - r_y r_x}{Er_x} \\ &\Rightarrow K\beta(r_x - E) - r_x r_y > 0 \Leftrightarrow E < r_x \left(1 - \frac{r_y}{K\beta}\right) \Rightarrow r_y < K\beta \end{aligned} \quad (4.26)$$

Por otra parte, λ_- verifica

$$\Re\{\lambda_-\} = -\frac{Mr_x}{2K\beta} - \Re\left\{\frac{\sqrt{X}\sqrt{\frac{Mr_x}{4\beta}}}{2}\right\} < 0, \quad \text{independientemente de los parámetros.}$$

Ahora, para completar el análisis, sólo falta estudiar la naturaleza del punto de equilibrio P en función de los parámetros E y c en cada caso, usando las anteriores ecuaciones.

1. $\lambda_+ > 0$, $\Re\{\lambda_-\} < 0$

$$\Leftrightarrow E < r_x \left(1 - \frac{r_y}{K\beta}\right),$$

$$c > \frac{K\beta(r_x - E) - r_y r_x}{Er_x},$$

$$r_y < K\beta$$

En este caso, P sería un punto de silla (inestable).

2. $\lambda_+ < 0$, $\Re\{\lambda_-\} < 0$

$$\Leftrightarrow E < r_x \left(1 - \frac{r_y}{K\beta}\right),$$

$$c < \frac{K\beta(r_x - E) - r_y r_x}{Er_x},$$

$$r_y < K\beta$$

En este caso, P sería un punto de equilibrio asintóticamente estable.

A continuación veremos un desglose de ejemplos de simulaciones por computador teniendo en cuenta la ubicación de los tres puntos críticos O , P , y Q y las tres casuísticas existentes.

1. Caso A: Este caso es representado en las figuras 4.44 y 4.45.

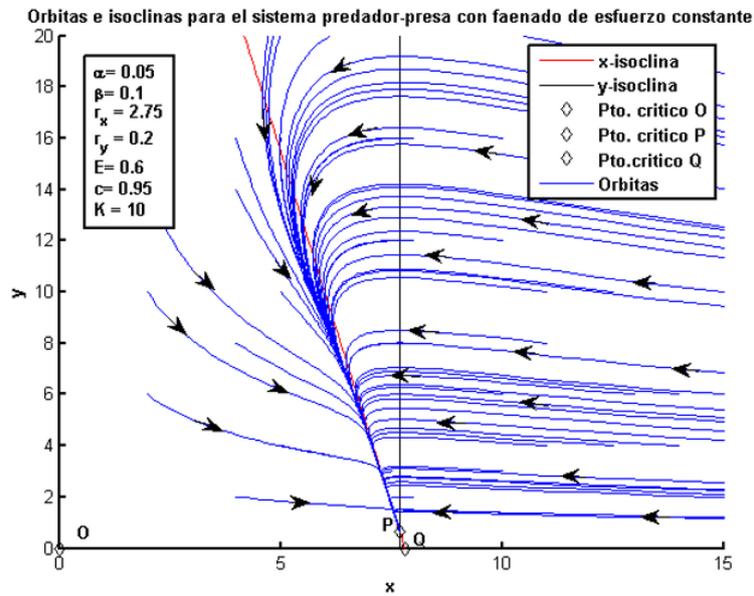


FIGURA 4.44. Caso A, ejemplo1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y $P \in C_+$ y $Q \in C_+$.

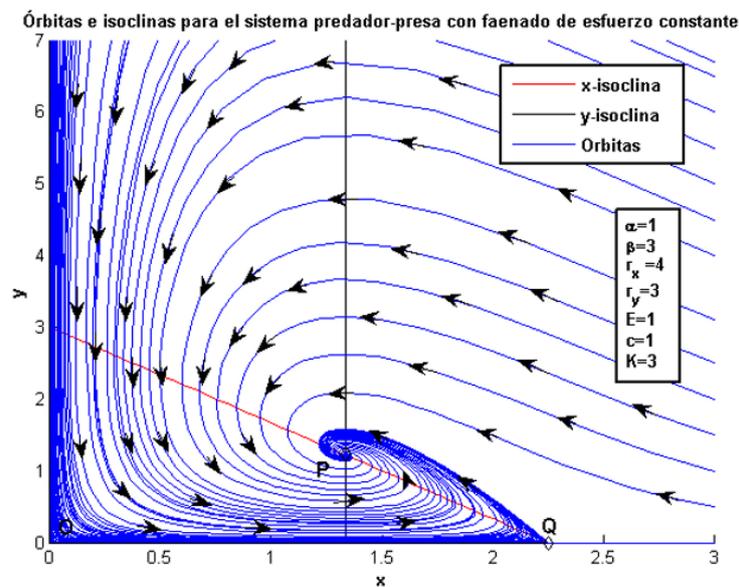


FIGURA 4.45. Caso A, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, con $P \in C_+$ y $Q \in C_+$.

4.4. FAENADO SIMULTÁNEO DE PRESAS Y PREDADORES EN UN MODELO
 PREDADOR-PRESA

2. Caso B: Este caso es representado en las figuras 4.46 y 4.47

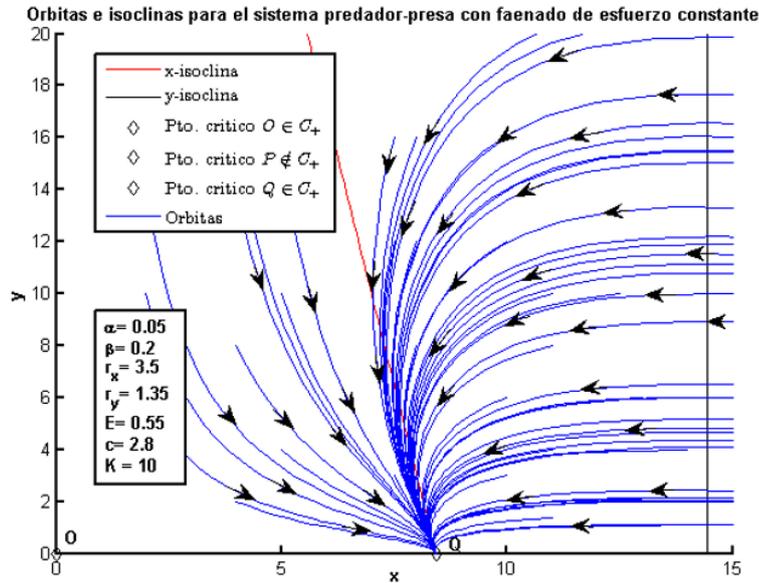


FIGURA 4.46. Caso B, ejemplo 1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \in C_+, P \notin C_+$.

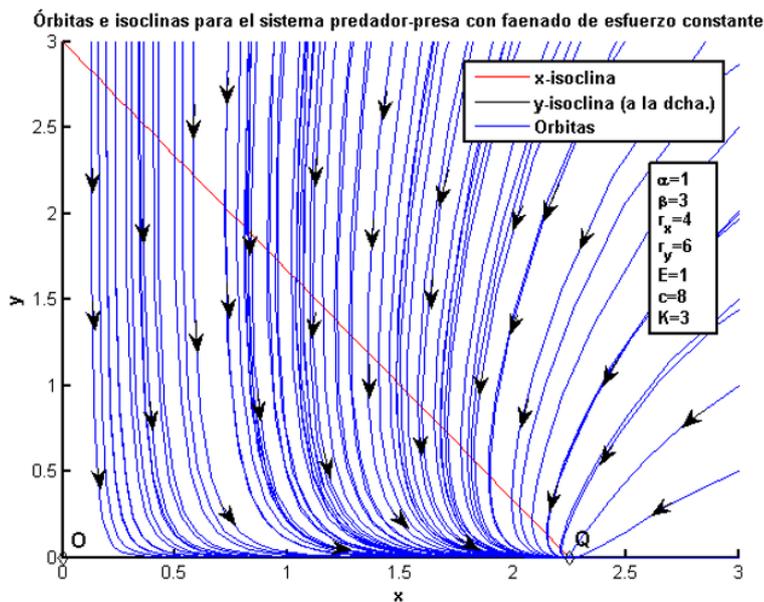


FIGURA 4.47. Caso B, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \in C_+, P \notin C_+$.

3. Caso C: Este caso es representado en las figuras 4.48 y 4.49

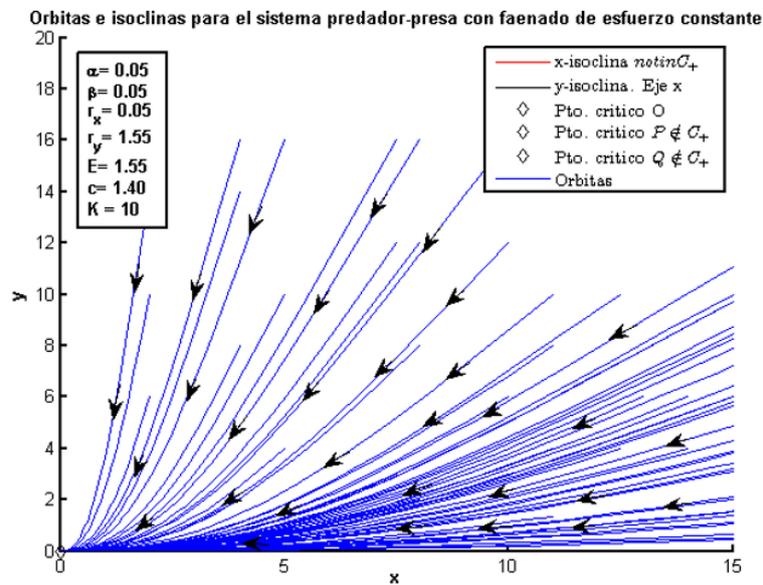


FIGURA 4.48. Caso C, ejemplo 1: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \notin C_+, P \notin C_+$.

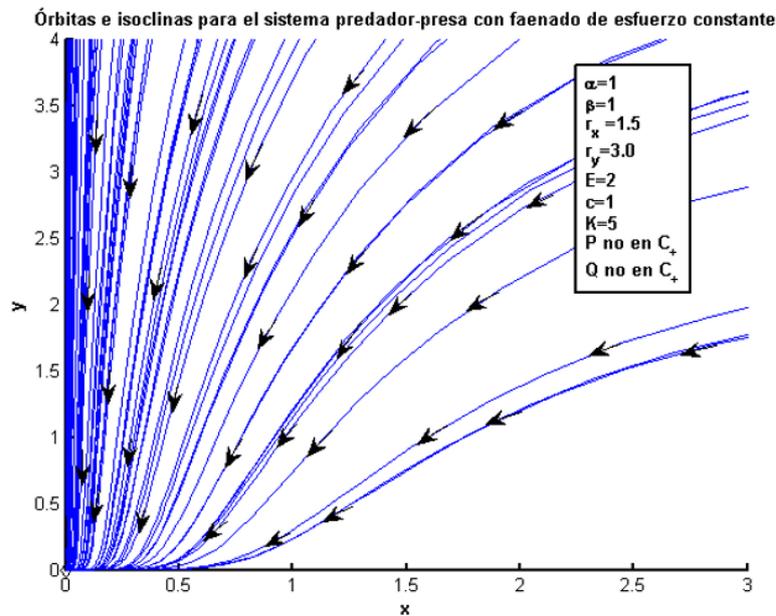


FIGURA 4.49. Caso C, ejemplo 2: órbitas e isoclinas para faenado de esfuerzo constante de ambas especies, y puntos críticos $Q \notin C_+, P \notin C_+$.

4.5. Consideraciones económicas y biológicas en relación a la optimización del faenado

Al combinar los estudios económicos con los modelos de faenado de recursos, se ha obtenido como resultado una nueva disciplina: la bioeconomía. Aquí sólo se hará un esbozo de esta materia de estudio, aprovechando para éllo modelos de pesquerías sencillos. Se introducirá además la noción del problema de control óptimo. Para un estudio más profundo, se puede utilizar el texto considerado de referencia [4].

Consideramos primeramente un modelo de pesquería de acceso abierto, en la cual no se controla la explotación de recursos. Aunque el modelo aquí presentado sólo se trata de un sistema idealizado, en cierto modo está justificado su análisis, debido a que las pesquerías no suelen estar reguladas. Ahora bien, los abusos que se producen en las pesquerías de acceso abierto suelen conducir al cumplimiento por parte de los pescadores de algunas leyes impuestas de regulación.

Se tiene en cuenta una población de peces gobernada por una ecuación diferencial de primer orden, del estilo

$$\dot{y} = F(y),$$

y que se somete a un faenado de esfuerzo constante, de tal manera que el sistema se rige por la ecuación

$$\dot{y} = F(y) - Ey.$$

El rendimiento, o faenado por unidad de tiempo es el término añadido

$$Y(E) = Ey.$$

De manera pareja a un esfuerzo constante E , existe una población de equilibrio y_∞ dada por

$$F(y_\infty) = Ey_\infty$$

para $0 \leq E \leq E^* = F'(0)$. Se puede representar $Y(E)$, en función de E , para obtener la *curva rendimiento-esfuerzo*.

En la figura 4.9 se representa la curva rendimiento-esfuerzo para un caso concreto de modelo de compensación, que crece de forma continua hacia un máximo, que es el denominado *máximo rendimiento sostenible* (MSY). Después la curva decrece de manera continua hacia cero, alcanzándolo para un esfuerzo crítico E^* . Conviene recordar, tal y como se describió en la sección

4.1.2, que para un modelo con descompensación podría existir un esfuerzo crítico E^* en el que el rendimiento caería discontinuamente a cero.

Si queremos incorporar el análisis económico a un modelo con faenado, se deben tener en cuenta los ingresos obtenidos por la venta del pescado, así como el coste derivado de la ejecución del faenado.

La hipótesis más simple consistiría en suponer que el coste de faenado C es proporcional al esfuerzo,

$$C = cE,$$

y que el precio no depende del suministro de pescado disponible para vender, esto es, que los ingresos R son un múltiplo de la cantidad faenada,

$$R = pY(E).$$

Estas suposiciones darían lugar a una *renta económica sostenible*, que se puede interpretar como el beneficio por unidad de tiempo que puede ser obtenido indefinidamente, arrojando un valor

$$R - C = pY(E) - cE.$$

Desde una perspectiva más general, se deben tener en cuenta los modelos económicos basados en la *curva de la demanda*, que es una relación funcional entre el precio de venta p y la cantidad Y disponible para la venta. Lo más razonable es tomar a p como una función no creciente de Y , o dicho de otra manera, que Y es una función no creciente de p .

Un principio básico, pero demasiado simplificado, consiste en que en una pesquería abierta el esfuerzo tiende a alcanzar un esfuerzo de equilibrio E_∞ , conocido como el *esfuerzo de equilibrio económico*, en el que la renta económica sostenible es nula. Este principio se puede describir notando que, en la situación de equilibrio bionómico se verifica $R = C$; y que $R > C$ si $E < E_\infty$, $R < C$ si $E > E_\infty$.

Para $E > E_\infty$ se tiene $R < C$, y la renta económica sostenible es negativa. Ésto se traduciría en que algunas pesquerías pierden dinero y por lo tanto salen del mercado, decreciendo por lo tanto el esfuerzo total.

Para $E < E_\infty$ se tiene $R > C$, y la pesca es rentable, atrayendo a nuevos pescadores al mercado, con un incremento consecuente del esfuerzo total. Por lo tanto, existe una tendencia a que el sistema se aproxime al equilibrio bionómico, aunque el retardo que existe entre el estado del mercado y la respuesta del esfuerzo posterior aplicado podría producir oscilaciones en torno al equilibrio.

4.5. CONSIDERACIONES ECONÓMICAS Y BIOLÓGICAS EN RELACIÓN A LA OPTIMIZACIÓN DEL FAENADO

Existen muchas simplificaciones añadibles a este principio de equilibrio bionómico. Como por ejemplo, el coste del pescado podría incluir las pérdidas derivadas de no desempeñar alguna actividad alternativa (coste de oportunidad), lo que en la práctica podría llegar a ser la componente más importante del coste de pesca. Si los costes de oportunidad fuesen incluidos en el coste total, entonces los pescadores que permanecerían en una pesquería abierta tenderían a ser aquellos que tuviesen la peores oportunidades alternativas económicas.

El equilibrio bionómico es una situación en la cual existe *sobrepesca económica*, dado que una pesquería que produjese renta económica positiva en la que el esfuerzo pesquero fuera disminuido llegaría a producir renta económica nula. Otra posibilidad es la *sobrepesca biológica*, donde $E_{\infty} > E_{MSY}$, y por lo tanto el rendimiento sostenible y la población de equilibrio son más pequeños de lo que serían si el esfuerzo fuese disminuido.

Según lo descrito en [4], la crisis mundial en las pequerías marinas es debida a que existen demasiados barcos en relación a demasiado poco pescado. Muchas pesquerías marinas padecen los efectos de la *sobrepesca de existencias* y la *sobrecapacidad de las flotas pesqueras*. A finales de los 90, se hizo evidente el resultado inevitable, cuando las capturas mundiales de pescado de procedencia marina comenzaron a disminuir. Se realizaron estudios al respecto, que demostraron un grado inesperado de *sobrefaenado*, sobre todo aplicado a las especies más grandes y valiosas.

Es claro en este caso que las fuerzas económicas, que son los principales recursos marinos, son explotados a causa de la demanda del producto. Si los ingresos obtenidos mediante la captura de pescado de una determinada población exceden los costes de tal actividad, aparece un incentivo económico para explotar dicha población. A menos que el ritmo de faenado sea controlado de alguna manera, la población puede verse eventualmente reducida en una gran cuantía. Ésto puede afectar a la productividad del recurso y reducir de manera drástica las capturas futuras, llegando en los casos extremos a extinguir la población, aunque en otros casos la población puede persistir a un bajo nivel, lo que se conoce como “*equilibrio bionómico*”.

El *equilibrio bionómico* se define como el nivel de stock con el cual los ingresos y los costes de la actividad pesquera son iguales. Se trata de un equilibrio económico porque la pesca es más beneficiosa a mayores niveles de stock y menos beneficiosa a niveles menores. Por lo tanto, el equilibrio bionómico ocasiona baja productividad, la cual pasa a depender de la relación coste-precio. Cuanto más valiosa sea la especie, y cuanto menor sea el precio para capturarla, más duramente será explotada.

Por lo tanto, el equilibrio bionómico es una situación que tiene dos defectos, por un lado bajo ritmo de capturas (o rendimiento) y baja o nula rentabilidad económica. Ambos defectos podrían ser evitados si la pesquería fuese protegida del alcance de la mencionada situación de equilibrio. Esta técnica ha sido la base de la gestión de pesquerías al menos desde hace 60 años.

La propuesta tradicional de llevar a buen puerto dicha gestión consiste primero en determinar algún nivel óptimo de faenado anual o de esfuerzo pesquero, y entonces controlar la pesca para conseguir el objetivo de no llegar al entredicho equilibrio. Sorprendentemente este modus

operandi ha fallado en la prevención de la sobrepesca.

Las dificultades de la gestión de pesquerías pueden ser resumidas en los siguientes términos: podemos imaginar un programa anual de capturas permitidas (TAC) introducido en una pesquería que ha sido previamente objeto de sobrepesca. Al principio el TAC se establece lo suficientemente bajo para permitir la recuperación de la población a un determinado nivel. Una vez que la recuperación ha ocurrido, se usa un TAC sostenible y sujeto a los necesarios ajustes anuales, ocasionados por las fluctuaciones naturales en el reclutamiento de ejemplares inmaduros a ejemplares adultos. Lo que sucede después es que como el stock de pescado está a un nivel superior al equilibrio bionómico, la actividad pesquera vuelve a ser rentable. Nuevos pescadores son atraídos entonces a la pesquería, expandiéndose la flota pesquera. Se alcanza un nuevo equilibrio, denominado “*equilibrio bionómico regulado*”, cuando los costes de operación de la flota pesquera equilibran de nuevo los ingresos. Se concluye entonces que la gestión de pesquerías basada en TAC dirige a la sobrecapacidad de las flotas pesqueras, a menos que sean tomadas las medidas adecuadas para prevenir dicha situación.

Una gran parte del actual exceso de capacidad de pesca en las pesquerías gestionadas puede ser una consecuencia económica directa del sistema de gestión en sí mismo. La sobrecapacidad aporta dificultades de gestión, ya que los pescadores necesitan grandes cantidades de capturas para obtener suficientes entradas con el objeto de conocer sus costes fijos. Cualquier ajuste del TAC hacia abajo, que es necesario con el objeto de la conservación de la especie, es indeseado por la industria pesquera. Como consecuencia, el sistema de gestión de una pesquería degenera en un tira y afloja entre los gestores y los pescadores.

El siguiente paso consiste en reducir la capacidad de exceso. Lógicamente, los pescadores no llevarán a puerto a sus barcos, hasta que hallen otras posibilidades de pesca que les reporten beneficio. Es entonces cuando los gestores de las pesquerías deciden el pago de cierta cantidad de dinero para que abandonen la pesquería, introduciéndose así un programa de retorno de barcos, los cuales son comprados por el gobierno, viéndose así reducida la presión sobre la población de pescado, y mejorándose los beneficios de los barcos que no fueron desalojados.

Lo que sucede entonces es que el programa de retorno de barcos causa la incentivación para la expansión de la flota pesquera, incentivos que permiten sólo a barcos con licencia participar activamente en la pesquería. Esta gestión de entrada limitada ha supuesto en algunos países que los barcos con licencia tiendan a incrementar su poder de pesca, proceso que se conoce como “*capital stuffing*”, lo cual podría traducirse como *relleno de capital*.

4.6. Conclusión

Tal y como se ha visto en este último capítulo, dependiendo de las condiciones de faenado aplicadas, según las que se extraen ejemplares de las poblaciones sometidas a análisis, los propios parámetros de los sistemas dinámicos influyen directamente en la naturaleza de los puntos

críticos.

Para tener una perspectiva cualitativa de la evolución de las órbitas solución de cada sistema, se requiere un estudio global de todos los puntos críticos, aunque se hallen en otros cuadrantes distintos del significativo desde el punto de vista biológico (C_+). Es decir, si bien los puntos de equilibrio fuera de C_+ no pueden aparecer en las soluciones proyectadas sobre el plano de fase, sí es cierto que atraen o repelen las trayectorias “virtualmente”. Es por ello que en estos sistemas a los que se aplica faenado se vuelven imprescindibles las simplificaciones que conllevan las linealizaciones en torno a los puntos críticos.

Resultan muy intuitivos los análisis basados en evaluación de los autovalores de la matriz jacobiana. En el caso de ser reales, los autovalores negativos en un punto crítico, significan que los autovectores asociados siguen la dirección en el plano de fase según la cual el incremento de las dos poblaciones tienen signo negativo, es decir, hacen negativa la variación de las dos poblaciones, esto es, hacen tender las órbitas hacia el punto en cuestión, siendo éste por lo tanto un sumidero. Como es lógico, si el signo es positivo, las órbitas escapan del punto crítico, pues las réplicas escaladas de la dirección que forma parte del espacio propio asociado al autovalor implican un incremento de las dos poblaciones con respecto a su valor en el punto crítico, siendo éste por lo tanto una fuente (nodo inestable). Si hay autovalores negativos y positivos a la vez, se tiene una mezcla de las dos situaciones, ya que el punto crítico (que en este caso es un punto de silla) atrae según ciertas direcciones y repele según otras, siendo por lo tanto también inestable. La interpretación conceptual de esta filosofía de análisis viene a ser el caso equivalente en dos dimensiones del concepto de estabilidad, tal y como se definió intuitivamente en la sección 1.2, donde una derivada negativa de la ley de crecimiento en un punto crítico significa estabilidad y una derivada positiva inestabilidad. Por supuesto, en el caso de que los autovalores de la matriz jacobiana fuesen nulos, sería preciso acudir a una forma cuadrática basada en la matriz hessiana, para así ver las variaciones de la función vectorial compuesta por las dos poblaciones, debidas a las derivadas de segundo orden, y parejas al término de segundo orden del desarrollo en serie de Taylor en torno al punto crítico en cuestión.

En este último capítulo se han analizado mediante la metodología de linealización distintas situaciones de faenado aplicadas a distintos modelos poblacionales, en sus dos modalidades más naturales y conocidas. Por una parte, el faenado de producción constante, y por la otra el de esfuerzo constante. En realidad, es el segundo tipo el que idealmente sería el más lógico emplear en una pesquería, dado que se extraen especímenes de las especies de acuerdo a la magnitud de la población, con lo que se garantiza en un principio la supervivencia de la especie, si ésta se halla aislada y no tiene depredadores naturales. Según se puede comprobar en las figuras 4.6, 4.7 y 4.8, si no se aplica un esfuerzo de pesca muy pronunciado, idealmente se pueden conseguir valores asintóticos para la población de la especie capturada compatibles con este régimen de pesca de manera indefinida. Ahora bien, si realizamos una representación del rendimiento frente al esfuerzo de pesca aplicado, se puede advertir, como queda reflejado en la figura 4.9, que el

óptimo del rendimiento frente al esfuerzo se obtiene para un valor de esfuerzo situado en la mediana de la curva de crecimiento (para una especie que sigue el patrón logístico), el cual se conoce como máximo rendimiento sostenible (MSY).

En este último capítulo también se ha hecho una introducción a la gran problemática que supone optimizar económica y biológicamente el faenado en una pesquería, que si bien es modelable matemáticamente hallándose ecuaciones que expresan el beneficio o renta sostenible obtenida ante un rendimiento de pesca y unos costes parejos al grado de esfuerzo pesquero, sin embargo no es tan fácil de poner en práctica, dada la presencia de demasiados factores a tener en cuenta. Estos factores tienen que ver en gran medida con la dificultad de estimar la población de una especie en un momento dado y así saber hasta qué nivel faenar, y más complicado aún, la problemática del sometimiento de la voluntad de los pescadores a distintos modos de regular la actividad pesquera, que si bien persiguen el bien común, son nefastos para la continuidad de muchos de los participantes directamente involucrados en una pesquería.



REPASO DE ECUACIONES DIFERENCIALES LINEALES

A continuación se hará una sucinta introducción a los sistemas de ecuaciones diferenciales lineales, con vistas a su aplicación en la linealización de ecuaciones diferenciales vectoriales, que se explica en (B). La mayoría de las ecuaciones diferenciales de la naturaleza son no lineales, pero las condiciones de estabilidad de sus puntos críticos se pueden estudiar en la mayor parte de los casos a partir de la estabilidad de los puntos críticos de las correspondientes ecuaciones linealizadas.

Una ecuación diferencial lineal homogénea de dimensión n toma la siguiente apariencia:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = A\bar{x}$$

donde A es una matriz cuadrada $n \times n$. La solución para este tipo de ecuación se expresa de la forma:

$$\bar{x}(t) = \bar{x}_0 e^{At} \tag{A.1}$$

Cada componente del vector dependiente del tiempo que conforma la solución de (A.1) se puede expresar mediante combinación lineal de diversas funciones, las cuales dependen de los autovalores de la matriz A . Más concretamente:

- Si un determinado autovalor λ de A es real, se toma como función $e^{\lambda t}$.
- Si el autovalor λ es complejo de la forma $\lambda = a + bi$, se toman como funciones $e^{at} \cos(bt)$ y $e^{at} \sin(bt)$.

- Si λ es un autovalor real de multiplicidad m , se toman las funciones $t^j e^{\lambda t}$, para $j = 1, 2, \dots, m$.
- Si el autovalor λ es complejo de multiplicidad m , se toman las funciones $t^j e^{at} \cos(bt)$ y $t^j e^{at} \sin(bt)$, para $j = 1, 2, \dots, m$.

Para el caso de los autovalores complejos, las funciones presentan una variación oscilante, que puede estar amortiguada si la parte real de los autovalores a es negativa.

El origen $\bar{x} = 0$ es claramente un punto crítico de (A.1), que se dice hiperbólico en las siguientes casuísticas:

- Se dice un nodo estable, o sumidero, si la parte real de todos los autovalores de A es menor que cero.
- Se dice un nodo inestable, o fuente, si la parte real de todos los autovalores de A es mayor que cero.
- Se dice un punto de silla, si la parte real de algunos autovalores es estrictamente positiva y la parte real de los restantes es estrictamente negativa.

Además de ésto, el punto crítico del origen puede, según las circunstancias, tener otras denominaciones:

- Cuando todos los autovalores tienen parte real nula, se denomina centro.
- Cuando no todos los autovalores tiene parte real nula, en el caso del espacio propio de aquéllos que tienen parte real cero el origen se denomina también centro, aunque no lo es en espacios mayores.

La periodicidad no es una característica estable de los sistemas lineales, es decir, cualquier variación en los coeficientes de la matriz A cuando ésta tiene autovalores nulos, es suficiente para que los autovalores pasen a ser no nulos y por tanto el origen pase a ser hiperbólico.

Por otra parte, cuando el origen es hiperbólico, a pesar de introducir perturbaciones pequeñas en los coeficientes, seguirá siendo hiperbólico, y por tanto esta cualidad es más estable que la periodicidad de las soluciones.

LINEALIZACIÓN DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Consideremos una ecuación no lineal de primer orden:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x}) \tag{B.1}$$

y analicémosla en un entorno de un punto $\bar{z} \in \mathbb{R}^n$. Si \bar{z} no es un punto crítico, el desarrollo de Taylor de orden cero de f en torno al punto es una constante $f(\bar{z}) \neq 0$, esto es, una línea de pendiente nula.

Si \bar{z} es un punto crítico de (B.1), las órbitas se comportan localmente según el término de primer orden del desarrollo en serie de Taylor, que se halla mediante la matriz jacobiana $D_{\bar{z}}f = A$.

$$D_{\bar{z}}f = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \vdots & & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}$$

Entonces la linealización de (B.1) en torno al punto \bar{z} queda de la forma:

$$\frac{d(\bar{x} - \bar{z})}{dt} = A(\bar{x} - \bar{z}) \tag{B.2}$$

Tenemos entonces en cuenta la ecuación:

$$\frac{d\bar{y}}{dt} = A\bar{y} \tag{B.3}$$

Esta expresión es la linealización de (B.1), practicando además un cambio de coordenadas apropiado para trasladar el punto crítico \bar{z} al origen.

Para seguir avanzando, a continuación enunciamos sin demostración el *teorema de Hartman y Grobman*.

Teorema B.1 (Teorema de Hartman y Grobman). *Si el origen es un punto crítico hiperbólico de (B.3), entonces \bar{z} , en su cualidad de punto crítico de (B.1) presenta la misma naturaleza de sumidero, fuente o silla. Más concretamente, si \bar{z} es un sumidero, entonces es un punto crítico asintóticamente estable. Si algún autovalor de A tiene parte real estrictamente positiva, entonces \bar{z} es inestable.*

El teorema de Hartman y Grobman no afirma nada en el caso no hiperbólico, y particularmente en el caso de centros. Si el origen es un punto crítico degenerado de una linealización mediante sistema de ecuaciones lineales, entonces para determinar el carácter del punto crítico \bar{z} de (B.1) se deben tener en cuenta los términos de orden superior del desarrollo de Taylor de f .



LINEALIZACIÓN DE ECUACIONES EN DIFERENCIAS DISCRETAS

Fijemos ahora nuestra atención en un sistema lineal discreto en n variables, con la forma de una ecuación de recurrencia del estilo:

$$x_{m+1} = Ax_m \tag{C.1}$$

siendo A una matriz $n \times n$ y x_m un vector de n componentes. Es trivial que el origen es un punto fijo de la anterior ecuación, y se pueden caracterizar las circunstancias en las que este punto fijo es estable:

Teorema C.1. *El origen es un punto fijo asintóticamente estable de (C.1) si y sólo si todos los autovalores de A tienen módulo menor que uno ($|\lambda| < 1$).*

Demostración. (\Rightarrow) Dado 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 concreto, si $v_0 \in U$ es un autovector de A , entonces $v_m = A^m v_0 = \lambda^m v_0$, lo que implica $\|v_m\| = |\lambda|^m \|v_0\|$. Por lo que, como $\|v_m\| \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$, se extrae que necesariamente ha de ser $|\lambda| < 1$, para todos los autovalores.

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

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

y además se sabe que:

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

Por lo tanto, como todos los elementos de la diagonal de J , que son los autovalores, tienen módulo $|\lambda| < 1$, entonces todos los elementos de J^m presentan la forma $\alpha(m) \cdot |\lambda|^{m-n}$, siendo $\alpha(m)$ un coeficiente dependiente polinómicamente de m . Entonces la suma de los módulos de los elementos de una fila o columna siguen el patrón $\beta(m) \cdot |\lambda|^{m-n}$, siendo $\beta(m)$ otro coeficiente polinómico.

Por lo tanto, $\beta(m) \cdot |\lambda|^{m-n} \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$. Esto es equivalente a decir que una de las normas subordinadas de la matriz A es menor que 1, con lo que A^m tiende a la matriz nula, cuando $m \rightarrow \infty$. Para un mayor detalle ver [9]. Se concluye pues que $x_m = A^m x_0 \rightarrow 0$, cuando $m \rightarrow \infty$, para cualquier valor de $x_0 \in U$.

□

Para sistemas discretos, existe un equivalente al teorema de Hartman y Grobman. Nos limitamos a enunciarlo:

Teorema C.2. *Si z es un punto fijo de la ecuación recurrente $x_{m+1} = f(x_m)$, y z es hiperbólico (nodo estable, nodo inestable o punto de silla), lo que equivale a decir que ningún autovalor tiene módulo cero o uno, entonces la naturaleza 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 la misma.*

Mediante el uso de este teorema se pueden comparar los comportamientos asintóticos de una ecuación diferencial $\frac{dx}{dt} = f(x)$ y de una ecuación en diferencias que se corresponde con la anterior, más concretamente el conocido esquema de Euler:

$$x_{m+1} = x_m + hf(x_m).$$

Este esquema establece que el incremento $x_{m+1} - x_m$ tiene la misma dirección que el campo de pendientes, $f(x_m)$. Si z es un punto crítico de la ecuación diferencial, $f(z) = 0$, podemos calcular la matriz jacobiana $A = D_z f$ y trasladar mediante un cambio de coordenadas el punto crítico al origen. Si entonces linealizamos las dos ecuaciones, la ecuación diferencial y la ecuación en diferencias, obtenemos:

$$\frac{dy}{dt} = Ay \tag{C.2}$$

$$y_{m+1} = y_m + hAy_m = (I + hA)y_m \tag{C.3}$$

Por lo tanto, sabemos que el origen es estable en (C.2) si y solamente si todos los autovalores λ

de A poseen parte real negativa. Los autovalores de $I + hA$ son $1 + h\lambda$. Si le pedimos a (C.3) que presente estabilidad en el origen, se debe cumplir $|1 + h\lambda| < 1$, lo cual implica $|\lambda - (-\frac{1}{h})| < \frac{1}{h}$. Por lo tanto, λ debe hallarse en el interior del círculo con centro en $(-\frac{1}{h}, 0)$ y radio $\frac{1}{h}$.

La conclusión de este razonamiento es que la condición de estabilidad para (C.3) es más restrictiva que para (C.2). Aún siendo el origen estable para (C.2), puede sin embargo no ser estable para (C.3), y se puede llegar a comprobar que se obtiene a menudo explosión de población, frecuentemente emparejada con bifurcaciones (duplicaciones de periodo).



ENFOQUE ANALÍTICO VS. ENFOQUE GEOMÉTRICO EN EL SISTEMA PREDADOR-PRESA CON FAENADO (4.13)

Dada la ecuación de tercer grado pareja a los puntos críticos del sistema (4.13),

$$-\frac{r_x\beta}{K}x^3 + \left(\beta r_x + \frac{r_x r_y}{K}\right)x^2 - (\alpha H_y + \beta H_x + r_x r_y)x + H_x r_y = 0, \quad (\text{D.1})$$

el análisis por linealización en los puntos de equilibrio requeriría en primera instancia, para un estudio general, del cálculo analítico de dichos puntos críticos. Pero el mencionado cálculo sería excesivamente complicado. Además, dicha resolución no arrojaría nada de luz a la interpretación cualitativa, por quedar todo reducido a complicadas expresiones algebraicas a las que no se les podría encontrar ningún significado. Para dejar constancia de lo que se complicaría este cálculo en función de los parámetros, con vistas a linealización y análisis de estabilidad posterior en función de los valores de los mismos, se ha incluido este apéndice.

Un enfoque analítico del problema nos llevaría en primer lugar a resolver la ecuación cúbica (D.1) en función de los parámetros del sistema. Pero el hecho de que como mucho existen dos puntos críticos en C_+ para el sistema (4.13), que resulta obvio mediante el enfoque geométrico (sabiendo que los parámetros del sistema son positivos), así como el hecho de que en el enfoque analítico las raíces de la ecuación cúbica arrastrando los parámetros del sistema en su expresión algebraica, intervendrían en un proceso (linealización) cuya razón de ser es precisamente simplificar las cosas, convierte el enfoque analítico en descartable y menos práctico, en tanto en cuanto las expresiones de los puntos críticos para este caso, en función de los parámetros, empleadas después en la matriz jacobiana, no arrojan ninguna luz sobre su estabilidad desde el punto de vista intuitivo y son muy poco manejables.

Si optásemos por un análisis por linealización deberíamos primero resolver (D.1), mediante el método de Cardano.

Para ello, se partiría de la *forma normal* de (D.1), considerando:

$$Ax^3 + Bx^2 + Cx + D = 0$$

$$A = -\frac{r_x \beta}{K}$$

$$B = \beta r_x + \frac{r_x r_y}{K}$$

$$C = -(\alpha H_y + \beta H_x + r_x r_y)$$

$$D = H_x r_y$$

Dividiendo la ecuación de partida por A se obtiene

$$x^3 + ax^2 + bx + c = 0$$

$$a = -\frac{\beta r_x + \frac{r_x r_y}{K}}{\frac{r_x \beta}{K}}$$

$$b = \frac{(\alpha H_y + \beta H_x + r_x r_y)}{\frac{r_x \beta}{K}}$$

$$c = -\frac{H_x r_y}{\frac{r_x \beta}{K}}$$

Sustituyendo $x = z - \frac{a}{3}$ se elimina de la *forma normal* el término cuadrático y se obtiene la *forma reducida*:

$$z^3 + pz + q = 0$$

$$p = b - \frac{a^2}{3}$$

$$q = \frac{2a^3}{27} - \frac{ab}{3} + c$$

El discriminante Δ es el número que nos permite saber el número de raíces reales de la ecuación cúbica

$$\Delta = q^2 + \frac{4}{27}p^3$$

1. Si $\Delta > 0$, la ecuación tiene una solución real y dos complejas, respondiendo la solución real a la siguiente expresión

$$z_0 = \sqrt[3]{\frac{-q + \sqrt{\Delta}}{2}} + \sqrt[3]{\frac{-q - \sqrt{\Delta}}{2}}$$

2. Si $\Delta = 0$, la ecuación tiene dos soluciones reales, una simple y una doble, que responden a las siguientes expresiones

$$\begin{cases} z_0 = \frac{3q}{p} \\ z_1 = \frac{-3q}{2p} \end{cases}$$

3. Si $\Delta < 0$, la ecuación posee entonces tres soluciones reales, que se pueden poner cada una de ellas como suma de dos complejos conjugados en función de u :

$$u = \sqrt[3]{\frac{-q + i\sqrt{|\Delta|}}{2}}, \text{ con } k \in \{0, 1, 2\}$$

$$\begin{cases} j = -\frac{1}{2} + i\frac{\sqrt{3}}{2} = e^{i\frac{2\pi}{3}} z_0 = u + \bar{u} \\ z_1 = ju + \bar{j}\bar{u} \\ z_2 = j^2u + j^2\bar{u} \end{cases}$$

En este caso las soluciones se escriben en forma real usando trigonometría, obteniendo las expresiones:

$$z_k = 2\sqrt{\frac{-p}{3}} \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{-q}{2} \sqrt{\frac{27}{-p^3}}\right) + \frac{2k\pi}{3}\right), \text{ con } k=0,1,2. \quad (\text{D.2})$$

Finalmente, una vez hallados los valores de z_k que correspondan a cada caso, se obtendrán las raíces con el cambio de variable

$$x_k = z_k + \frac{K\beta r_x + r_x r_y}{3\beta r_x} \quad (\text{D.3})$$

De este modo se hallaría una expresión (muy compleja formalmente) de la abscisa en el plano de fase (población de presas) de los puntos críticos del sistema (4.13) en función de los parámetros de las dos ecuaciones diferenciales. Sería preciso quedarnos únicamente con aquellos puntos críticos significativos desde el punto de vista biológico, es decir, los que se encuentran en el cuadrante positivo C_+ del plano de fase, que analíticamente no son obvios, y los cálculos se complicarían aún mucho más para el cálculo de autovalores de la matriz jacobiana particularizada en los mismos, por lo que esta estrategia se desestima por su complicación inherente y su carencia de practicidad de cara al estudio del análisis de estabilidad de (4.13), quedando justificado de este modo un análisis geométrico-cualitativo tal y como se ha efectuado en 4.4.1.



EJEMPLOS DE CÓDIGO FUENTE EN MATLAB UTILIZADO EN LAS SIMULACIONES

En este apéndice se presenta el código fuente desarrollado en el entorno de programación *Matlab* para la obtención de algunas de las simulaciones numéricas con las que se han generado las figuras de este trabajo. En el lenguaje *Matlab* existen muchas funciones “de fábrica” que implementan algoritmos de cálculo numérico con distintas finalidades. Estas funciones son programas que pueden ser llamados desde la línea de comandos, pasándoles determinados parámetros, con los que se obtienen los resultados de cada problema particular. El usuario también puede desarrollar funciones “ad hoc” para solucionar mediante un algoritmo propio algún problema que no cubran las funciones mencionadas. Y para desarrollar estas nuevas utilidades puede utilizar cualesquiera invocaciones a las funciones “de fábrica”. Es decir, *Matlab* provee de potentes programas, que son las herramientas para confeccionar nuestros desarrollos personales.

Un ejemplo de función de “fábrica” es la función *ode45*, que ha sido ampliamente usada durante la confección de este TFM. Esta función implementa el método numérico de *Runge-Kutta* para la resolución de ecuaciones diferenciales vectoriales. A continuación muestro el código fuente de la función *sistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte.m* que he desarrollado utilizando esta metodología.

```
function sistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte ()
```

```
% Definición de parámetros del sistema
```

```
alpha= 0.12;
```

APÉNDICE E. EJEMPLOS DE CÓDIGO FUENTE EN MATLAB UTILIZADO EN LAS SIMULACIONES

```
beta= 0.05;
r1= 1.2;
r2= 1.5;
Hx= 2;
Hy= 3;
K = 10;
Tmax=1500;

% Resolución de la ecuación cúbica pareja a los ptos. críticos

A=(-r1*beta)/K;
B=(beta*r1+r1*r2/K);
C=-((Hy+Hx*beta/alpha+r2*r1/alpha)*alpha);
D=(Hx*r2);
a=B/A;
b=C/A;
c=D/A;
p=b-(a^3)/3;
q=(2*a^3)/27-(a*b)/3 + c;
Delta=q^2+(4/27)*p^3
t=sym('t');
r=solve(A*t^3 + B*t^2 - C*t + D == 0)

% Representación de las isoclinas y de sus asíntotas

x=0:0.05:30;
y1=(1/alpha)*(r1-(r1/K)*x-Hx*ones(1,length(x))./x);
asin=(r1/alpha)*(1-x*(1/K));
y2=Hy*(ones(1,length(x))./(beta*x-r2*ones(1,length(x))));
hold on;
figure(1)
axis([0,30,0,20]);
plot(x,y1,'r-',x,y2,'m-',x,asin,'k-.');

% Representación de las órbitas para distintas condiciones iniciales

[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[0.25,1]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
```

```

[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [11, 1.35]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [11,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [19,5]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [19,15]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [2,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [2,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [2,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [5,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [5,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [7.5,12]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [7.5,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [10,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [10,12]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [10,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [12.5,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [12.5,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [15,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [15,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [15,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));

```

APÉNDICE E. EJEMPLOS DE CÓDIGO FUENTE EN MATLAB UTILIZADO EN LAS SIMULACIONES

```
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[17.5,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[17.5,12]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[22.5,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[22.5,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[4,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[4,8]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[4,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[4,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[8,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[8,8]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[8,12]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[8,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[2,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[25,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[25,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[25,18]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[11,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[11,8]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[13,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
```

```

[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [14,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [14,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [17.5,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [22,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [27.5,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [27.5,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [27.5,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [27.5,18]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,18]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [30,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [25,12]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [25,16]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [25,8]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [25,1]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte, [0:0.05:Tmax], [22.5,1]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));

```

APÉNDICE E. EJEMPLOS DE CÓDIGO FUENTE EN MATLAB UTILIZADO EN LAS SIMULACIONES

```
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[22.5,6]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[22.5,10]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[22.5,14]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[5,4]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[7.5,3]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[10,3]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));
[T,Y] = ode45(@funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte,[0:0.05:Tmax],[21,2]);
plot(Y(:,1),Y(:,2));

hold off;

end
```

En la anterior función, creada para la resolución de un caso particular presentado en este TFM, más concretamente el sistema de ecuaciones (4.13) (sistema predador-presa con faenado de producción constante aplicado a ambas especies), se hace uso a su vez de otra función desarrollada “ad hoc”, más concretamente, *funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte.m*, que está construida con el siguiente código fuente:

```
function dy = funcSistemaPredadorPresaFaenadoDobleCte(t,y)

% Definición de parámetros del sistema

alpha= 0.12;
beta= 0.05;
r1= 1.2;
r2= 1.5;
Hx= 2;
Hy= 3;
K = 10;
```

```
% Definición de las dos ecuaciones diferenciales del sistema
```

```
dy = zeros(2,1);  
dy(1) = r1*y(1)*(1-y(1)/K)-alpha*y(1)*y(2) - Hx;  
dy(2) = -r2*y(2) + beta*y(1)*y(2) - Hy;  
  
end
```

Para la confección de este TFM se han desarrollado bloques de código *Matlab* contenidos en funciones para resolver todos los ejemplos. Una simulación en la que se ha tenido que recurrir a programar un algoritmo de recurrencia, sin el empleo de funciones subsidiarias, es la del estudio de la evolución de la población de ballenas antárticas (en ausencia de predadores naturales, con estructura de edades, y siguiendo condiciones de reclutamiento de ejemplares inmaduros a adultos según una determinada ley, basado en el patrón de crecimiento logístico), ecuación (1.16). El código fuente de esta función es el que sigue, y está contenido en la función *ballenasAntarticas.m*.

```
function ballenasAntarticas ()  
  
% Definición de los parámetros  
  
r=0.12;  
a=0.96;  
K=600000;  
  
% Condiciones iniciales  
  
x1=350;  
x2=a*x1;  
x3=a*x2+r*x1*(1-x1/K);  
x=[x1 x2 x3];  
  
% Obtención recurrente de la población de ballenas adultas  
% en función del reclutamiento y de la ley logística  
  
for i=4:1:150  
    xi=a*x(i-1)+r*x(i-2)*(1-x(i-2)/K);  
    x = [x xi];  
end
```

APÉNDICE E. EJEMPLOS DE CÓDIGO FUENTE EN MATLAB UTILIZADO EN LAS SIMULACIONES

```
end

% Representación de las primeras 150 generaciones obtenidas

figure(1)
stem(1:1:150,x);

end
```

CONCLUSIONES

Las principales conclusiones que se pueden extraer como resultado de la realización de este TFM son las que siguen:

- Como todos los puntos críticos parejos a un sistema de ecuaciones diferenciales tienen influencia en el comportamiento de las órbitas en el espacio de fase, y a pesar de que los ecosistemas o biotopos tienen solamente sentido con poblaciones de las especies cuantitativamente mayores que cero, resulta imprescindible la catalogación de todos los puntos críticos según su naturaleza relativa a la estabilidad, así como la representación gráfica de las isoclinas, para el análisis cualitativo de un sistema dinámico similar a los tratados en el presente TFM. Ésto es así, dado que los puntos críticos fuera del cuadrante positivo influyen “virtualmente” en lo que sucede en C_+ , siempre y cuando C_+ no sea “invariante”, esto es, si existen soluciones $(x(t), y(t))$ que “entran” o “salen” de dicho cuadrante, como se puede apreciar en los casos tratados en las figuras 4.13 y 4.17. Tal cosa no sucede en los sistemas del capítulo 2, y también en los sistemas (4.5) y (4.9), por ejemplo, ya que los semiejes $x > 0$ e $y > 0$ son órbitas del sistema. En estos casos no hay influencia de otros cuadrantes sobre C_+ , porque por la unicidad de las soluciones ninguna órbita puede entrar o salir del cuadrante positivo, dada la naturaleza de los mencionados semiejes.

Existen además sistemas de gran dificultad de manipulación algebraica, como el tratado en la sección 4.4.1. En este caso en concreto, para poder linealizar en torno a los puntos críticos, hay que conocer primeramente la expresión de sus coordenadas, que es muy difícil de manejar operativamente, dado que sus valores de abscisa se corresponden con las soluciones de una ecuación cúbica, y por lo tanto resulta intratable la propia linealización, al arrastrar complicadas ecuaciones en las que participan los parámetros del sistema, y que resultan “mudas” al no ofrecernos información alguna de lo que sucede en C_+ . Ésto por sí solo ya justifica un enfoque geométrico cualitativo alternativo, al estilo de los desarrollados en las figuras 4.13, 4.15 ó 4.17. Mediante un enfoque geométrico, basta con representar gráficamente las isoclinas, obteniendo así de paso sus puntos de corte (puntos críticos), cuyo valor se desconoce (lo cual no afecta a un estudio cualitativo), y aplicar el hecho de que, al traspasar una isoclina para una determinada variable, cambia el signo de la componente

según esa variable del vector tangente a las órbitas, al menos en los casos tratados en este TFM. Como se indicó anteriormente podrían suceder otras situaciones para las cuales se precisa mayor atención por no haber cambio de signo. Además, se tiene en cuenta que sobre las propias isoclinas los vectores tangentes a las órbitas son horizontales o verticales. Todo ésto ya da una gran cantidad de información acerca de la variabilidad local de las órbitas en cada una de las áreas del plano (para ecosistemas con 2 especies) en las que queda dividido éste por las propias isoclinas y sus intersecciones. De este modo, basta con partir de las ecuaciones diferenciales, y de la expresión algebraica de las isoclinas, para así representarlas y poder obtenerse un “retrato de fase” del problema, que da cuenta de cómo se comportan las trayectorias en cada lugar del plano.

- Para el análisis de sistemas de ecuaciones diferenciales, que reflejen el comportamiento de alguna dinámica poblacional, resulta casi indispensable el análisis por linealización en la vecindad de los puntos críticos, ya que, siempre que no existan autovalores nulos, proveen de la información necesaria para catalogar dichos puntos según sus condiciones de estabilidad, y así conocer el comportamiento de las órbitas al pasar por zonas en el espacio de fase próximas a ellos.

En el caso de que alguno de los autovalores tenga parte real nula, la linealización no podrá aportar ninguna luz sobre el particular. En ese caso cabría esperar que la matriz Hessiana, con su forma cuadrática asociada, que representa el término de grado 2 del desarrollo en serie de Taylor en torno al punto crítico, podría mostrar la naturaleza del punto bajo estudio. Podría incluso intuirse que, como condiciones suficientes, si la mencionada matriz es definida positiva, ello implicaría que el punto tuviese naturaleza inestable, y que si fuese definida negativa todo lo contrario, es decir, naturaleza estable. Serían, eso sí, condiciones muy restrictivas para la matriz Hessiana y en principio no tienen por qué ser necesarias. Ésto por sí solo ya nos bastaría para abandonar esta argumentación. Aunque también, y con mayor peso, en ese caso el análisis no sería tan sencillo como lo que la intuición dicta, puesto que el comportamiento según la(s) dirección(es) del autovalor con parte real nula conformaría el aspecto determinante de la tipología del punto crítico bajo análisis. Más específicamente, sería preciso obtener una variedad tangente al espacio propio asociado a los valores propios con parte real nula. La prueba de la existencia de dicha variedad ya sería un aspecto a estudiar, para el que existen sólo condiciones muy generales. Y el cálculo de su expresión exacta sería muy difícil de obtener.

El proceso a seguir consistiría en convertir, con los cambios de variable oportunos, la matriz Hessiana en su versión más simplificada posible, esto es, diagonalizarla. Sin embargo, el problema que se presenta es que normalmente el uso de la matriz Hessiana no es suficiente, dado que la restricción del sistema a la variedad central raramente tiene todos los términos de segundo orden, y podrían existir términos de órdenes superiores (de 3 en adelante) que fuesen los verdaderamente significativos para el comportamiento de la variación de las

órbitas en torno al punto crítico en cuestión, es decir, relevantes para el análisis de la estabilidad del punto crítico bajo análisis. Se tendría que recurrir, por tanto, al empleo de formas normales y de variedades centrales, lo cual escapa del contexto de este TFM, aunque sí es posible añadir aquí las citas de algunos trabajos que tratan esta temática, [13] y [6].

- Un incremento del esfuerzo de pesca aplicado a una especie que siga la ley de crecimiento logística, será positivo tanto desde el punto de vista biológico como económico, siempre y cuando no se rebase el límite marcado por el rendimiento máximo sostenible (MSY). Para valores de esfuerzo de faenado aplicados mayores, la población tenderá a ser cuantitativamente baja, por lo que, aún empleando un esfuerzo pesquero elevado, el rendimiento disminuirá en relación al MSY, y por otra parte, existirá peligro de extinción de la población, si el esfuerzo se sigue incrementando. Económicamente no resultará rentable, por reducirse el beneficio y alcanzarse un “equilibrio bionómico”. Además, ante la carestía de la especie de interés, será preciso llevar a cabo una regulación de la actividad pesquera, que implica actuar sobre la voluntad de los pescadores, lo cual es muy difícil de poner en práctica.

Por el contrario, cuando se faena por debajo del MSY, a pesar de que estará garantizada la supervivencia de la especie, también es cierto que el rendimiento económico será bajo, por las implicaciones de menor número de especímenes capturados. Las figuras 4.6, 4.7 y 4.8 prueban gráficamente que cuanto mayor es el esfuerzo aplicado, tanto menor es la población de equilibrio al aplicar esfuerzo constante, con el riesgo de extinción de la especie. Por otra parte, la tendencia natural ante la carestía es el aumento del esfuerzo pesquero, por lo que se aprecia claramente que es indispensable, aunque difícil de implementar, la puesta en práctica de una regulación por parte de las entidades y actores involucrados.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Baigent, S., *Lotka-Volterra Dynamics - An introduction*, University College, London, 2010. (http://www.ltcc.ac.uk/courses/BioMathematics/LTCC_LV2010.pdf).
- [2] Brauer, F., Castillo-Chavez, C., *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, 2nd Ed., Texts in Applied Mathematics vol.40, Springer, New York, 2012.
- [3] Cano, A., *Sistemas de Lotka-Volterra en Dinámica de Poblaciones*, TFM, Máster de Matemáticas Avanzadas UNED, 2011.
- [4] Clark, C. W., *The Worldwide Crisis in Fisheries: Economic Models and Human Behavior*, Cambridge University Press, Cambridge, 2006.
- [5] De Roos, A. M., *Modeling Population Dynamics*, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, 2013.
- [6] Guckenheimer, J., Holmes, P., *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Applied Mathematical Sciences vol. 42, Springer-Verlag New York, 1983.
- [7] Hofbauer, J., Sigmund, K., *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [8] Malthus, T. R., *An Essay on the Principle of Population*, 1798.
- [9] Moreno, C., *Apuntes de la Asignatura de Cálculo Numérico I*, Máster de Matemáticas Avanzadas de la UNED, 2008.
- [10] Perko, L., *Differential Equations and Dynamical Systems*, 3rd Ed., Applied Mathematical Sciences vol. 7, Springer, New York, 2001.
- [11] Steele, J., *The Cauchy-Schwarz Master Class*, Cambridge University Press, Cambridge, 2004.
- [12] Takeuchi, Y., *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*, World Scientific, Singapore, 1966.

BIBLIOGRAFÍA

- [13] Vanderbauwhede, A., *Centre Manifolds, Normal Forms, and Elementary Bifurcations*, en: Kirchgraber, U., Walther, H. O. (Eds): *Dynamics Reported, volume 2*, Teubner / Wiley, Stuttgart, 1989.
- [14] Verhulst, F., *Nonlinear Diff. Equations and Dynamical Systems*, Springer, 1990.
- [15] Verhulst, P. F., *Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement*, *Corresp. Math. Phys.*, 10, 1838.