

Modelos dinámicos de poblaciones simples y de sistemas depredador-presa

Guruprasad Samanta

Permanent address: Department of Mathematics,
Bengal Engineering and Science University,
Shibpur, Howrah-711103, India
gpsamanta@math.becs.ac.in

Ricardo Gómez Aíza

Instituto de Matemáticas de la
Universidad Nacional Autónoma de México
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria
C.P. 04510, México D.F., México
rgomez@im.unam.mx

Resumen

En este artículo describiremos el comportamiento dinámico de los modelos matemáticos básicos de poblaciones simples y de sistemas de dos especies depredador-presa interactuando. El primer modelo matemático de estos sistemas fue concebido por Lotka y de manera independiente por Volterra alrededor de 1925. Este modelo es uno de los puntos de partida de la ecología matemática. Tiene dos puntos (o estados) de equilibrio, uno es trivial y el otro es no trivial (o de coexistencia). El estado de equilibrio trivial siempre es inestable y el no-trivial es localmente estable pero no es localmente asintóticamente estable, lo cual ocurre debido a que este modelo no posee un mecanismo para estabilizar (asintóticamente) la posición de equilibrio de coexistencia. Discutiremos también los efectos de la competencia intraespecífica entre la población de presas así como diversas versiones y posibles modificaciones de este modelo.

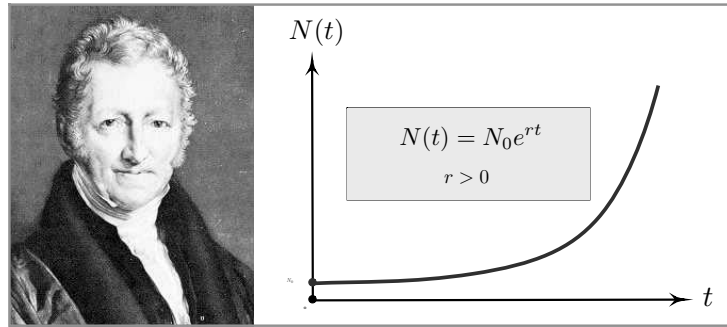


Figura 1. El clérigo inglés Thomas Robert Malthus (1766–1834) propuso el modelo exponencial de crecimiento de poblaciones alrededor del año 1798. La gráfica muestra una curva de crecimiento exponencial.

1. Introducción

1.1 El modelo de crecimiento de población de Malthus

Thomas Robert Malthus (1766–1834) fue uno de los primeros investigadores en estudiar la dinámica de poblaciones. Él propuso, alrededor de 1798, un modelo matemático de crecimiento de poblaciones basado en la idea de que «la tasa per cápita de crecimiento de una población es directamente proporcional a su tamaño». Su modelo, aunque simple, ha sido la base de muchos modelos de crecimiento de poblaciones biológicas. El modelo de Malthus se puede describir en términos del tiempo como variable continua por la ecuación diferencial

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = b - d = r \quad (1)$$

donde $N = N(t)$ denota la densidad o tamaño de la población de una especie al tiempo t y los parámetros $b > 0$ y $d > 0$ son las tasas per cápita de nacimiento y muerte respectivamente, las cuales suponemos que son constantes, de forma que $r \in \mathbb{R}$ es la tasa per cápita neta de crecimiento de la población. De la ecuación (1) obtenemos

$$\int_{t=0}^t \frac{dN}{N} = \int_{t=0}^t r dt \implies N(t) = N_0 e^{rt}, \quad (2)$$

donde $N_0 = N(0)$ es el tamaño inicial de la población (al tiempo $t = 0$). Dada la forma de la solución, el modelo de Malthus es conocido como «crecimiento exponencial» (ver figura 1). El comportamiento de la población será distinto según los valores de las tasas per cápita de nacimiento y muerte:

1. Si la tasa per cápita de nacimiento es mayor que la tasa per cápita de muerte, i. e. $b > d$, entonces $r > 0$ y por lo tanto $N(t) \rightarrow \infty$ si

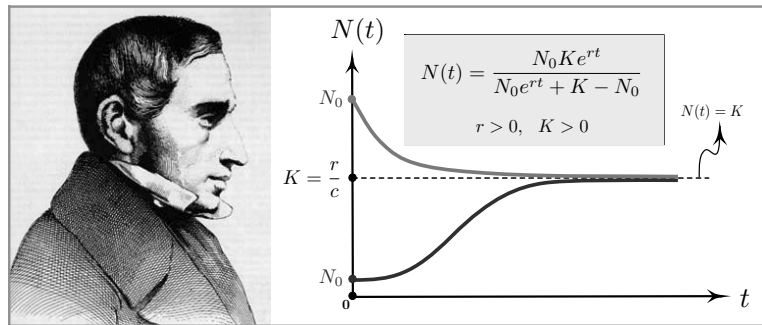


Figura 2. Pierre Francois Verhulst (1804-1849) modificó el modelo de Malthus en 1838, introduciendo un término inhibitor. La gráfica muestra las curvas de crecimiento del modelo logístico.

$t \rightarrow \infty$, es decir, el tamaño de la población crecerá arbitrariamente al pasar el tiempo (en forma exponencial).

2. Si las tasas per cápita de nacimiento y muerte coinciden, i. e. $b = d$, entonces $r = 0$ y por lo tanto $N(t) = N(0)$ en todo momento $t > 0$, es decir, el tamaño de la población permanecerá constante a lo largo del tiempo.
3. Si la tasa per cápita de nacimiento es menor que la tasa per cápita de muerte, i. e. $b < d$, entonces $r < 0$ y por lo tanto $N(t) \rightarrow 0$ si $t \rightarrow \infty$, es decir, el tamaño de la población irá disminuyendo arbitrariamente al pasar el tiempo, de forma que en este caso la población tiende hacia la extinción.

Los casos 2 y 3 son realistas, sin embargo el caso 1 no lo es ya que al crecer la población debe aumentar la demanda de recursos como comida, agua, etc., sin embargo, en la práctica, los recursos son limitados y no pueden aumentar arbitrariamente y a la par con un crecimiento arbitrario de la población.

1.2 El modelo logístico de crecimiento de poblaciones

Cuarenta años más tarde, en 1838, el matemático belga Pierre Francois Verhulst (1804-1849) modificó el caso 1 al introducir un término inhibitor en la ecuación (1), el cual es proporcional al tamaño de la población $N(t)$, para así tomar en cuenta la competencia entre los miembros de la población por los recursos (agua, comida, etc.), los cuales no estarán disponibles en cantidades ilimitadas. El modelo de Verhulst se puede describir en términos del tiempo como variable continua por la ecuación diferencial

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r - cN \quad (r > 0, \quad c > 0) \tag{3}$$

donde nuevamente $N = N(t)$ denota la densidad o tamaño de la población de una especie al tiempo t y el término cN corresponde a la *competencia intraespecífica* de la población ($c > 0$ es una constante).

Como en el modelo de Malthus, el modelo de Verhulst incluye una tasa per cápita de crecimiento $r > 0$ (positiva porque se enmarca en el caso 1 descrito anteriormente) que representa la tasa per cápita de crecimiento neta a la que la población crecería en ausencia de competencia intraespecífica (i. e. si $c = 0$). El modelo de Verhulst se conoce también como el «modelo logístico de crecimiento de poblaciones».

Separando variables e integrando, obtenemos, después de algunas simplificaciones, la solución de la ecuación (3):

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{N_0 e^{rt} + K - N_0} = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}},$$

donde $K = \frac{r}{c}$, de forma que $N(t) \rightarrow K$ si $t \rightarrow \infty$ (ya que $r > 0$).

La ecuación logística y su solución ocurren en diversos campos. La función logística (i. e. $N(t)$) se conoce también como *función sigmoide* y su gráfica es una curva sigmoidea conocida como *curva S* (ver figura 2). La constante K se conoce como la *capacidad de carga* del hábitat de la especie. Desde el punto de vista biológico, la característica que falta en el modelo de Malthus es el concepto de capacidad de carga. Al crecer el tamaño de una población disminuye la capacidad del medio ambiente de albergarla debido a que la disponibilidad per cápita de la comida disminuye, los desperdicios aumentan y se acumulan, y en consecuencia las tasas de nacimiento tienden a decrecer mientras que las tasas de muerte tienden a aumentar. La capacidad de carga es el nivel de población en el que las tasas de nacimiento y muerte coinciden, resultando en un tamaño poblacional estable a lo largo del tiempo.

El modelo logístico de crecimiento de población (3) también puede escribirse como

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (r > 0, \quad K > 0). \quad (4)$$

La ley logística describe muy bien el crecimiento de una colonia de bacterias en un medio nutriente. Esta ley también ha sido utilizada para ajustar poblaciones humanas. Las siguientes suposiciones son intrínsecas al modelo logístico:

- La población está uniformemente distribuida en el hábitat. Entonces la densidad de población (i. e. el tamaño de la población por unidad de área) no varía con la posición pero sí con el tiempo.
- No hay migración. La población cambia únicamente debido al nacimiento y muerte de los individuos.

Observemos también lo siguiente:

- Si $N_0 \neq K$, entonces $N(t)$ no puede cruzar la línea recta $N = K$.
- Si $N_0 = K = \frac{r}{c}$, entonces la solución es la función $N(t) = N_0 = K$ para toda t (tómese $N = K$ en (3) o en (4)).
- Desde el punto de vista biológico, poblaciones negativas no tienen sentido.

Definición 1.1. Consideremos una ecuación diferencial autónoma, ordinaria de primer orden

$$\frac{dN}{dt} = f(N). \tag{5}$$

1. Una solución constante $N(t) = C$ de (5) se llama *punto de equilibrio* (o *estacionario*). Un punto de equilibrio corresponde a $\frac{dN}{dt} = f(N) = 0$.
2. Un punto de equilibrio C es *estable* si $N(t) \rightarrow C$ si $t \rightarrow \infty$, para toda condición inicial $N(0)$.
3. Si un punto de equilibrio no es estable, entonces es *inestable*.

El sistema descrito por la ecuación diferencial (3) (o (4)) tiene dos puntos de equilibrio:

- $N = 0$ es un punto de equilibrio inestable.
- $N = K = \frac{r}{c}$ es un punto de equilibrio estable.

2. El modelo depredador-presa de Lotka-Volterra

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

1. Los conejos tienen una cantidad ilimitada de comida y por lo tanto, en ausencia de zorros, la densidad de conejos $N_1 = N_1(t)$ al tiempo t crecerá exponencialmente (ley de Malthus), es decir, $\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1$, con $r_1 > 0$.
2. En presencia de zorros, $N_1(t)$ es decreciente debido al consumo de los zorros a una tasa proporcional a $N_1 N_2$, donde $N_2 = N_2(t)$ denota la densidad de zorros al tiempo t . Por lo tanto $\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - b_1 N_1 N_2$, donde $r_1 > 0$ y $b_1 > 0$ son constantes. Aquí $b_1 N_1$ representa la densidad de especies presa consumidas por especies

depredador en una unidad de tiempo y se conoce como la *respuesta funcional del depredador* (o también como la *respuesta funcional de Volterra* o la *respuesta Holling tipo I*) sobre la presa.

3. En ausencia de conejos, la densidad de zorros $N_2(t)$ decrecerá exponencialmente a cero (extinción), i. e. $\frac{dN_2}{dt} = -r_2N_2$, donde $r_2 > 0$ es una constante. Esto es porque si la población de zorros se queda aislada, es decir sin presas para su alimento (los conejos), entonces morirán más rápido de lo que podrán reproducirse, y experimentarán un decrecimiento poblacional exponencial.
4. En presencia de conejos, la densidad de zorros $N_2(t)$ aumentará con una tasa de crecimiento proporcional a N_1N_2 , es decir, proporcional al número de encuentros entre zorros y conejos. Junto con el inciso anterior 3 obtenemos $\frac{dN_2}{dt} = -r_2N_2 + b_2N_1N_2$, con $r_2 > 0$ y $b_2 > 0$ constantes. Aquí $\frac{b_2}{b_1}$ es llamado el *factor de conversión* y claramente $0 < \frac{b_2}{b_1} < 1$, de forma que $0 < b_2 < b_1$.

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

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1N_1 - b_1N_1N_2 = b_1N_1 \left(\frac{r_1}{b_1} - N_2 \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= -r_2N_2 + b_2N_1N_2 = b_2N_2 \left(-\frac{r_2}{b_2} + N_1 \right)\end{aligned}\tag{6}$$

El sistema anterior está conformado por un par de ecuaciones diferenciales cuadráticas y no posee una solución analítica general. Sin embargo, dados los parámetros r_1 , r_2 , b_1 y b_2 así como las condiciones iniciales $N_1(0) = N_{10}$ y $N_2(0) = N_{20}$, podemos realizar una integración numérica para aproximar la solución.

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

2.1 Trayectorias

Del sistema (6) obtenemos

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{N_2(b_2N_1 - r_2)}{N_1(r_1 - b_1N_2)}.\tag{7}$$

Hacemos separación de variables e integramos para así obtener

$$\int_{t=0}^t \frac{1}{N_2} (r_1 - b_1N_2) dN_2 = \int_{t=0}^t \frac{1}{N_1} (b_2N_1 - r_2) dN_1.$$

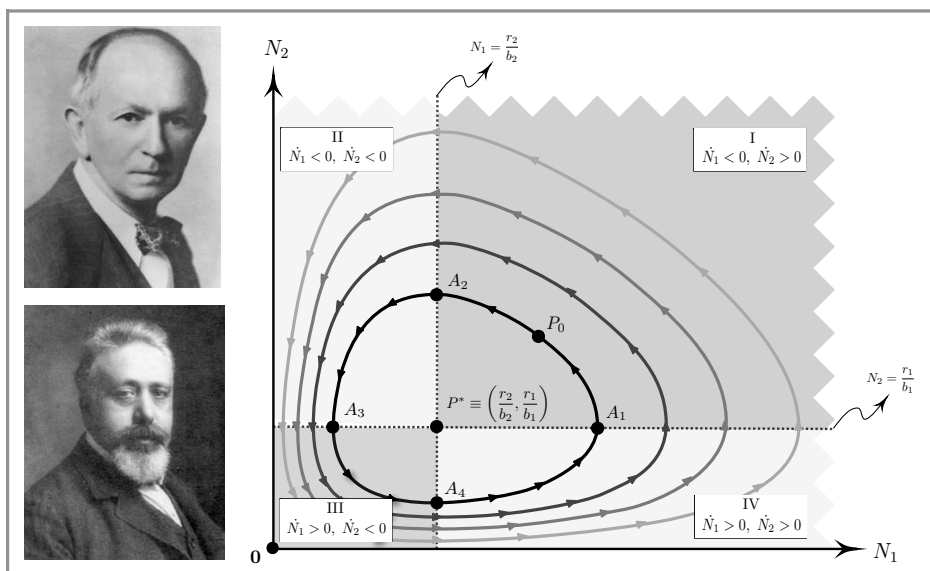


Figura 3. Alfred Lotka (1880-1949, parte superior) y Vito Volterra (1860-1940, parte inferior) desarrollaron en 1925, de manera independiente, el modelo depredador-presa. En la gráfica se ilustran las trayectorias.

Entonces

$$r_1 \log \frac{N_2}{N_{20}} - b_1(N_2 - N_{20}) = b_2(N_1 - N_{10}) - r_2 \log \frac{N_1}{N_{10}}$$

y así

$$\frac{N_2^{r_1} N_1^{r_2}}{N_{20}^{r_1} N_{10}^{r_2}} = e^{b_1(N_2 - N_{20})} e^{b_2(N_1 - N_{10})},$$

donde $N_1(0) = N_{10}$ y $N_2(0) = N_{20}$ son las poblaciones iniciales de presas y depredadores respectivamente. A través de cada punto $P_0 \equiv (N_{10}, N_{20})$ del primer cuadrante, obtenemos una curva de la familia

$$e^{-b_2 N_1} N_1^{r_2} = \Phi e^{b_1 N_2} N_2^{-r_1}, \tag{8}$$

donde $\Phi = \frac{N_{20}^{r_1} N_{10}^{r_2}}{e^{b_1 N_{20} + b_2 N_{10}}}$ es una constante. Estas curvas en el plano $N_1 N_2$ son las trayectorias del modelo de Lotka-Volterra (6) y son las que se ilustran en la figura 3. El plano $N_1 N_2$ se llama *plano fase*. Para describir la forma de las trayectorias consideremos los signos de las derivadas $\dot{N}_1 = \frac{dN_1}{dt}$ y $\dot{N}_2 = \frac{dN_2}{dt}$ en las cuatro regiones I, II, III y IV en las que el primer cuadrante se divide al considerar las líneas rectas $N_1 = \frac{r_2}{b_2}$ y $N_2 = \frac{r_1}{b_1}$. Los signos de \dot{N}_1 y \dot{N}_2 en estas cuatro regiones los obtenemos de (6). Supongamos primero que el punto inicial $P_0 \equiv (N_{10}, N_{20})$ se encuentra en la región I. En esta región N_1 es decreciente y N_2 es creciente, de forma que el punto se moverá en dirección contraria a las manecillas del reloj al transcurrir el tiempo hasta que alcance el punto

A_2 , donde $\dot{N}_2 = \frac{dN_2}{dN_1} = 0$, por lo que la tangente a la trayectoria en A_2 es paralela al eje N_1 . Una vez en la región II, tanto N_1 como N_2 son decrecientes y el punto continúa moviéndose en dirección contraria a las manecillas del reloj hasta que alcanza el punto A_3 donde $\dot{N}_1 = \frac{dN_2}{dN_1}$ está indefinida y por lo tanto la tangente a la trayectoria en A_3 es paralela al eje N_2 . Similarmente, en la región III, N_1 es creciente mientras que N_2 es decreciente hasta el punto A_4 , y en la región IV tanto N_1 como N_2 son crecientes hasta el punto A_1 . Todas las trayectorias son entonces descritas por un movimiento en dirección contraria a las manecillas del reloj y se acumulan alrededor de los ejes ya que se acercan a ellos pero nunca son incidentes. Podemos entonces confirmar que todas las soluciones de (6) van a ser órbitas periódicas cerradas alrededor del punto $P^* \equiv \left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_1} \right)$.

Observación 2.1. Cambiar las tasas per cápita de nacimiento y muerte tiene únicamente el efecto de cambiar el periodo de la oscilación, i. e. ninguna de las dos poblaciones será dominante y tampoco hay posibilidad de que ninguna de las dos se extinga, de forma que tanto las presas como los depredadores coexisten juntos.

Definición 2.1. Consideremos un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_1, N_2) \end{aligned} \tag{9}$$

1. Un *punto de equilibrio* ocurre cuando $N_1(t)$ y $N_2(t)$ son constantes, de forma que $\frac{dN_1}{dt} = 0$ y $\frac{dN_2}{dt} = 0$. En un punto de equilibrio decimos que el sistema está en *reposo*. Los puntos de equilibrio se conocen también como *puntos estacionarios*, o *puntos singulares*, o *puntos críticos* o *puntos de reposo*.
2. Un punto de equilibrio (N_1^*, N_2^*) es *localmente asintóticamente estable* si la respuesta a una pequeña perturbación tiende a cero cuando el tiempo tiende a infinito, o más precisamente, si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1(t) = N_1^* \quad \text{y} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2(t) = N_2^*$$

siempre y cuando $(N_1(t), N_2(t))$ comience en valores iniciales $P_0 \equiv (N_1(0), N_2(0)) \equiv (N_{10}, N_{20})$ suficientemente cercanos al punto de equilibrio (N_1^*, N_2^*) . Los puntos de equilibrio localmente asintóticamente estables se conocen también como *pozos* o *atractores*. Al conjunto de todos los valores iniciales (N_{10}, N_{20}) cuyas trayectorias convergen a un atractor se le llama el *dominio de atracción*.

3. Un punto de equilibrio (N_1^*, N_2^*) es *estable*, pero no localmente asintóticamente estable, si la respuesta a una pequeña perturbación es pequeña pero no tiende a cero cuando el tiempo tiende a infinito. En este caso, el punto de equilibrio se llama *centro*. En este caso la solución regresará a la condición inicial en forma periódica, de tal manera que su trayectoria es una curva cerrada alrededor del punto de equilibrio, por lo que es llamada *ciclo*.
4. Un punto de equilibrio es *inestable* si condiciones iniciales (cerca del punto de equilibrio) producen soluciones que se alejan del punto de equilibrio al transcurrir el tiempo. Cerca de un punto de equilibrio inestable, pequeñas perturbaciones a condiciones iniciales tienden a afectar drásticamente las soluciones. Los punto de equilibrio inestables se conocen también como *fuentes* o *repulsores*.

Observación 2.2. El sistema (6) tiene dos puntos de equilibrio, a saber,

$$\mathbf{0} \equiv (0, 0) \quad \text{y} \quad P^* \equiv \left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_1} \right).$$

De la discusión anterior deducimos que el punto de equilibrio $\mathbf{0}$ del sistema (6) es inestable y que el punto de equilibrio P^* es estable (pero no localmente asintóticamente) y es un centro.

3. Ecuación secular (o característica) y estabilidad local

En esta sección abordaremos el problema de determinar por medio de la ecuación secular la estabilidad local de un sistema. Consideremos nuevamente el modelo autónomo (9) y supongamos que tiene un punto de equilibrio en (\bar{N}_1, \bar{N}_2) , de forma que

$$f_1(\bar{N}_1, \bar{N}_2) = 0 \quad \text{y} \quad f_2(\bar{N}_1, \bar{N}_2) = 0. \tag{10}$$

Para analizar la estabilidad lineal del modelo (9) en (\bar{N}_1, \bar{N}_2) sustituimos $N_1(t) = \bar{N}_1 + u_1(t)$ y $N_2(t) = \bar{N}_2 + u_2(t)$ en (9), donde $0 < u_i(t) \ll 1$ (con $i = 1, 2$), considerando así una pequeña perturbación. Usando la

expansión en serie de Taylor obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= f_1(\bar{N}_1 + u_1, \bar{N}_2 + u_2) \\ &= f_1(\bar{N}_1, \bar{N}_2) + \left(u_1 \frac{\partial}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial}{\partial N_2}\right) f_1(N_1, N_2)|_{(\bar{N}_1, \bar{N}_2)} \\ &\quad + \frac{1}{2!} \left(u_1 \frac{\partial}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial}{\partial N_2}\right)^2 f_1(N_1, N_2)|_{(\bar{N}_1, \bar{N}_2)} + \dots\end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}\frac{du_2}{dt} &= f_2(\bar{N}_1 + u_1, \bar{N}_2 + u_2) \\ &= f_2(\bar{N}_1, \bar{N}_2) + \left(u_1 \frac{\partial}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial}{\partial N_2}\right) f_2(N_1, N_2)|_{(\bar{N}_1, \bar{N}_2)} \\ &\quad + \frac{1}{2!} \left(u_1 \frac{\partial}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial}{\partial N_2}\right)^2 f_2(N_1, N_2)|_{(\bar{N}_1, \bar{N}_2)} + \dots\end{aligned}$$

Usando (10) y linealizando (ya que $u_1(t)$ y $u_2(t)$ son muy pequeñas), obtenemos

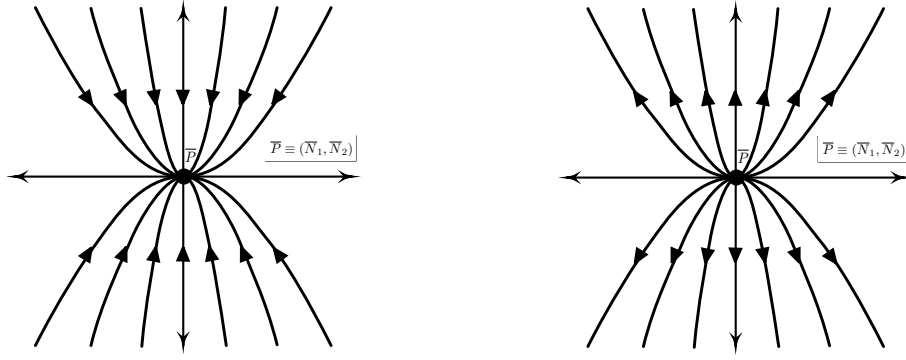
$$\frac{du_1}{dt} = u_1 \frac{\partial f_1}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \quad \text{y} \quad \frac{du_2}{dt} = u_1 \frac{\partial f_2}{\partial N_1} + u_2 \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \quad (11)$$

donde $\frac{\partial f_i}{\partial N_j}$ (con $i, j = 1, 2$) denota los valores de $\frac{\partial f_i}{\partial N_j}$ en el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) . Consideraremos la solución en la forma

$$u_1 = A_1 e^{\lambda t} \quad \text{y} \quad u_2 = A_2 e^{\lambda t}. \quad (12)$$

Observamos que u_1 y u_2 no se anulan simultáneamente ya que hemos realmente generado una perturbación. Sustituyendo u_1 y u_2 en (12) en (11) y simplificando llegamos a

$$\begin{aligned}\left(\lambda - \frac{\partial f_1}{\partial N_1}\right) A_1 - \frac{\partial f_1}{\partial N_2} A_2 &= 0 \\ -\frac{\partial f_2}{\partial N_1} A_1 + \left(\lambda - \frac{\partial f_2}{\partial N_2}\right) A_2 &= 0,\end{aligned}$$



(a) Nodo estable

(b) Nodo inestable

Figura 4. Cuando las raíces de la ecuación característica son reales y tienen el mismo signo (caso 1), entonces el punto de equilibrio es estable o inestable, ya sea que el signo de las raíces sea negativo o positivo respectivamente.

o bien, en forma matricial,

$$\begin{pmatrix} \lambda - \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & -\frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ -\frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \lambda - \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

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

$$\begin{vmatrix} \lambda - \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & -\frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ -\frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \lambda - \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{vmatrix} = 0$$

y por lo tanto

$$\lambda^2 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial N_1} + \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \right) \lambda + \left(\frac{\partial f_1}{\partial N_1} \frac{\partial f_2}{\partial N_2} - \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \frac{\partial f_2}{\partial N_1} \right) = 0. \quad (13)$$

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

$$\begin{aligned} u_1(t) &= a_1 e^{\lambda_1 t} + a_2 e^{\lambda_2 t} \\ u_2(t) &= a_3 e^{\lambda_1 t} + a_4 e^{\lambda_2 t} \end{aligned} \quad (14)$$

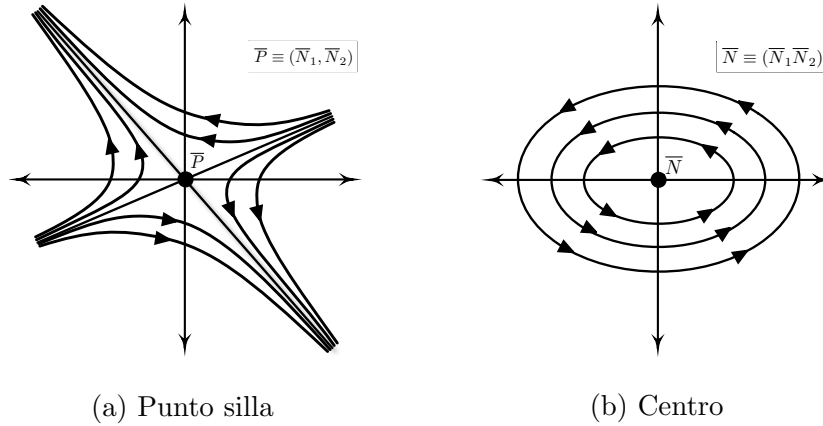


Figura 5. (a) Si las raíces de la ecuación característica son reales y tienen signos contrarios (caso 2), entonces el punto de equilibrio es un punto silla. (b) Si las raíces de la ecuación característica son imaginarias (caso 4), entonces el punto de equilibrio es un centro.

donde $a_i \in \widehat{E}\mathbb{R}$ (con $i = 1, \dots, 4$). Usando $N_1(t) = \bar{N}_1 + u_1(t)$ y $N_2(t) = \bar{N}_2 + u_2(t)$ junto con (14), obtenemos los siguientes casos:

Caso 1: NODO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (13) son reales y tienen el mismo signo. En este caso el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) se clasifica como *nodo* (o *punto nodal*). Hay dos subcasos:

- Estable. Si $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, entonces el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) es un *nodo estable*. En este caso $u_1(t) \rightarrow 0$ y $u_2(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ y por lo tanto $N_1(t) \rightarrow \bar{N}_1$ y $N_2(t) \rightarrow \bar{N}_2$ cuando $t \rightarrow \infty$ (ver figura 4.a).

- Inestable. Si $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, entonces el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) es un *nodo inestable*. En este caso $u_1(t) \rightarrow \infty$ y $u_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ y por lo tanto $N_1(t) \rightarrow \infty$ y $N_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ (ver figura 4.b).

Caso 2: PUNTO SILLA. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (13) son reales y de signos diferentes. En este caso el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) se clasifica como *punto silla*. Ahora $u_1(t) \rightarrow \infty$ y $u_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ y por lo tanto $N_1(t) \rightarrow \infty$ y $N_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$. De forma que (\bar{N}_1, \bar{N}_2) es *inestable* (ver figura 5.a).

Caso 3: FOCO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (13) son números complejos conjugados con parte real no nula. En este caso el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) se clasifica como *foco* (o *punto focal*). Cerca del punto focal las trayectorias que corresponden a las soluciones se comportan como espirales.

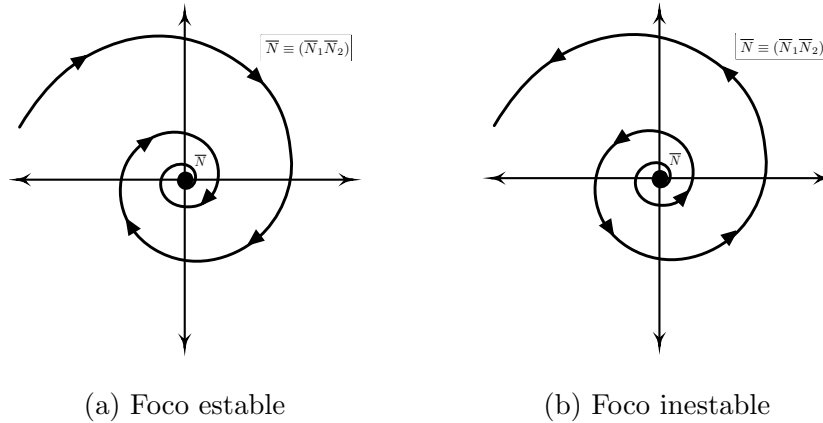


Figura 6. Cuando las raíces de la ecuación característica son números complejos conjugados con parte real no nula (Caso 3), entonces el punto de equilibrio es un foco. (a) Si las partes reales de las raíces son negativas, entonces el foco es estable. (b) Si las partes reales de las raíces son positivas, entonces el foco es inestable.

- Estable. Si las partes reales de λ_1 y λ_2 son ambas negativas, entonces el punto focal (\bar{N}_1, \bar{N}_2) es *estable* y las trayectorias de las soluciones son espirales que tienden hacia el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) cuando $t \rightarrow \infty$ (ver figura 6.a).

- Inestable. Si las partes reales de λ_1 y λ_2 son ambas positivas, entonces el punto focal (\bar{N}_1, \bar{N}_2) es *inestable* y las trayectorias de las soluciones son espirales que tienden a alejarse del punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) cuando $t \rightarrow \infty$ (ver figura 6.b).

Caso 4: CENTRO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (13) son números imaginarios. En este caso las trayectorias de las soluciones alrededor del punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) son curvas cerradas que corresponden a soluciones periódicas de la ecuación diferencial lineal (11). En este caso el punto de equilibrio (\bar{N}_1, \bar{N}_2) se clasifica como *centro* (o *punto vórtice*) y se ilustra en la figura 5.b. Observemos que el centro es un punto de equilibrio estable, pero no localmente asintóticamente estable.

4. Estabilidad local (o lineal) del modelo de Lotka-Volterra

Sabemos que el modelo de Lotka-Volterra (6) tiene dos puntos de equilibrio, a saber $\mathbf{0} \equiv (0, 0)$ y $P^* \equiv \left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_1}\right)$. Sean

$$f_1(N_1, N_2) = r_1 N_1 - b_1 N_1 N_2 \quad \text{y} \quad f_2(N_1, N_2) = -r_2 N_2 + b_2 N_1 N_2 \quad (15)$$

donde $r_i, b_i > 0$ (con $i = 1, 2$) son constantes positivas. Entonces

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} &= r_1 - b_1 N_2 & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= -b_1 N_1 \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= b_2 N_2 & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} &= -r_2 + b_2 N_1. \end{aligned} \quad (16)$$

Analicemos ahora los dos puntos de equilibrio susituyendolos en (16).

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

$$\left. \frac{\partial f_1}{\partial N_1} \right|_{(0,0)} = r_1, \quad \left. \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial N_1} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \right|_{(0,0)} = -r_2. \quad (17)$$

Por lo tanto la ecuación característica es (usando (13))

$$\begin{aligned} \lambda^2 - (r_1 - r_2)\lambda - r_1 r_2 = 0 & \implies (\lambda - r_1)(\lambda + r_2) = 0 \\ & \implies \lambda = r_1, -r_2. \end{aligned}$$

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

II. Punto de equilibrio $P^* \equiv \left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_2}\right)$. En este caso tenemos

$$\left. \frac{\partial f_1}{\partial N_1} \right|_{P^*} = 0, \quad \left. \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \right|_{P^*} = -\frac{b_1 r_2}{b_2}, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial N_1} \right|_{P^*} = \frac{b_2 r_1}{b_1}, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \right|_{P^*} = 0. \quad (18)$$

Por lo tanto la ecuación característica es (usando (13))

$$\lambda^2 + r_1 r_2 = 0 \implies \lambda = \pm i \sqrt{r_1 r_2} \quad (\text{donde } i = \sqrt{-1}).$$

Entonces el punto de equilibrio P^* es estable pero no asintóticamente estable, es un centro (caso 4).

Concluimos de la discusión anterior que el punto de equilibrio «interno», o de *coexistencia*, del modelo de Lotka-Volterra (6), es decir $P^* \equiv \left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_1}\right)$, no es asintóticamente estable. La ausencia de estabilidad asintótica de este punto de equilibrio indica que *el sistema de Lotka-Volterra no posee un mecanismo para mantener un estado de coexistencia estable. Desde el punto de vista ecológico, la causa detrás de esto es la ausencia del concepto de capacidad de carga del hábitat para la especie de presas (es decir, la ausencia de competencia intraespecífica dentro en el hábitat para la especie de presas)*. Desde el punto de vista de la teoría de la estabilidad, el estado estable no trivial $\left(\frac{r_2}{b_2}, \frac{r_1}{b_1}\right)$ es un *estado de equilibrio neutral*.

5. Estabilización de sistemas depredador-presa introduciendo competencia intraespecífica en la especie de presas

Introducir competencia intraespecífica en la especie de presas dentro del modelo de Lotka-Volterra nos lleva al siguiente sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1N_1 - \beta N_1N_2 - \gamma N_1^2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= -r_2N_2 + \kappa\beta N_1N_2\end{aligned}\tag{19}$$

donde el término γN_1^2 corresponde a la competencia intraespecífica en el hábitat para la especie de presas. Es entonces claro que en ausencia de depredadores, el valor límite de la población de la especie de presas es $\tilde{N}_1 = \frac{r_1}{\gamma}$. Veremos ahora que el sistema (19) tiene un único punto de equilibrio interno $N^* \equiv (N_1^*, N_2^*)$, donde $N_1^* = \frac{r_2}{\kappa\beta}$ y $N_2^* = \frac{r_1\kappa\beta - \gamma r_2}{\kappa\beta^2}$. El suponer la condición natural $\tilde{N}_1 > N_1^*$, es decir, $\frac{r_1}{\gamma} > \frac{r_2}{\kappa\beta}$, nos lleva a que $N_2^* > 0$ y por lo tanto existirá el punto de equilibrio (N_1^*, N_2^*) de coexistencia (o interno). El sistema (19) tiene otros dos puntos de equilibrio, a saber $(0, 0)$ y $(\frac{r_1}{\gamma}, 0)$, mismos que también analizaremos a continuación.

El modelo (19) es conocido como el *modelo logístico de Lotka-Volterra de un sistema depredador-presa*, o también como *modelo amortiguado de Lotka-Volterra de un sistema depredador-presa*.

5.1 Análisis de estabilidad lineal del modelo logístico de Lotka-Volterra

Para el análisis de la estabilidad lineal consideremos

$$g_1(N_1, N_2) = r_1N_1 - \beta N_1N_2 - \gamma N_1^2 \quad \text{y} \quad g_2(N_1, N_2) = -r_2N_2 + \kappa\beta N_1N_2,$$

de forma que

$$\begin{aligned}\frac{\partial g_1}{\partial N_1} &= r_1 - \beta N_2 - 2\gamma N_1, & \frac{\partial g_1}{\partial N_2} &= -\beta N_1, \\ \frac{\partial g_2}{\partial N_1} &= \kappa\beta N_2, & \frac{\partial g_2}{\partial N_2} &= -r_2 + \kappa\beta N_1.\end{aligned}$$

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

$$\left. \frac{\partial g_1}{\partial N_1} \right|_{(0,0)} = r_1, \quad \left. \frac{\partial g_1}{\partial N_2} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial g_2}{\partial N_1} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial g_2}{\partial N_2} \right|_{(0,0)} = -r_2,$$

de forma que la ecuación característica es (usando la ecuación (13))

$$\lambda^2 - (r_1 - r_2)\lambda - r_1r_2 = 0 \implies \lambda = r_1, -r_2.$$

Así, el punto de equilibrio $(0, 0)$ es *inestable*, es un *punto silla* (caso 2).

II. Punto de equilibrio $\tilde{N} \equiv \left(\frac{r_1}{\gamma}, 0\right)$. En este caso

$$\left.\frac{\partial g_1}{\partial N_1}\right|_{\tilde{N}} = -r_1, \quad \left.\frac{\partial g_1}{\partial N_2}\right|_{\tilde{N}} = -\frac{r_1\beta}{\gamma}, \quad \left.\frac{\partial g_2}{\partial N_1}\right|_{\tilde{N}} = 0, \quad \left.\frac{\partial g_2}{\partial N_2}\right|_{\tilde{N}} = \frac{\kappa\beta r_1 - r_2\gamma}{\gamma},$$

de forma que la ecuación característica es (usando la ecuación (13))

$$\lambda^2 - \left(-r_1 + \frac{\kappa\beta r_1 - r_2\gamma}{\gamma}\right)\lambda - \frac{r_1(\kappa\beta r_1 - r_2\gamma)}{\gamma} = 0$$

y por lo tanto

$$\lambda = -r_1 (< 0), \quad \frac{\kappa\beta r_1 - r_2\gamma}{\gamma} (> 0).$$

Así, el punto de equilibrio $\left(\frac{r_1}{\gamma}, 0\right)$ es *inestable*, es un *punto silla* (caso 2).

III. Punto de equilibrio $N^* \equiv (N_1^*, N_2^*)$. En este caso

$$\begin{aligned} \left.\frac{\partial g_1}{\partial N_1}\right|_{N^*} &= -\gamma N_1^*, & \left.\frac{\partial g_1}{\partial N_2}\right|_{N^*} &= -\beta N_1^*, \\ \left.\frac{\partial g_2}{\partial N_1}\right|_{N^*} &= \kappa\beta N_2^*, & \left.\frac{\partial g_2}{\partial N_2}\right|_{N^*} &= 0, \end{aligned}$$

de forma que la ecuación característica es (usando la ecuación (13))

$$\lambda^2 + \gamma N_1^* \lambda + \kappa\beta^2 N_1^* N_2^* = 0$$

y así

$$\lambda = \frac{1}{2} \left(-\gamma N_1^* \pm \sqrt{\Delta} \right), \quad \text{donde } \Delta = \gamma^2 (N_1^*)^2 - 4\kappa\beta^2 N_1^* N_2^*.$$

Por lo tanto, o bien las dos raíces de la ecuación secular son reales y negativas (caso 1, nodo estable), o son complejas conjugadas con parte real negativa (caso 3, foco estable). Por lo tanto el punto de equilibrio (N_1^*, N_2^*) es *localmente asintóticamente estable*.

5.2 Estabilidad global

Aún queda la siguiente pregunta: ¿toda trayectoria que inicia dentro del primer cuadrante positivo eventualmente llega al estado de equilibrio de coexistencia $N^* \equiv (N_1^*, N_2^*)$? Una respuesta afirmativa implicaría la *estabilidad asintótica global* de N^* .

Para buscar la respuesta a esta pregunta enunciemos el siguiente:

Teorema 5.1 (Estabilidad de Lyapunov). *Consideremos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:*

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (20)$$

y supongamos que tiene un punto de equilibrio en $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$. Supongamos además que existe una función diferenciable $\nu(x_1, x_2, \dots, x_n)$ que satisfaga las siguientes condiciones:

1. $\nu(x_1, x_2, \dots, x_n)$ tiene un mínimo estricto en $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$, es decir, $\nu > 0$ y $\nu = 0$ para $x_i = \bar{x}_i$, $i = 1, 2, \dots, n$.
2. La derivada de ν a lo largo de las curvas integrales de (20) satisface

$$\frac{d\nu}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial \nu}{\partial x_i} \frac{dx_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial \nu}{\partial x_i} f_i \leq 0$$

y fuera de una vecindad arbitrariamente pequeña de $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$ ocurre que $\frac{d\nu}{dt} < 0$.

Entonces el punto de equilibrio $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$ es globalmente asintóticamente estable. La función $\nu(x_1, x_2, \dots, x_n)$ se conoce como la función de Lyapunov.

Ahora enunciemos y probemos una desigualdad que nos será de utilidad.

Proposición 5.2. $z - \log(z) - 1 \geq 0$ para toda $z > 0$ y la igualdad ocurre si y solo si $z = 1$.

Demostración. Sea $w = z - \log(z) - 1$, de forma que $\frac{dw}{dz} = 1 - \frac{1}{z}$. Si $0 < z < 1$, entonces $\frac{dw}{dz} < 0$, por lo tanto w es decreciente y en consecuencia $w = z - \log z - 1 > 1 - \log 1 - 1 = 0$. Si $z > 1$, entonces $\frac{dw}{dz} > 0$, por lo tanto w es creciente y en consecuencia $w = z - \log(z) - 1 > 1 - \log(1) - 1 = 0$. \square

En virtud del teorema de Lyapunov y la desigualdad de la proposición 5.2, definimos la función

$$L(N_1, N_2) = N_1^* \left(\frac{N_1}{N_1^*} - \log \frac{N_1}{N_1^*} - 1 \right) + \frac{N_2^*}{\kappa} \left(\frac{N_2}{N_2^*} - \log \frac{N_2}{N_2^*} - 1 \right), \quad (21)$$

de forma que $L(N_1, N_2) \geq 0$ en el cuadrante positivo del plano $N_1 N_2$ y $L(N_1, N_2) = 0$ únicamente en (N_1^*, N_2^*) . También tenemos que, por

(19),

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dt} &= \frac{\partial L}{\partial N_1} \frac{dN_1}{dt} + \frac{\partial L}{\partial N_2} \frac{dN_2}{dt} \\ &= \left(1 - \frac{N_1^*}{N_1}\right) (r_1 N_1 - \beta N_1 N_2 - \gamma N_1^2) \\ &\quad + \frac{1}{\kappa} \left(1 - \frac{N_2^*}{N_2}\right) (-r_2 N_2 + \kappa \beta N_1 N_2) \end{aligned}$$

y por lo tanto

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dt} &= -\gamma N_1^2 + \frac{N_2}{\kappa} (\kappa \beta N_1^* - r_2) \\ &\quad + (r_1 + \gamma N_1^* - \beta N_2^*) N_1 - r_1 N_1^* + \frac{r_2}{\kappa} N_2^*. \quad (22) \end{aligned}$$

Ya que

$$r_1 - \beta N_2^* - \gamma N_1^* = 0, \quad -r_2 + \kappa \beta N_1^* = 0, \quad -r_1 N_1^* + \frac{r_2}{\kappa} N_2^* = -\gamma (N_1^*)^2,$$

de (22) obtenemos

$$\frac{dL}{dt} = -\gamma (N_1 - N_1^*)^2 \leq 0$$

y fuera de una vecindad arbitrariamente pequeña de (N_1^*, N_2^*) tenemos $\frac{dL}{dt} < 0$. Entonces la función $L(N_1, N_2)$ dada por (21) es la función de Lyapunov y el estado de equilibrio de coexistencia (N_1^*, N_2^*) es globalmente asintóticamente estable.

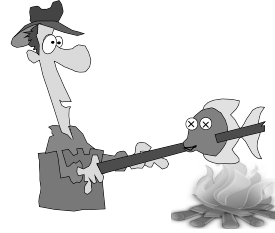
6. Respuesta funcional de los depredadores en las presas

De la primera ecuación en (19) observamos que el número de presas «devoradas» por los depredadores por unidad de tiempo es βN_1 . Aquí $\phi(N_1) = \beta N_1$ se conoce como la *respuesta funcional de los depredadores sobre las presas*, o también *respuesta funcional de Volterra*, o bien *respuesta funcional de Holling tipo I*. Así, la respuesta funcional de Holling tipo I supone que los depredadores están siempre hambrientos y que un depredador comerá más presas si estas últimas se encuentran disponibles.

Una respuesta funcional de depredadores realista tomará en cuenta el que los depredadores queden satisfechos. Después de todo, ¿cuántos conejos se puede comer un zorro? Al aumentar la población de presas,



(a) Buscando la presa



(b) Manipulando la presa

Figura 7. La *respuesta funcional* del depredador sobre la presa está determinada por dos acciones: (a) búsqueda y (b) manipulación de la presa.

el número de presas devoradas por un depredador aumenta en una tasa decreciente. Para obtener una respuesta matemática razonable, hagamos el siguiente análisis:

- La depredación involucra dos actividades:
 1. Buscar la presa (ver figura 7.a).
 2. Manipular la presa (ver figura 7.b). El tiempo de manipulación se refiere al tiempo que le toma al zorro perseguir, capturar y comer al conejo.
- El tiempo total disponible para la depredación es T .
- N_1 es el número total de presas (i. e. el tamaño de la población de presas).
- V es el número de presas capturadas por un depredador por unidad de tiempo.
- T_h es el tiempo que toma un depredador en manipular a una presa.
- $T - VT_h$ es el tiempo de búsqueda de presas que utiliza un depredador.
- V es proporcional al número total de presas y al tiempo total de búsqueda, por lo que $V = \ell N_1(T - VT_h)$, donde ℓ es una constante, y entonces

$$V = \frac{\ell T N_1}{1 + \ell T_h N_1}.$$

Así, una respuesta funcional de los depredadores sobre las presas más realista es

$$\psi(N_1) = \frac{\beta N_1}{\alpha + N_1},$$

donde $\alpha, \beta > 0$ son constantes positivas. La función ψ se conoce como *respuesta funcional de Holling tipo II* y su gráfica se ilustra en la figura 8.

Ahora $\psi(N_1) \rightarrow \beta$ cuando $N_1 \rightarrow \infty$ y entonces el consumo no puede ser arbitrariamente grande (en contraste con el tipo I). Observemos que

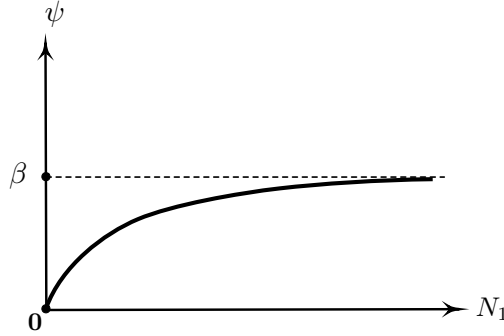


Figura 8. Gráfica de la respuesta funcional de Holling tipo II.

$\psi(\alpha) = \frac{\beta}{2}$. A α se le llama la *constante de saturación media*. Notemos que si el tiempo total disponible para depredación se usa únicamente en búsqueda (i. e. $T_h = 0$), entonces obtenemos la respuesta tipo I.

Si incorporamos la respuesta funcional de Holling tipo II en el modelo logístico de Lotka-Volterra, obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= rN_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) - \frac{\beta N_1 N_2}{\alpha + N_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= -dN_2 + \frac{c\beta N_1 N_2}{\alpha + N_1}.\end{aligned}\tag{23}$$

Este modelo se conoce como *sistema depredador-presa dependiente de presa*.

Si en lugar de utilizar $\psi(N_1)$ usamos $\psi\left(\frac{N_1}{N_2}\right) = \frac{\beta N_1}{\alpha N_2 + N_1}$ como respuesta funcional de los depredadores sobre las presas dentro del modelo logístico de Lotka-Volterra, entonces obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= rN_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) - \frac{\beta N_1 N_2}{\alpha N_2 + N_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= -dN_2 + \frac{c\beta N_1 N_2}{\alpha N_2 + N_1},\end{aligned}\tag{24}$$

donde $\frac{dN_1}{dt} = \frac{dN_2}{dt} = 0$ en $(N_1, N_2) = (0, 0)$. Este modelo se conoce como *sistema depredador-presa dependiente de razón*.

La *respuesta funcional de Holling tipo III* es una generalización de la tipo II, y es de la forma

$$\psi(N_1) = \frac{\beta N_1^k}{\alpha + N_1^k},$$

la cual no se deduce fácilmente de separar las acciones de búsqueda y manipulación de presas. Su motivación supone que existe un proceso de

aprendizaje en los depredadores, dando como resultado un crecimiento de la tasa de descubrimiento de presas al incrementar la ocurrencia de encuentros previos de los depredadores con las presas, ya que a mayor densidad de presas, mayor el número de encuentros previos.

Las respuestas funcionales de Holling tipos I, II y III son todas monótonas en el primer cuadrante. Por lo tanto, la tasa de consumo de presas por depredador se incrementa al aumentar la población de presas. Sin embargo, se ha observado y hay evidencia experimental que indica que esta situación no necesariamente ocurre, por ejemplo en el caso de *defensa grupal* en dinámica de poblaciones, término que se utiliza para describir el fenómeno en el que el acto de depredación disminuye o incluso desaparece debido a la creciente habilidad de las presas de defenderse u ocultarse cuando se encuentran agrupadas en grandes cantidades. Por ejemplo, es más complicado para un depredador de insectos identificar a un individuo particular en un enjambre. Para modelar este efecto, J. F. Andrews (1968) sugirió la función

$$\psi(N_1) = \frac{\beta N_1}{\alpha + \gamma N_1 + N_1^2}$$

llamada *respuesta funcional de Holling tipo IV*.

7. Ciclos límite y bifurcación de Hopf

Consideremos el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= y - \epsilon x(x^2 + y^2 - 1) \\ \frac{dy}{dt} &= -x - \epsilon y(x^2 + y^2 - 1) \end{aligned} \tag{25}$$

con ϵ un parámetro escalar. Este sistema se deduce al hacer $x = r \cos \theta$ y $y = r \sin \theta$, de forma que $\dot{x} = \dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta$ y $\dot{y} = \dot{r} \sin \theta + r \dot{\theta} \cos \theta$. Sustituyendo en (25) obtenemos

$$\dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta = r \sin \theta - \epsilon r(r^2 - 1) \cos \theta \tag{26}$$

$$\dot{r} \sin \theta + r \dot{\theta} \cos \theta = -r \cos \theta - \epsilon r(r^2 - 1) \sin \theta \tag{27}$$

y observamos que

$$(26) \times \cos \theta + (27) \times \sin \theta \quad \Rightarrow \quad \dot{r} = -\epsilon r(r^2 - 1)$$

$$(26) \times (-\sin \theta) + (27) \times \cos \theta \quad \Rightarrow \quad r \dot{\theta} = -r,$$

de forma que (25) en coordenadas polares es

$$\begin{aligned}\dot{r} &= -\epsilon r(r^2 - 1) \\ \dot{\theta} &= -1.\end{aligned}\tag{28}$$

Las funciones $r(t) = 1$ y $\theta(t) = -t$ son soluciones de (28) y por lo tanto el círculo $r = 1$ es una *órbita cerrada*. Suponiendo que $\epsilon > 0$, si $0 < r < 1$, entonces $\dot{r} > 0$, por lo tanto $(0, 0)$ es inestable. Por otro lado, si $r > 1$, entonces $\dot{r} < 0$, de forma que la órbita cerrada $r = 1$, es decir $x^2 + y^2 = 1$, es estable. Por lo tanto toda trayectoria que resuelva el sistema (25) tiende al círculo $x^2 + y^2 = 1$, el cual se denomina *ciclo límite* del sistema (25).

Definición 7.1. Una trayectoria cerrada de un sistema dinámico es una *órbita*. Diremos que el movimiento a lo largo de una órbita es *periódico*. Un *ciclo límite* (o *atractor*) es una órbita tal que cualquier trayectoria que empiece en un punto cercano a ella converge a ella cuando $t \rightarrow \infty$. Un *ciclo origen* (o *repulsor*) es una órbita cuyas trayectorias vecinas divergen de ella.

De acuerdo a la teoría general de sistemas dinámicos, una órbita que no forme parte de una familia de órbitas concéntricas debe de ser o bien un ciclo límite o un ciclo origen. Un ciclo origen de un sistema dinámico invertible es un ciclo límite del sistema dinámico a tiempo reversible, y viceversa. Como instancia notemos que si $\epsilon < 0$, entonces el círculo unitario $x^2 + y^2 = 1$ se vuelve un ciclo origen para el sistema (25).

La ecuación secular del sistema (25) es

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

donde

$$f_1(x, y) = y - \epsilon x(x^2 + y^2 - 1) \quad \text{y} \quad f_2(x, y) = -x - \epsilon y(x^2 + y^2 - 1),$$

por lo que

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_1}{\partial x} &= -\epsilon(3x^2 + y^2 - 1) & \frac{\partial f_2}{\partial y} &= -\epsilon(x^2 + 3y^2 - 1) \\ \frac{\partial f_1}{\partial y} &= 1 - 2\epsilon xy & \frac{\partial f_2}{\partial x} &= -1 - 2\epsilon xy.\end{aligned}$$

Consideremos la posición de equilibrio $(0, 0)$. En este punto la ecuación secular es $\lambda^2 - 2\epsilon\lambda + \epsilon^2 + 1 = 0$, o lo que es lo mismo, $(\lambda - \epsilon)^2 = -1$, de forma que $\lambda = \epsilon \pm i$. Por lo tanto, para $\epsilon = 0$, el punto $(0, 0)$ es un centro. Por otro lado, si $\epsilon > 0$, entonces $(0, 0)$ es inestable y si $\epsilon < 0$, entonces $(0, 0)$ es estable. En este caso decimos que una *bifurcación de Hopf* ocurre en $\epsilon = 0$.

Una *bifurcación de Hopf* está caracterizada por el cambio en la estabilidad de un punto de equilibrio (o punto crítico) junto con la creación de un ciclo límite.

8. Bifurcación de Hopf en el sistema depredador-presa dependiente de presa

Podemos escribir al sistema (23) en la forma equivalente

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= rX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{\beta XY}{\alpha + X}, & X(0) > 0, \\ \frac{dY}{dt} &= -dY + \frac{c\beta XY}{\alpha + X}, & Y(0) > 0, \end{aligned} \quad (29)$$

donde $X(t)$ y $Y(t)$ denotan la densidad al tiempo t de presas y depredadores respectivamente, r , K y d son constantes positivas que representan la tasa per cápita de crecimiento intrínseca de presas, la capacidad de carga de las presas, y la tasa per cápita de muerte de los depredadores respectivamente, y α , β y c son constantes positivas que representan la constante de saturación media de captura, la tasa de captura y la tasa de conversión respectivamente.

8.1 Equilibrio

El sistema (29) posee tres puntos de equilibrio: $E_0 = (0, 0)$ es trivial y $E_1 = (K, 0)$ es el único equilibrio axial. El punto de equilibrio en el interior es $E^* = (X^*, Y^*)$, donde

$$X^* = \frac{\alpha d}{c\beta - d} \quad \text{y} \quad Y^* = \frac{rc\alpha(Kc\beta - Kd - \alpha d)}{K(c\beta - d)^2},$$

y cuya existencia ocurre cuando se satisface la condición

$$K(c\beta - d) > \alpha d. \quad (30)$$

Esta desigualdad implica que el beneficio máximo para los depredadores a partir de la interacción con las presas ($c\beta$) debe ser mayor que $1 + (\alpha/K)$ veces la tasa per cápita de muerte de los depredadores (d) para asegurar la existencia del punto de equilibrio interno $E^* = (X^*, Y^*)$, donde K y α son la capacidad de carga de las presas y la constante media de saturación respectivamente.

8.2 Análisis de estabilidad y bifurcación

Procedamos ahora al análisis de la estabilidad de las ecuaciones diferenciales (29) que gobiernan la evolución del sistema. Las matrices

variacionales que corresponden a E_0 y E_1 están dadas por

$$V(E_0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

y

$$V(E_1) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{\beta K}{\alpha+K} \\ 0 & \frac{K(c\beta-d)-\alpha d}{\alpha+K} \end{pmatrix}.$$

Claramente E_0 es inestable y si $E^* = (X^*, Y^*)$ existe, entonces E_1 es inestable.

Ahora consideremos la estabilidad del más interesante de los puntos de equilibrio positivos (equilibrio interno), $E^* = (X^*, Y^*)$. La matriz variacional en $E^* = (X^*, Y^*)$ está dada por

$$V(E^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}X^* - \frac{\alpha\beta Y^*}{(\alpha+X^*)^2} & -\frac{\beta X^*}{\alpha+X^*} \\ \frac{c\alpha\beta Y^*}{(\alpha+X^*)^2} & 0 \end{pmatrix}. \quad (31)$$

Teorema 8.1. *Si existe $E^* = (X^*, Y^*)$ con $K(c\beta - d) < \alpha(c\beta + d)$, entonces E^* es localmente asintóticamente estable.*

Demostración. La ecuación característica para la matriz variacional $V(E^*)$ (dada por (31)) es

$$\lambda^2 - A_1\lambda + A_2 = 0,$$

donde

$$A_1 = -\frac{r}{K}X^* + \frac{\beta X^* Y^*}{(\alpha + X^*)^2} \quad \text{y} \quad A_2 = \frac{c\alpha\beta^2 X^* Y^*}{(\alpha + X^*)^3} > 0.$$

Claramente, si $A_1 < 0$, entonces $E^* = (X^*, Y^*)$ es localmente asintóticamente estable. Ya que $A_1 < 0$,

$$-\frac{r}{K} + \frac{\beta Y^*}{(\alpha + X^*)^2} < 0$$

y por lo tanto

$$\frac{K\beta Y^*}{(\alpha + X^*)^2} < r.$$

Entonces

$$\frac{r(Kc\beta - Kd - \alpha d)}{c\alpha\beta} < r,$$

lo que implica

$$K(c\beta - d) < \alpha(c\beta + d),$$

y esto demuestra el teorema. \square

Ahora demostraremos que, bajo las condiciones anteriores, $E^* = (X^*, Y^*)$ es un atractor global en el plano XY positivo.

Teorema 8.2. *Si $E^* = (X^*, Y^*)$ es localmente asintóticamente estable, entonces es globalmente estable en el interior del primer cuadrante.*

Demostración. Procedamos por contradicción. Supongamos que existe una órbita periódica $\Gamma = (X(t), Y(t))$, $0 \leq t \leq T$, la cual determina una región Ω . La matriz variacional V alrededor de la órbita periódica es

$$V = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}X - \frac{\alpha\beta Y}{(\alpha+X)^2} & -\frac{\beta X}{\alpha+X} \\ \frac{c\alpha\beta Y}{(\alpha+X)^2} & -d + \frac{c\beta X}{\alpha+X} \end{pmatrix}_{X=X(t), Y=Y(t)}.$$

Calculamos

$$\Delta = \int_0^T \left[r - \frac{2r}{K}X(t) - \frac{\alpha\beta Y(t)}{(\alpha+X(t))^2} - d + \frac{c\beta X(t)}{\alpha+X(t)} \right] dt.$$

Se sigue de las ecuaciones (29) que

$$\int_0^T \left(-d + \frac{c\beta X(t)}{\alpha+X(t)} \right) dt = 0.$$

Por lo tanto,

$$\Delta = \int_0^T \left[r - \frac{2r}{K}X(t) - \frac{r\alpha}{\alpha+X(t)} \left\{ 1 - \frac{X(t)}{K} \right\} \right] dt \quad (\text{por (29)}).$$

Sea

$$f(X) = r - \frac{2r}{K}X - \frac{r\alpha}{\alpha+X} \left(1 - \frac{X}{K} \right).$$

Entonces

$$\begin{aligned} f(X^*) &= r - \frac{2r}{K}X^* - \frac{r\alpha}{\alpha+X^*} \left(1 - \frac{X^*}{K} \right) \\ &= \frac{r}{Kc\alpha\beta} \{ K(c\beta - d) - \alpha(c\beta + d) \} < 0 \end{aligned}$$

ya que $E^* = (X^*, Y^*)$ es localmente asintóticamente estable. Ahora bien,

$$\begin{aligned} \Delta &= \int_0^T f(X(t)) dt \\ &= \int_0^T \{ f(X(t)) - f(X^*) \} dt + \int_0^T f(X^*) dt. \end{aligned}$$

Después de hacer algunos cálculos obtenemos

$$\begin{aligned} &\int_0^T \{ f(X(t)) - f(X^*) \} dt \\ &= \oint_{\Gamma} \left[-\frac{r}{c\alpha\beta K} \{ 2(\alpha+X)(\alpha+X^*) - \alpha(\alpha+K) \} \right] \frac{1}{Y} dY \\ &= \int_{\Omega} \left(-\frac{r}{c\alpha\beta K} \right) \frac{1}{Y} \frac{d}{dX} \{ 2(\alpha+X)(\alpha+X^*) \\ &\quad - \alpha(\alpha+K) \} dXdY \\ &= \int_{\Omega} \left(-\frac{r}{c\alpha\beta K} \right) \frac{1}{Y} \{ 2(\alpha+Y^*) \} dXdY < 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto $\Delta < 0$ y entonces la órbita periódica Γ es orbitalmente asintóticamente estable (Hale 1969). Ya que cualquier órbita periódica es orbitalmente estable, existe un único ciclo límite. El teorema de Poincaré-Bendixson implica que es imposible que un único ciclo límite estable constituya un equilibrio estable, lo cual es una contradicción. Por lo tanto no existe un ciclo límite y $E^* = (X^*, Y^*)$ es globalmente estable. \square

La condición para la estabilidad asintótica del punto de equilibrio interno $E^* = (X^*, Y^*)$ implica que

$$\frac{K + \alpha}{K}d < c\beta < \frac{K + \alpha}{K - \alpha}d.$$

esto significa que el beneficio máximo de los depredadores al interactuar con las presas ($c\beta$) debería estar en el intervalo $(d(K + \alpha)/K, d(K + \alpha)/(K - \alpha))$ para así garantizar la estabilidad asintótica (local y global) del equilibrio interno $E^* = (X^*, Y^*)$, donde K , α y d son la capacidad de carga de las presas, la constante de saturación media y la tasa per cápita de muerte de los depredadores respectivamente. Esta restricción sugiere un posible mecanismo de control para el sistema depredador-presa.

En el siguiente teorema deducimos la condición para la existencia de soluciones periódicas cerca de $E^* = (X^*, Y^*)$ que exhiben bifurcaciones de Hopf de amplitud pequeña.

Teorema 8.3. *Si*

$$K = K^* = \frac{\alpha(c\beta + d)}{c\beta - d},$$

entonces el sistema (29) posee una bifurcación de Hopf cerca de $E^ = (X^*, Y^*)$.*

Demostración. Si se satisface la condición del teorema, entonces

1. $\text{tr}(V(E^*))_{K=K^*} = \frac{dr}{Kc\beta} \left[K - \frac{\alpha(c\beta + d)}{c\beta - d} \right] = 0,$
2. $\det(V(E^*))_{K=K^*} = \frac{c\alpha\beta^2 X^* Y^*}{(\alpha + X^*)^3} > 0,$
3. si E^* existe y $E = \hat{E}$, entonces la ecuación característica es

$$\lambda^2 + [\det V(E^*)]_{K=K^*} = 0,$$

cuyas raíces son puramente imaginarias, y

4. $\frac{d}{dK} [\text{tr}V(E^*)]_{K=K^*} = -\frac{r(c\beta - d)}{c\alpha\beta} \neq 0.$

Entonces se satisfacen todas las condiciones del teorema de bifurcación de Hopf (Murray 2004), por lo que existen soluciones periódicas cerca de $E^* = (X^*, Y^*)$. \square

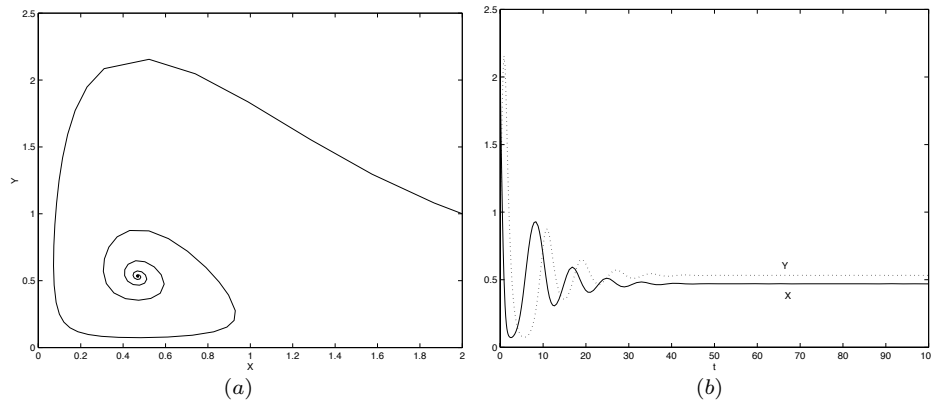


Figura 9. En este ejemplo $X(0) = 2$, $Y(0) = 1$, $r = 1.1$, $K = 1.2$, $\beta = 2.1$, $\alpha = 1.2$, $d = 1.3$ y $c = 2.2$. (a) Retrato de fase del sistema (29), el cual muestra que $E^* = (X^*, Y^*) = (0.47, 0.53)$ es localmente asintóticamente estable. (b) La curva sólida ilustra la población de presas y la curva punteada ilustra a la población de depredadores. Ambas poblaciones convergen a sus respectivos valores del estado de equilibrio en tiempo finito.

8.3 Simulación numérica

Un estudio analítico siempre será incompleto sin una verificación numérica de los resultados. Presentaremos ahora simulaciones por computadora de algunas soluciones del sistema (29).

Escojamos la condición inicial $X(0) = 2$ y $Y(0) = 1$, y los valores de los parámetros $r = 1.1$, $K = 1.2$, $\beta = 2.1$, $\alpha = 1.2$, $d = 1.3$ y $c = 2.2$. Entonces la condición del teorema 8.1 se satisfacen y $E^* = (X^*, Y^*) = (0.47, 0.53)$ es localmente asintóticamente estable. El retrato de fase se ilustra en la figura 9.a. En este caso, las poblaciones de presas y depredadores tienden a sus valores de equilibrio X^* and Y^* respectivamente, al transcurrir el tiempo (ver figura 9.b).

Si ahora incrementamos el valor de K y dejamos fijos el resto de los parámetros, entonces, por el teorema 8.3, hay un valor crítico $K = K^* = 2.14$ tal que $E^* = (X^*, Y^*)$ pierde su estabilidad cuando K pasa a través de este valor crítico. Para $K = 2.58 > K^*$, observamos que $E^* = (0.4699, 0.7154)$ es inestable y hay una órbita periódica cerca de E^* (ver figura 10.a). Las oscilaciones de las poblaciones de presas y depredadores al transcurrir el tiempo se ilustran en la figura 10.b.

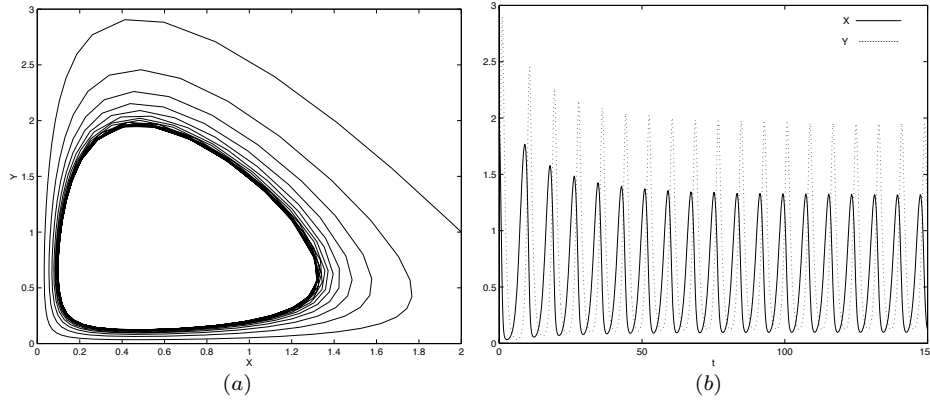


Figura 10. Aquí todos los parámetros son como en la figura 9 excepto por $K = 2.5 > K^*$. (a) Retrato de fase del sistema (29) que muestra una órbita periódica cerca de $E^* = (0.4699, 0.7154)$. (b) Oscilaciones de las poblaciones de presas y depredadores al transcurrir el tiempo (la curva sólida representa la densidad de población de presas y la curva punteada la densidad de población de depredadores).

9. Bifurcación de Hopf en el sistema depredador-presa dependiente de razón

Escribamos al sistema (24) de la sección §6 como

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= X(a - bX) - \frac{cXY}{mY + X}, \\ \frac{dY}{dt} &= -dY + \frac{fXY}{mY + X}, \end{aligned} \quad (32)$$

donde $X(t)$ y $Y(t)$ denotan las densidades de población de presas y depredadores al tiempo t respectivamente. Aquí, $a/b > 0$ es la capacidad de carga de las presas, $d > 0$ es la tasa per cápita de muerte de los depredadores y a , c , m y f son constantes positivas que representan la tasa de crecimiento intrínseco de las presas, la tasa de captura, la constante de saturación media de captura y la tasa de conversión respectivamente.

El sistema (32) no está definido en el origen $(0, 0)$, por lo que ahora supondremos que

$$X(0) > 0, \quad Y(0) > 0, \quad \text{y} \quad \frac{dX}{dt} = \frac{dY}{dt} = 0 \text{ en } (X, Y) = (0, 0).$$

Ahora bien, se puede demostrar que el sistema (32) es continuo y satisface la condición de Lipschitz en el primer cuadrante cerrado del plano XY . Estamos interesados en el comportamiento dinámico del sistema (32) en el interior de este primer cuadrante.

El sistema (32) siempre tiene los puntos de equilibrio en la frontera $E_0 = (0, 0)$ y $E_1 = (a/b, 0)$. En esta sección estamos interesados en el comportamiento del punto de equilibrio interno $E^* = (X^*, Y^*)$, el cual existe y es único si y solo si una de las siguientes dos condiciones se satisface:

1. Si $c > ma$, entonces $d < f < \frac{cd}{c - ma}$.
2. Si $c \leq ma$, entonces $f > d$.

En ambos casos, X^* y Y^* están dadas por

$$X^* = \frac{f(am - c) + cd}{bmf}, \quad Y^* = \frac{(f - d)\{f(am - c) + cd\}}{bdfm^2}.$$

El sistema (32) no puede ser linealizado directamente en $E_0 = (0, 0)$. Un cambio $dt = (mY + X)d\tau$ en la escala del tiempo transforma el modelo (32) en un sistema polinomial equivalente y entonces la estabilidad de E_0 se puede estudiar. Así, siguiendo a Xiao y Ruan (2001), observamos que si $f \geq a + d$ y $c - am - dm \geq 0$, entonces E_0 es un atractor global del sistema (32).

La matriz variacional $V(E_1)$ en E_1 está dada por

$$V(E_1) = \begin{pmatrix} -a & -c \\ 0 & f - d \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto E_1 es localmente asintóticamente estable (resp. inestable) si $f < d$ (resp. $f > d$). También, nuevamente siguiendo a Xiao y Ruan (2001), es sencillo ver que si $f \leq d$ y $c - am - dm < 0$, entonces E_1 es un atractor global, y si $f \leq d$ con $c - am - dm \geq 0$, entonces E_1 es un atractor.

Para ver la estabilidad de $E^* = (X^*, Y^*)$ tenemos el siguiente resultado.

Teorema 9.1. *Supongamos que E^* existe y sea $\Delta = (c - am - dm)f^2 + (mf - c)d^2$. Entonces E^* es localmente asintóticamente estable si $\Delta > 0$, y en otro caso es inestable.*

Demostración. La matriz variacional en $E^* = (X^*, Y^*)$ es

$$V(E^*) = \begin{pmatrix} -bX^* + \frac{cX^*Y^*}{(mY^* + X^*)^2} & -\frac{cX^{*2}}{(mY^* + X^*)^2} \\ \frac{fmY^{*2}}{(mY^* + X^*)^2} & -\frac{fmX^*Y^*}{(mY^* + X^*)^2} \end{pmatrix}.$$

Es sencillo ver que la traza de $V(E^*)$ es

$$\begin{aligned} \text{tr}(V(E^*)) &= -bX^* + (c - fm)\frac{X^*Y^*}{(mY^* + X^*)^2} \\ &= \frac{(c - am - dm)f^2 + (mf - c)d^2}{mf^2}, \end{aligned}$$

y su determinante es

$$\det(V(E^*)) = \frac{bfmX^{*2}Y^*}{(mY^* + X^*)^2} > 0.$$

La ecuación característica de $V(E^*)$ es

$$\lambda^2 + P\lambda + Q = 0,$$

donde $P = -\text{tr}(V(E^*))$ y $Q = \det(V(E^*))$. Ya que $Q = \det V(E^*) > 0$, es claro que E^* es localmente asintóticamente estable o bien inestable, ya sea que $P > 0$ o $P < 0$. \square

El siguiente resultado proporciona un criterio para la existencia de una bifurcación de Hopf cerca de $E^* = (X^*Y^*)$.

Teorema 9.2. *Supongamos que E^* existe con $c - m(a + d) > 0$ y que*

$$f^* = \frac{-md^2 + \sqrt{m^2d^4 + 4cd^2(c - am - dm)}}{2(c - am - dm)}.$$

Entonces una bifurcación de Hopf ocurre en $f = f^$ si $2c - mf^* \neq 0$.*

Demostración. Observamos que cada una de las siguientes condiciones se satisface:

1. $\text{tr}(V(E^*))_{f=f^*} = 0$,
2. $\det(V(E^*))_{f=f^*} > 0$,
3. si E^* existe con $c = c^*$, entonces la ecuación característica es

$$\lambda^2 + \det(V(E^*))_{f=f^*} = 0,$$

cuyas raíces son puramente imaginarias, y

4. $\frac{d}{df}\text{tr}(V(E^*))_{f=f^*} = \frac{(2c - mf^*)d^2}{mf^3} \neq 0$.

Por lo tanto se satisfacen las condiciones del teorema de bifurcación de Hopf (Murray 2004). \square

Observación 9.1. Cuando ocurre una bifurcación de Hopf, existen órbitas periódicas de corta amplitud cerca de $E^* = (X^*, Y^*)$.

9.1 Simulación numérica

Ahora presentamos una simulación computacional de algunas soluciones del sistema determinista (32). Además de verificar los resultados analíticos que hemos deducido, las soluciones numéricas son muy importantes desde el punto de vista práctico.

Escogemos $X(0) = 0.6$ y $Y(0) = 0.4$, y los parámetros del sistema (32) los escogemos como $a = 1.1$, $b = 0.7$, $c = 2.1$, $m = 1$, $d = 0.5$ y $f = 0.79$. Entonces $E^* = (X^*, Y^*) = (0.4702, 0.2727)$ y $\Delta = -0.0154 < 0$. El teorema 9.1 implica que E^* es localmente asintóticamente estable. El

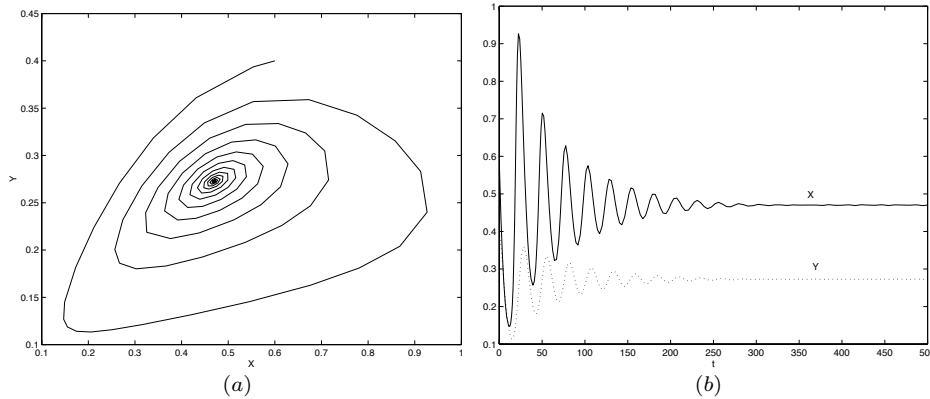


Figura 11. Aquí $a = 1.1$, $b = 0.7$, $c = 2.1$, $m = 1$, $d = 0.5$, $f = 0.79$ y $(X(0), Y(0)) = (0.6, 0.4)$. (a) Retrato de fase del sistema (32). Claramente es una espiral estable convergente a $E^* = (X^*, Y^*) = (0.4702, 0.2727)$. (b) La curva sólida ilustra la población de presas y la punteada la población de depredadores. Ambas poblaciones convergen a los valores de estado de equilibrio en tiempo finito.

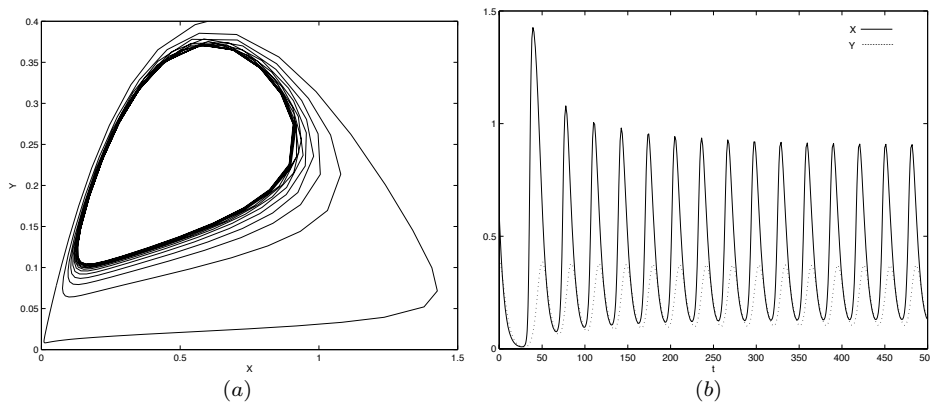


Figura 12. (a) Retrato fase del sistema (32) que ilustra una órbita periódica cerca de $E^* = (X^*, Y^*) = (0.4233, 0.2624)$ cuando los parámetros son como en la figura 11 excepto por $f = 0.81 > f^*$. (b) Oscilaciones de las poblaciones de presas y depredadores al transcurrir el tiempo. (La curva sólida representa la densidad de población de las presas y la punteada la de los depredadores.)

retrato fase de esta solución se ilustra en la figura 11.a. Claramente la solución es una espiral estable que converge a E^* . En la figura 11.b se ilustran las poblaciones de presas y depredadores que convergen a sus valores de estados estables X^* y Y^* respectivamente, en tiempo finito.

Si gradualmente aumentamos el valor de la tasa de conversión f (manteniendo fijos el resto de los parámetros), se observa que el comportamiento del sistema cambia cuando f pasa a través del valor de bifurcación $f^* = 0.8048$ (el cual se obtiene del teorema 9.2). Para

$f = 0.81 > f^*$, vemos que $\Delta = 0.0056 > 0$, y por lo tanto, por el teorema 9.1, $E^* = (X^*, Y^*) = (0.4233, 0.2624)$ es inestable. El retrato de fase correspondiente es una órbita periódica alrededor de $E^* = (X^*, Y^*)$ (ver figura 12.a). En este caso, las oscilaciones de las poblaciones de presas y depredadores se ilustran en la figura 12.b.

Así pues, al usar la tasa de conversión f como control, es posible romper el comportamiento estable del sistema y llevarlo a un estado inestable. Con este control también es posible mantener las poblaciones dentro de ciertos niveles deseados.

10. Otras modificaciones

10.1 Efectos de retraso del tiempo

En la discusión anterior hemos supuesto que la tasa de cambio del tamaño de la población $\frac{dN_i}{dt}$ depende únicamente del tamaño instantáneo de la población $N_i(t)$. Sin embargo, nos encontramos en la situación en la que $\frac{dN_i}{dt}$ también depende de los tamaños de la población en instantes de tiempo anteriores, i. e. de $N_i(t - \tau)$ con $\tau \geq 0$.

La respuesta de la tasa de crecimiento puede retrasarse debido a diversas razones:

1. Periodo de maduración (e. g. el periodo requerido para que una larva se convierta en adulto).
2. Periodo de gestación (e. g. el periodo necesario para que un depredador digiera una presa).
3. Etcétera.

Así, podemos seguir modificando el modelo (24) y obtener

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= rN_1 \left(1 - \frac{N_1}{K} \right) - \frac{\beta N_1 N_2}{\alpha N_2 + N_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= \left(-d + \frac{c\beta N_1(t - \tau)}{\alpha N_2(t - \tau) + N_1(t - \tau)} \right) N_2, \end{aligned}$$

con $\frac{dN_1}{dt} = \frac{dN_2}{dt} = 0$ para $(N_1, N_2) = (0, 0)$ y con condiciones iniciales $N_1(\theta) = \phi_1(\theta)$ y $N_2(\theta) = \phi_2(\theta)$ con $\phi_i(\theta) \geq 0$ (con $i = 1, 2$), y para toda $\theta \in [-\tau, 0]$, donde $\phi_i(\theta)$ son funciones continuas en $\theta \in [-\tau, 0]$. Para tener significado biológico, suponemos también que $\phi_i(0) > 0$ (con $i = 1, 2$).

10.2 Ruido

Finalmente, podemos suponer que las fluctuaciones en el medio ambiente se manifestarán principalmente como fluctuaciones tanto en el

coeficiente de crecimiento intrínseco de las presas, r , como en la mortalidad de los depredadores, d , ya que estos son los parámetros principales sujetos al acoplamiento de depredador-presa en estos medios ambientes. Entonces el comportamiento de (23) en un ambiente aleatorio se enmarcará en el contexto del siguiente modelo:

$$\frac{dN_1}{dt} = \left(r + \eta_1(t) - \frac{r}{K} N_1 \right) N_1 - \frac{\beta N_1 N_2}{\alpha + N_1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (-d + \eta_2(t)) N_2 + \frac{c\beta N_1 N_2}{\alpha + N_1},$$

donde los términos de perturbación $\eta_1(t)$ y $\eta_2(t)$ son ruidos coloreados independientes (o procesos Ornstein-Uhlenbeck), que son ruidos realistas. La esperanza matemática y la función de correlación de los procesos $\eta_j(t)$ están dados por $\langle \eta_j(t) \rangle = 0$, $\langle \eta_j(t_1) \eta_j(t_2) \rangle = \epsilon_j \delta_j \exp(-\delta_j |t_1 - t_2|)$ (con $j = 1, 2$), donde $\epsilon_j (> 0)$ y $\delta_j^{-1} (> 0)$ son respectivamente la intensidad y el tiempo de correlación del ruido $\eta_j(t)$ y $\langle \cdot \rangle$ representa el promedio en conjunto del proceso estocástico.

Si $\delta_j^{-1} \rightarrow 0$, entonces $\eta_j(t) \rightarrow \sqrt{2\epsilon_j} \xi_j(t)$, donde $\xi_j(t)$ son variables aleatorias independientes con distribución normal estándar (esperanza cero y varianza uno), i. e. ruido blanco caracterizado por $\langle \xi_j(t) \rangle = 0$ y $\langle \xi_j(t_1) \xi_j(t_2) \rangle = \delta(t_1 - t_2)$ (con $j = 1, 2$), donde $\delta(t)$ es la función delta de Dirac.

Agradecimientos. El Dr. G. Samanta agradece a la TWAS-UNESCO y a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el apoyo financiero. Agradece también al Prof. Javier Bracho Carpizo y al Prof. Marcelo Aguilar del Instituto de Matemáticas de la UNAM por su apoyo y estímulo. Los autores agradecen también a los árbitros anónimos y a la Coordinadora Editorial de Miscelanea Matemática, la Dra. Ana Meda Guardiola, por su cuidadosa lectura y por sus valiosos comentarios y sugerencias, mismos que nos ayudaron para mejorar significativamente la presentación de este trabajo.

Bibliografía

- [1] J. F. Andrews, «A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates», *Biotechnol. Bioeng.*, vol. 10, 1968, 707–723.
- [2] E. J. Ávila Vales, «Coexistencia para un sistema con dos especies en competencia», *Miscelanea Matemática*, vol. 30, 2000, 17–25.
- [3] W. E. Boyce y R. DiPrima, *Elementary differential equations and boundary value problems*, Wiley, 2005.
- [4] M. Braun, *Differential equations and their applications*, Springer Verlag, Berlin, 1983.
- [5] L. Esteva Peralta y M. Falconi Magaña, *Biología matemática. un enfoque desde los sistemas dinámicos*, Las Prensas de Ciencias, 2012.

- [6] A. G. Estrella González, G. E. García Almeida y E. J. Ávila Vales, «Estabilidad local de ecuaciones diferenciales ordinarias con retardo y aplicaciones», *Miscelanea Matemática*, vol. 51, 2010, 73–92.
- [7] J. L. Gutiérrez y F. Sánchez-Garduño, *Matemáticas para las ciencias naturales*, Sociedad Matemática Mexicana, 1998, Número 11 de series de textos de la Sociedad Matemática Mexicana.
- [8] J. Hale, *Ordinary differential equations*, Wiley-Interscience, New York, 1969.
- [9] C. Holling, «The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european sawfly», *Can. Entomol.*, vol. 91, 1959, 293–320.
- [10] ———, «Some characteristics of simple types of predation and parasitism», *Can. Entomol.*, vol. 91, 1959, 385–398.
- [11] W. Horsthemke y R. Lefever, *Noise induced transitions*, Springer-Verlag, Berlin, 1984.
- [12] M. Kot, *Elements of mathematical ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [13] A. Lotka, *Elements of physical biology*, The Williams and Wilkins Co., Baltimore, 1925.
- [14] A. Maity y G. Samanta, «Deterministic and stochastic analysis of a prey-dependent predator-prey system», *International Journal of Mathematical Education in Science and Technology*, vol. 36, 2005, 65–83.
- [15] ———, «Deterministic and stochastic analysis of a ratio-dependent prey-predator system», *International Journal of Systems Science*, vol. 37, 2006, 817–826.
- [16] T. Malthus, *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of mr. godwin, m. condorcet and other writers*, J. Johnson, London, 1798. Reprint, University of Michigan Press, U.S.A., 1959.
- [17] R. May, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, 1973.
- [18] ———, «Stability in randomly fluctuating versus deterministic environment», *Am. Nat.*, vol. 107, 1973, 621–650.
- [19] J. Murray, *Mathematical biology i*, Springer-Verlag, 2004.
- [20] M. Nuñez López y J. X. Velasco Hernández, «Competencia y superinfección en plagas y enfermedades», *Miscelanea Matemática*, vol. 49, 2009, 63–82.
- [21] E. Pielou, *Mathematical ecology*, A Wiley-Interscience Publication, John-Wiley and Sons, New York, 1977.
- [22] F. Sánchez Garduño, V. Castellanos Vargas, I. Quilantán Ortega y G. C. Velázquez López, «Matemáticas en la distribución espacial de poblaciones», *Miscelanea Matemática*, vol. 48, 2009, 75–101.
- [23] F. Sánchez Garduño, P. Miramontes y J. L. Gutiérrez, *Clásicos de biología matemática*, Siglo XXI-CEICH, UNAM, 2002.
- [24] J. M. Smith, *Models in ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, 1975.
- [25] Y. M. Svirezhev y D. O. Logofet, *Stability of biological communities*, Mir Publisher, Moscow, 1983.
- [26] J. X. Velasco Hernández, «Sobre enfermedades infecciosas», *Miscelanea Matemática*, vol. 29, 1999, 51–72.
- [27] ———, «Modelos matemáticos en epidemiología: enfoques y alcances», *Miscelanea Matemática*, vol. 44, 2007, 11–27.
- [28] P. F. Verhulst, «Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement», *Corr. Math. Phys.*, vol. 10, 1938, 113–121.
- [29] V. Volterra, «Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi», *Mem. Acad. Lincei Roma 2*, 1926, 31–113.
- [30] D. Xiao y S. Ruan, «Global dynamics of a ratio-dependent predator-prey system», *Journal of Mathematical Biology*, vol. 43, 2001, 268–290.