

UACM

Universidad Autónoma
de la Ciudad de México

NADA HUMANO ME ES AJENO

COLEGIO DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

LICENCIATURA EN MODELACIÓN MATEMÁTICA

Modelos de dinámica poblacional con dos especies

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN MODELACIÓN MATEMÁTICA

PRESENTA

VERÓNICA PÉREZ DÍAZ

DIRECTOR

DR. FELIPE ALFARO AGUILAR

Ciudad de México, octubre de 2025.

SISTEMA BIBLIOTECARIO DE INFORMACIÓN Y DOCUMENTACIÓN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE LA CIUDAD DE MÉXICO COORDINACIÓN ACADÉMICA

RESTRICCIONES DE USO PARA LAS TESIS DIGITALES

DERECHOS RESERVADOS[©]

La presente obra y cada uno de sus elementos está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor; por la Ley de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México, así como lo dispuesto por el Estatuto General Orgánico de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México; del mismo modo por lo establecido en el Acuerdo por el cual se aprueba la Norma mediante la que se Modifican, Adicionan y Derogan Diversas Disposiciones del Estatuto Orgánico de la Universidad de la Ciudad de México, aprobado por el Consejo de Gobierno el 29 de enero de 2002, con el objeto de definir las atribuciones de las diferentes unidades que forman la estructura de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México como organismo público autónomo y lo establecido en el Reglamento de Titulación de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México.

Por lo que el uso de su contenido, así como cada una de las partes que lo integran y que están bajo la tutela de la Ley Federal de Derecho de Autor, obliga a quien haga uso de la presente obra a considerar que solo lo realizará si es para fines educativos, académicos, de investigación o informativos y se compromete a citar esta fuente, así como a su autor ó autores. Por lo tanto, queda prohibida su reproducción total o parcial y cualquier uso diferente a los ya mencionados, los cuales serán reclamados por el titular de los derechos y sancionados conforme a la legislación aplicable.

Agradecimientos

A Dios que me ha permitido cumplir con cada una de mis metas.

A mis padres Aniceto y Leonor por todo el apoyo que me dieron y su confianza.

A mis hermanos Fabiola, Marcos y Araceli por estar siempre a mi lado apoyándome. En especial, Araceli por tenerme mucha paciencia.

A mi sobrina Amairany por ser una motivación y alguien muy especial en mi vida.

A la Universidad Autónoma de la Ciudad de México por abrirme las puertas de sus instalaciones y darme la oportunidad de tener mi formación profesional.

Al Dr. Felipe Alfaro Aguilar por su conocimiento, disposición, observaciones y paciencia al ayudarme a la realización de este trabajo.

Al Dr. Igor Peña Ibarra, al Dr. José Alfredo Uribe Alcántara y al Dr. Isaías López Morales, por aceptar ser mis lectores de tesis, por sus conocimientos, comentarios y sugerencias.

A Daniela Revilla, Jesus Carrera y Sara Polinar por toda su ayuda, motivación, consejos para seguir adelante y por brindarme su amistad.

Índice

Índice de Figuras	5
Objetivos	6
Introducción	8
1 Modelos con una especie	10
1.1 Introducción	10
1.2 Modelo exponencial	10
1.2.1 Caso continuo	11
1.2.2 Caso discreto	12
1.3 Modelo logístico	13
2 Modelos Depredador-Presa	16
2.1 Introducción	16
2.2 Teoría cualitativa de EDO	16
2.2.1 Definiciones y resultados generales	16
2.2.2 Modelo general de estudio	21
2.3 Modelo Lotka-Volterra	23
2.3.1 Introducción	23
2.4 Depredador-Presa con crecimiento logístico para la presa	37
2.5 Depredador-Presa con crecimiento logístico para ambas especies	52
2.6 Depredador-Presa con ciclo límite	60
3 Modelos de competencia o colaboración entre especies	73
3.1 Introducción	73
3.2 Competencia entre especies	73
3.3 Cooperación entre especies	87
Conclusiones	97
Anexo	100
Bibliografía	103

Índice de Figuras

1.1	Crecimiento exponencial.	12
1.2	Crecimiento logístico. Inicia con un comportamiento de tipo exponencial, después converge a k , la capacidad de soporte del ecosistema. La curva superior representa el caso donde hay sobrepoblación.	15
2.1	Retratos fase del sistema $\dot{x} = Ax$, donde A es una matriz 2×2	19
2.2	El retrato fase y sus 6 soluciones explícitas.	25
2.3	Isoclinas nulas.	26
2.4	Campo de direcciones de Lotka-Volterra para $\alpha = 3$	27
2.5	Algunas posibles dinámicas locales alrededor del punto de equilibrio P_2	27
2.6	Las gráficas cóncavas de F , G y V	29
2.7	El retrato fase alrededor del punto de equilibrio $(1, 1)$ con $\alpha = 1$	30
2.8	Oscilación de presas $u(\tau)$ y depredadores $v(\tau)$	31
2.9	En una vecindad del punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ las curvas son casi elipses.	34
2.10	Promedios $\bar{u}$ y $\bar{v}$ de presas y depredadores en un ciclo.	35
2.11	El sistema (2.14) tiene ocho soluciones explícitas, tres corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 y P_3 , y cinco corresponden a los intervalos que generan los puntos de equilibrio sobre los ejes cartesianos.	38
2.12	La gráfica de $D = \gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma)$	41
2.13	Dinámica local de puntos de equilibrio según el valor de γ	43
2.14	Clasificación de retratos fase según el valor de γ	44
2.15	Cota inferior de $v(\tau)$	46
2.16	Cota superior de $v(\tau)$	47
2.17	Dinámica global del modelo Depredador-Presa con crecimiento logístico para la presa. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.	51
2.18	El sistema (2.20) tiene diez soluciones explícitas, cuatro corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 , P_3 y P_4 , y las restantes seis corresponden a los intervalos que generan estos puntos sobre los ejes cartesianos.	54
2.19	Trayectorias alrededor de P_4 obtenidas por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.	57
2.20	Clasificación de retratos fase según el valor de γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.	58
2.21	Comportamiento logístico de las presas en ausencia de los depredadores.	61
2.22	Puntos de equilibrio P_1 , P_2 y P_3 , y soluciones sobre los ejes cartesianos.	63

Índice de Figuras

2.23	L_1 y L_2 generan tres retratos fase distintos: a) L_1 y L_2 se intersecan en P_3 , b) L_1 y L_2 no se intersecan, c) L_2 no existe.	63
2.24	Comportamiento local de P_3	66
2.25	Existen dos retratos fase, en el primero P_3 existe, en el segundo no. . . .	67
2.26	Dinámica global del modelo Depredador-Presa con ciclo límite. Siempre que P_3 exista, uno de estos dos casos, a) o b), se cumple.	70
2.27	Dinámica global. El depredador se extingue, y la presa tiende hacia su equilibrio logístico.	71
3.1	El sistema (3.2) tiene diez soluciones explícitas, cuatro corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 , P_3 y P_4 , y seis corresponden a los intervalos que generan los puntos de equilibrio sobre los ejes cartesianos.	75
3.2	Trayectorias obtenidas por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.	79
3.3	Clasificación de retratos fase según los valores de β y γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.	81
3.4	Dinámica global del modelo de competencia entre especies. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.	86
3.5	Puntos de equilibrio del sistema (3.5), donde P_2 y P_3 corresponden a los equilibrios logísticos de cada especie.	88
3.6	Comportamiento local del punto de equilibrio atractor P_4 . Dibujo obtenido con $\beta = 2$ y $\gamma = 2$	91
3.7	Rectas isoclinas L_1 y L_2 , y sus pendientes m_1 y m_2 , respectivamente. . .	92
3.8	Clasificación de retratos fase según los valores de β y γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.	93
3.9	Dinámica global del modelo de cooperación entre especies. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.	96

Objetivos

Objetivos Generales

- Estudiar la dinámica poblacional en ecosistemas con dos especies empleando modelos matemáticos no lineales.
- Un ejercicio fundamental a lo largo de esta tesis será realizar las interpretaciones biológicas de los resultados matemáticos que se obtengan.
- Buscamos que desde el planteamiento del modelo matemático, y a lo largo de toda la investigación, haya un acompañamiento entre el lenguaje estrictamente matemático y su significado biológico.
- Partiendo del hecho que las ecuaciones diferenciales de los modelos analizados son no lineales y no se pueden resolver de forma exacta, quedan dos caminos que se buscan explorar:
 - Integración numérica con el método de Runge-Kutta de orden 4.

Esta evidencia numérica es válida únicamente para los valores específicos de los parámetros utilizados en los programas de cómputo.
 - Usar la teoría cualitativa de EDO's para inferir propiedades de las soluciones. Estas propiedades se sustentan en demostraciones matemáticas rigurosas.

Se busca realizar un análisis exhaustivo del comportamiento de las soluciones. Esto es para todas las regiones de valores posibles de los parámetros del modelo.

El análisis mencionado en el párrafo anterior, necesariamente lleva a obtener una clasificación completa de dinámicas cualitativamente distintas en cada modelo matemático.

Objetivos específicos

- Utilizar la programación en Python para hacer integración numérica de las ecuaciones diferenciales, y graficar las soluciones.

La ventaja es que podemos ilustrar en forma gráfica el comportamiento poblacional de ambas especies, y observar con más claridad sus interacciones.

La desventaja es que el programa de cómputo sólo grafica soluciones específicas con valores específicos de los parámetros.

Índice de Figuras

- Se busca recopilar información sobre el modelo histórico depredador-presa de Lotka-Volterra, además de investigar algunas generalizaciones de este modelo.
- Investigar lo que sucede cuando dos especies compiten o cooperan entre si.

Introducción

Este es un trabajo de la rama de Biología Matemática o Biomatemática. En particular, estudiamos la dinámica poblacional en ecosistemas de dos especies, por ejemplo, el lince y la liebre, el primero es depredador y el segundo su presa. La investigación de nuestro marco teórico son las ecuaciones diferenciales ordinarias, así que los modelos matemáticos, en general, son sistemas de dos ecuaciones diferenciales no lineales.

En el Capítulo 1 nos dedicamos a analizar modelos con una especie. En el primer caso, el conocido *modelo de Malthus* que sólo considera nacimientos y no hay limitaciones de espacio o alimentos, lo que lleva a un crecimiento exponencial de la población (Blanchard et al., 1999, p. 4, [5]). El segundo modelo es más realista, en el sentido de que considera más factores, como son la mortandad, limitaciones de espacio o de alimentos. Esto se conoce como el *modelo logístico*, y su variación poblacional es el *crecimiento logístico*.

En el Capítulo 2 se estudian modelos de dos especies de tipo depredador-presa. Sus modelos matemáticos corresponden a sistemas de dos ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales.

El primer caso que abordamos es el modelo clásico de Lotka-Volterra, el cual surge después de la Primera Guerra Mundial en el año 1920. El motivo fue el descubrimiento de los pescadores sobre el aumento considerable de los peces depredadores en el mar Adriático, lo que era de evidente preocupación, pues las presas de los peces depredadores también son alimento para los seres humanos (Díaz, 1996, p. 16, [8]). La investigación consiste en recopilar los principales resultados existentes de nuestro interés, sobre este modelo.

La primera variante del modelo Lotka-Volterra incorpora un término logístico en la ecuación diferencial de las presas, lo que desde un punto de vista biológico significa incluir problemas exclusivamente entre presas, como son limitaciones de espacio o de alimento. El siguiente modelo incluye crecimiento logístico en ambas especies. Por último, cerramos el capítulo con un modelo depredador-presa con un ciclo límite, que para crear esta solución periódica aislada es necesario introducir funciones genéricas en ambas ecuaciones diferenciales, conservando propiedades como el crecimiento logístico de la presa.

En el Capítulo 3 incluimos dos modelos matemáticos con crecimiento logístico en ambas especies, pero ya no son del tipo depredador-presa. En el primer modelo, las dos especies compiten entre sí por los recursos del ecosistema, por ejemplo, el león y la hiena. En el segundo modelo, las dos especies cooperan para su beneficio mutuo, por ejemplo,

Índice de Figuras

el camarón limpiador y algunos peces grandes. Como es natural predecir, esta diferencia entre competir y cooperar, lleva a resultados diametralmente opuestos y sorprendentes.

Es importante señalar que todas las gráficas incluidas en este documento fueron realizadas utilizando programación numérica en Python, la cual es una herramienta esencial que nos permite visualizar el retrato fase de las ecuaciones diferenciales.

1 Modelos con una especie

1.1. Introducción

Muchos ecólogos de poblaciones ocupan varios métodos matemáticos para poder estudiar la dinámica de poblaciones, los cuales permiten comprender y predecir cómo varía el tamaño de una población a lo largo del tiempo. Estos métodos o modelos, planteados mediante ecuaciones diferenciales ordinarias, dependen de multitud de factores. En el extremo de la simplicidad, se considera el crecimiento poblacional sin restricciones ambientales y fisiológicas, es decir, se incluye únicamente la tasa de natalidad, y al ejercicio resultante se le conoce con el nombre de modelo exponencial o modelo de Malthus.

Un siguiente intento por acercarnos al crecimiento poblacional real de una especie, incluye, además de considerar el factor de natalidad, limitaciones a su crecimiento que pueden suceder por mortandad, falta de espacio, escasez de alimento, etc. Este término limitante se conoce como factor logístico, y el nuevo modelo matemático es conocido como el modelo logístico.

Con el primer modelo se gana en simplicidad matemática, pero se pierde en que el crecimiento poblacional resulta ser de tipo exponencial. En el mejor de los casos, una especie tiene crecimiento exponencial sólo durante un determinado intervalo de tiempo, y después empieza a decrecer la velocidad de crecimiento, y esto es justamente lo que sucede con el segundo modelo, ya que bajo diversas circunstancias, la densidad de la población va cambiando, y esto provoca una variedad de interacciones que tienden a regular y modificar su tamaño.

Estos modelos de una sola especie son la base para el análisis de sistemas más complejos, y su estudio nos ayuda a entender los principios fundamentales de la dinámica poblacional.

1.2. Modelo exponencial

Para iniciar el estudio de los modelos poblacionales, un buen principio es simplificar el análisis considerando el caso de una especie aislada, lo que nos permitirá tener un modelo matemático simple y fácil de estudiar.

El modelo exponencial o modelo de Malthus es un modelo de crecimiento que se utiliza en la dinámica de poblaciones, y se caracteriza por su simplicidad al considerar únicamente que la tasa de crecimiento depende sólo de la natalidad. Dicho modelo se ocupa cuando una especie entra en contacto con un nuevo hábitat, donde hay alimento ilimitado y no hay depredadores u otros factores que tiendan a limitar su crecimiento.

De esta manera se genera lo que se conoce como crecimiento exponencial. Este tipo de crecimiento solemos verlo de forma acotada, por un tiempo limitado. Por ejemplo, el caso de la reciente pandemia del COVID, en su periodo de contagios más intenso.

1.2.1. Caso continuo

Sea P el número de individuos de una especie en un sistema cerrado. El alimento es ilimitado, no hay otra especie que afecte el crecimiento de la especie en estudio. Entonces se puede decir que la rapidez de crecimiento $\frac{dP}{dt}$ de la población P depende de la población en general, es decir, $\frac{dP}{dt} = f(P)$, donde $f(P) = kP$ es el caso más simple. Finalmente, el modelo queda dado por

$$\frac{dP}{dt} = kP, \quad (1.1)$$

donde $k > 0$ es la constante de proporcionalidad.

Resolviendo esta ecuación diferencial ordinaria por el método de variables separables, encontramos que la población $P(t)$ crece de forma exponencial:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= kP, \\ \int \frac{dP}{P} &= \int k dt, \\ \boxed{P} &= \boxed{ce^{kt}}. \end{aligned}$$

Como condición inicial, consideremos que la población inicial es P_0 , es decir, que la población al tiempo $t = 0$ es $P = P_0$. Entonces,

$$P_0 = P(0) = ce^{k0} = c.$$

Por lo tanto,

$$\boxed{P(t) = P_0 e^{kt}}. \quad (1.2)$$

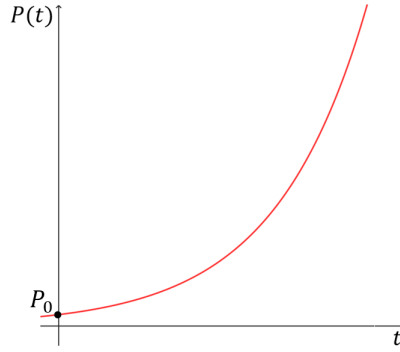


Figura 1.1. Crecimiento exponencial.

En la Figura (1.1) podemos ver el crecimiento en una población de forma exponencial.

1.2.2. Caso discreto

El siguiente análisis está hecho principalmente para especies que se reproducen sólo en ciertas etapas del año. Por ejemplo, la mariposa monarca, cuando llega a Michoacán se reproduce, y después quienes emprenden el viaje de regreso hacia los países del norte, son las hijas, o sea, la nueva generación.

El modelo discreto que desarrollamos a continuación está pensado para el caso en que una generación tiene muy poca o ninguna interacción con la siguiente generación, justificando el no uso de la continuidad en el tiempo, como sucede en el ejemplo descrito en el párrafo anterior. Discretizando el tiempo en lapsos de tiempo Δt , se genera un incremento poblacional $\Delta P = P_{n+1} - P_n$. Por tanto,

$$\begin{aligned}\frac{\Delta P}{\Delta t} &= kP_n, \\ \Delta P &= kP_n \Delta t, \\ P_{n+1} - P_n &= kP_n \Delta t, \\ P_{n+1} &= P_n(1 + k\Delta t),\end{aligned}$$

haciendo $l = 1 + k\Delta t$, obtenemos

$$\boxed{P_{n+1} = lP_n.}$$

Aquí podemos ver que cada generación nueva depende sólo de la generación anterior. En general, expresiones de este tipo se llaman relaciones de recurrencia y se caracterizan porque cada nueva generación depende de una o varias generaciones anteriores.

Tomando a P_0 como la población inicial y usando esta fórmula de recurrencia, tenemos que $P_1 = lP_0$, $P_2 = lP_1 = l^2P_0$, $P_3 = lP_2 = l^3P_0, \dots$, etc. En general,

$$\boxed{P_n = l^n P_0.} \tag{1.3}$$

Un ejemplo que ilustra este modelo discreto, lo encontramos en el libro de *Carl Sagan* “*miles de millones*”. (Sagan, 1999, [14]). En el se describe la situación hipotética de una bacteria, que a los 15 minutos de vida se divide en dos bacterias hijas, así al cabo de una hora se han producido cuatro duplicaciones, o sea, hay $2^4 = 16$ bacterias. Y al final del día ya son $2^{4 \cdot 24} = 2^{96}$ bacterias, o sea,

$$\approx 800\,000\,000\,000\,000\,000\,000\,000\,000\,000,$$

un número del orden de 10^{29} bacterias. Esto casi coincide con el número real de bacterias, que se estima hay en nuestro planeta, 10^{30} . (Cervantes, 2015, [6]).

Generación	Minutos	Bacterias	Horas	Bacterias
0	0	1	0	0
1	15	2	1	16
2	30	4	2	256
3	45	8	3	4 096
4	60	16	4	65 536
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
x	$15x$	2^x	10	1 099 511 627 776

Considerando que una bacteria pesa alrededor de una billonésima parte de un gramo, al finalizar el primer día, los descendientes de la bacteria original pesarán $2^{96} \times 10^{-12}$ gramos $\approx 8 \times 10^{10}$ Ton. Una cantidad que representa una masa igual al peso de todo el mundo vegetal de la Tierra!. Y finalmente transcurridas 9 horas del segundo día, las bacterias ya pesarían tanto como el planeta Tierra, $2^{4 \times 33} \times 10^{-12}$ gramos $\approx 10^{24}$ kg. (Cervantes, 2015, [6]).

1.3. Modelo logístico

El modelo logístico o modelo de Verhulst es más realista que el anterior, y se caracteriza por incluir, además de la natalidad, factores limitantes como la mortandad o escasez de alimentos o de espacio. En general, consideramos que el ecosistema tiene una capacidad máxima de soporte poblacional k , lo que significa que si la población es mayor que esta cantidad, entonces tendrá que decrecer por las limitaciones ya referidas. Este decrecimiento es asintótico.

El modelo está dado por

$$\frac{dP}{dt} = r \left(1 - \frac{P}{k} \right) P, \quad (1.4)$$

donde $r > 0$ es la tasa de crecimiento y k es la población máxima que soporta el ecosistema de forma estable.

Las siguientes conclusiones se deducen de este modelo.

- Si $P < k$, entonces la derivada es positiva y la población crece.
- Si $P > k$, entonces hay sobrepoblación, la derivada es negativa, y la población decrece.
- Si P es pequeño con respecto a k , entonces P/k es cercano a cero, y es una buena aproximación omitir el término cuadrático, quedando sólo la parte lineal, lo que representa un crecimiento cuasi exponencial.

Se puede obtener la solución exacta usando técnicas ordinarias de integración, en este caso, integración por partes. Primero observemos que la ecuación se puede reescribir así

$$\frac{d}{dt} \frac{P}{k} = r \left(1 - \frac{P}{k} \right) \frac{P}{k}.$$

Esto nos permite normalizar la ecuación diferencial, es decir, podemos reescalar el valor de la población y desaparecer un parámetro. Para esto definimos $Q := \frac{P}{k}$, entonces

$$\boxed{\frac{dQ}{dt} = r(1 - Q)Q.}$$

Ahora resolvemos por el método de separación de variables.

$$\int \left[\frac{1}{Q} + \frac{1}{1 - Q} \right] dQ = \int r dt.$$

Después de resolver ambas integrales y despejar Q , obtenemos

$$\boxed{Q = \frac{1}{\frac{1}{ce^{rt}} + 1}.$$

Aquí observemos que si hacemos que el tiempo tienda al infinito, $t \rightarrow \infty$, entonces $Q \rightarrow 1$, lo que implica que la población P converge a k . Esto es cierto para cualquier valor positivo de la población inicial. Ilustramos este comportamiento del modelo logístico en la Figura 1.2.

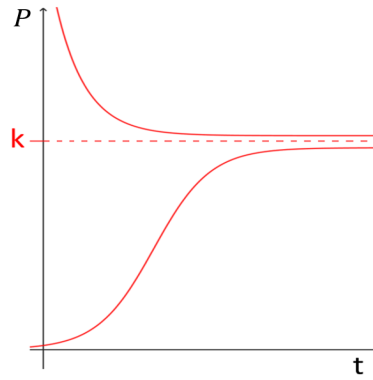


Figura 1.2. Crecimiento logístico. Inicia con un comportamiento de tipo exponencial, después converge a k , la capacidad de soporte del ecosistema. La curva superior representa el caso donde hay sobrepoblación.

Conclusión. El crecimiento exponencial puede ser útil para un estudio inicial donde no hay restricciones en el crecimiento de la población, como limitaciones de espacio o escasez de alimento, provocando que el crecimiento sea exponencial. Esto es algo que en la realidad no puede durar por tiempo indefinido, como el caso de la pandemia por COVID que mencionábamos en párrafos anteriores. Y esto es justamente lo que sucede con el segundo modelo de este capítulo, el modelo logístico, en donde se introducen restricciones que pueden deberse a mortandad, limitaciones de espacio o alimento, etc. Dado que estas limitaciones provienen dentro de la misma especie, y no por causas externas, es que en lo sucesivo las denominaremos *autolimitaciones*. Matemáticamente esta autolimitación de la especie se refleja en la presencia de un término cuadrático, llamado el término logístico y representa la autolimitación de la especie. En forma gráfica, este cambio genera una curva en forma de S, donde el crecimiento inicialmente es exponencial, luego el incremento de población provoca las autolimitaciones, y entonces el crecimiento disminuye hasta terminar con una velocidad de crecimiento que converge a cero, al tiempo que la población tiende a su capacidad máxima que el ecosistema es capaz de soportar en equilibrio.

2 Modelos Depredador-Presa

2.1. Introducción

Los modelos depredador-presa son una herramienta fundamental en la ecología matemática para describir y analizar las interacciones entre dos especies, una que actúa como presa y otra como depredador. Estos modelos permiten estudiar la evolución de ambas especies, incluyendo distintos factores biológicos como son las tasas de reproducción y mortandad, entre otros elementos.

Uno de los modelos más conocidos es el de Lotka-Volterra, desarrollado de forma independiente por Alfred Lotka y Vito Volterra en la década de 1920. Posteriormente se han propuesto variantes que incorporan factores adicionales, como es la capacidad de soporte del ecosistema, es decir, incluir el término logístico en el modelo matemático. Estas extensiones buscan representar de forma más realista la complejidad de los ecosistemas naturales.

Comprender los modelos depredador-presa han permitido predecir comportamientos poblacionales reales muy interesantes, como veremos a lo largo de este capítulo.

2.2. Teoría cualitativa de EDO

2.2.1. Definiciones y resultados generales

- **Sistema autónomo.** Un sistema de primer orden se llama *autónomo* cuando el campo vectorial f no depende explícitamente del tiempo:

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

donde $x \in \mathbb{R}^n$ y $f : \mathbb{R}^n \longrightarrow \mathbb{R}^n$. (Braun, 1983, p. 376, [4]).

- **Solución.** Una solución del sistema (2.1) es una función $x(t)$ definida sobre algún intervalo I , y que satisface $\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t))$.
- **Teorema de Existencia y Unicidad.** Sea E un subconjunto abierto de $\mathbb{R}^n$ que contiene x_0 , y supongamos que $f \in C^1(E)$. Entonces existe $a > 0$ tal que el

problema con valor inicial

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

tiene una solución única $x(t)$ en el intervalo $[-a, a]$.

Aquí $f \in C^1(E)$ se lee como “ f es de clase C^1 en E ”, y significa que todas sus primeras derivadas parciales de f existen y son continuas en E . (Braun, 1983, p. 414, [4]).

- **Punto de equilibrio.** El punto $p_0 \in \mathbb{R}^n$ se llama *punto de equilibrio o punto crítico* del sistema (2.1) si $f(p_0) = 0$. Tales puntos son soluciones constantes de este sistema para todo tiempo. (Braun, 1983, p. 372, [4]).

- **Retrato fase.** Es el conjunto de todas las curvas solución $x(t)$ del sistema (2.1) representadas en el espacio $\mathbb{R}^n$ (el espacio donde está la variable x , sin incluir el tiempo).

Si $n = 2$ se denomina *plano fase*.

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

- **Tipos de puntos de equilibrio.** Sea el sistema lineal $\dot{x} = Ax$, donde A es una matriz 2×2 y $x \in \mathbb{R}^2$. (Braun, 1983, p. 333, [4]). (Perko, 2001, p. 20, [12]).

Si λ es valor propio de A , y u es su correspondiente vector propio, entonces es fácil probar que $e^{\lambda t}u$ es una solución particular del sistema lineal. Entonces la solución general es

$$x = c_1 e^{\lambda_1 t} u_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} u_2. \quad (2.2)$$

Esto es cierto porque el conjunto de soluciones de $\dot{x} = Ax$ tiene estructura de espacio vectorial, es decir, se cumplen las dos cerraduras.

- Cerradura de la suma. La suma de dos soluciones particulares x_1 y x_2 es otra solución. Esto se deduce al sumar las ecuaciones $\dot{x}_1 = Ax_1$, $\dot{x}_2 = Ax_2$.

$$\frac{d}{dt}(x_1 + x_2) = \dot{x}_1 + \dot{x}_2 = Ax_1 + Ax_2 = A(x_1 + x_2).$$

- Cerradura de multiplicación por escalares. Si x_1 es una solución y c_1 es una constante, entonces $c_1 x_1$ es otra solución.

La solución general (2.2) produce diferentes retratos fase que dependen de los valores propios λ_1 y λ_2 , y en cada caso. El origen $(0,0)$, que es un punto de equilibrio, recibe diferentes nombres que son representativos de la dinámica a su alrededor:

- Punto silla, si $\lambda_1 > 0$ y $\lambda_2 < 0$.

Claramente la solución $e^{\lambda_1 t} u_1$ diverge al infinito en la dirección de u_1 , y la solución $e^{\lambda_2 t} u_2$ converge hacia el origen, cuando $t \rightarrow \infty$. Ver Figura 2.1 a).

- Repulsor o fuente, si $\lambda_1 > 0$ y $\lambda_2 > 0$.

Aquí, ambas soluciones $e^{\lambda_1 t} u_1$ y $e^{\lambda_2 t} u_2$ divergen al infinito cuando $t \rightarrow \infty$. Ver Figura 2.1 b).

- Atractor o sumidero, si $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 < 0$.

Ambas soluciones $e^{\lambda_1 t} u_1$ y $e^{\lambda_2 t} u_2$ convergen hacia el origen cuando $t \rightarrow \infty$. Ver Figura 2.1 c).

- Foco, si $\lambda_1 = a + bi$ y $\lambda_2 = a - bi$, donde $a \neq 0$.

Centro, si $a = 0$.

La solución general está dada por

$$x = e^{at}[B\cos(bt) + C\sin(bt)].$$

La expresión entre corchetes es una función periódica de período $\frac{2\pi}{b}$. Entonces según el signo de a , hay tres casos:

- Foco atractor, si $a < 0$. La solución oscila infinitas veces, mientras converge hacia el origen. Ver Figura 2.1 d).
- Centro, si $a = 0$. Las soluciones son periódicas y concéntricas. Ver Figura 2.1 e).
- Foco repulsor, si $a > 0$. La solución diverge hacia el infinito mientras oscila alrededor del origen. Ver Figura 2.1 f).

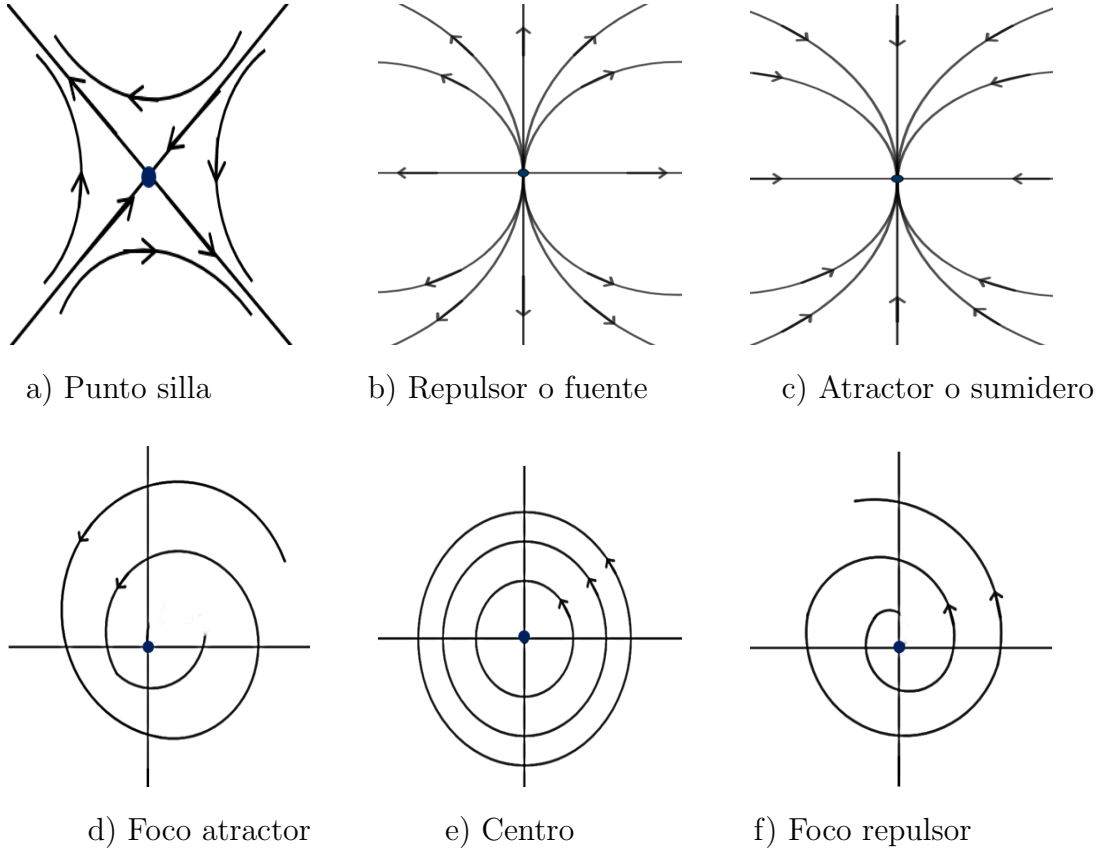


Figura 2.1. Retratos fase del sistema $\dot{x} = Ax$, donde A es una matriz 2×2 .

- **Punto de equilibrio hiperbólico.** Es un punto de equilibrio donde todos los valores propios de la matriz jacobiana $A := Df(p_0)$ tienen parte real no cero. (Perko, 2001, p. 102, [12]).
- **Linealización.** Teorema de Hartman Grobman. La dinámica del sistema (2.1) alrededor de un punto de equilibrio hiperbólico x_0 es cualitativamente equivalente a la dinámica alrededor del origen en el sistema linealizado $\dot{x} = Ax$, es decir, existe un homeomorfismo en una vecindad de x_0 que transforma las órbitas de la ecuación no lineal (2.1) en órbitas del sistema linealizado. (Robinson, 1999, p. 159, [13]).

Sea f_1 y f_2 funciones escalares de $\mathbb{R}^2$ a $\mathbb{R}^1$, y sean $x = x_0 + h_1$ y $y = y_0 + h_2$. La serie de Taylor de f_1 en $p = (x, y)$ con expansión en $p_0 = (x_0, y_0)$ está dada por

$$\begin{aligned} f_1(p) &= f_1(p_0) + f_{1,x}(p_0)h_1 + f_{1,y}(p_0)h_2 \\ &+ \frac{f_{1,xx}(p_0)}{2!}h_1^2 + \frac{f_{1,yy}(p_0)}{2!}h_2^2 + \frac{f_{1,xy}(p_0)}{2!}h_1h_2 + \frac{f_{1,yx}(p_0)}{2!}h_1h_2 + \mathcal{O}(3). \end{aligned}$$

Entonces la serie de Taylor del campo vectorial $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ con $f = (f_1, f_2)$ está dada por

$$\begin{pmatrix} f_1(p) \\ f_2(p) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(p_0) \\ f_2(p_0) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f_{1,x}(p_0) & f_{1,y}(p_0) \\ f_{2,x}(p_0) & f_{2,y}(p_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} + \mathcal{O}(2),$$

es decir,

$$f(p) = f(p_0) + Df(p_0) (p - p_0) + \mathcal{O}(2),$$

donde $Df(p_0)$ es la matriz *Jacobiana* del campo vectorial f . Si además consideramos que p_0 es un punto de equilibrio, es decir, $f(p_0) = 0$, entonces

$$f(p) = Df(p_0) (p - p_0) + \mathcal{O}(2).$$

Entonces para $h_1 \approx 0$ y $h_2 \approx 0$, es claro que los términos de orden 2 y superiores son aún más pequeños por lo que tiene mucho sentido considerar que

$$f(p) \approx Df(p_0) (p - p_0)$$

en una vecindad del punto de equilibrio p_0 .

- **Comportamiento monótono.** Para estudiar la dinámica de los modelos poblacionales, usaremos dos resultados sobre comportamiento monótono de funciones. (Braun, 1983, p. 428, [4]).

Lema 1. Sea $g : [t_0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$ una función monótona creciente (decreciente), con $g(t) \leq c$ ($\geq c$) para alguna constante c . Entonces existe el límite de $g(t)$ cuando $t \rightarrow \infty$.

Demostración. Supongamos que $g(t)$ es monótona creciente para $t \geq t_0$, y $g(t)$ está acotada por arriba. Sea l la menor cota superior de g , es decir, l es el supremo de g , entonces l es el número más pequeño que no es excedido por los valores de $g(t)$ para $t \geq t_0$.

Este número debe ser el límite de $g(t)$ cuando $t \rightarrow \infty$. Para probar esto, sea $\varepsilon > 0$, y observe que existe un tiempo $t_\varepsilon \geq t_0$ tal que $l - g(t_\varepsilon) < \varepsilon$. (Si no existe tal tiempo t_ε , entonces l no es la menor cota superior de g).

Como $g(t)$ es monótono, vemos que $l - g(t) < \varepsilon$ para $t \geq t_\varepsilon$. Esto muestra que

$$l = \lim_{t \rightarrow \infty} g(t).$$

■

Lema 2. Suponga una solución $x(t)$ de (2.1) tiende a un vector ξ cuando t tiende al infinito. Entonces, ξ es un punto de equilibrio de (2.1).

Demostración. Suponga que $x(t) \rightarrow \xi$ cuando $t \rightarrow \infty$. Entonces $x_j(t)$ tiende a ξ_j , donde ξ_j es la j -ésima componente de ξ . Esto implica que $|x_j(t_1) - x_j(t_2)| \rightarrow 0$ cuando $t_1 \rightarrow \infty$ y $t_2 \rightarrow \infty$, ya que

$$\begin{aligned} |x_j(t_1) - x_j(t_2)| &= |(x_j(t_1) - \xi_j) + (\xi_j - x_j(t_2))| \\ &\leq |x_j(t_1) - \xi_j| + |x_j(t_2) - \xi_j|. \end{aligned}$$

En particular, sea $t_1 = t$ y $t_2 = t+h$, para algún número positivo fijo h . Entonces, $|x_j(t+h) - x_j(t)| \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$. Pero

$$x_j(t+h) - x_j(t) = h \frac{dx_j(\tau)}{dt} = hf_j(x_1(\tau), \dots, x_n(\tau)),$$

donde τ es un número entre t y $t+h$. Finalmente, observe que $f_j(x_1(\tau), \dots, x_n(\tau))$ converge a $f_j(\xi_1, \dots, \xi_n)$ cuando $t \rightarrow \infty$.

Por lo tanto, $f_j(\xi_1, \dots, \xi_n) = 0$ para $j = 1, 2, \dots, n$. Esto prueba el Lema 2. ■

2.2.2. Modelo general de estudio

Para este trabajo de tesis, el modelo matemático general que abordaremos es

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a_1 + a_2x + a_3y), \\ \dot{y} &= y(a_4 + a_5x + a_6y), \end{aligned} \tag{2.3}$$

donde los coeficientes pueden ser positivos o negativos. (Díaz, 1996, p. 17, [8]).

- Los términos lineales representan la tasa de crecimiento o decrecimiento exponencial, dependiendo del signo de los coeficientes.
- Los productos xy representan las interacciones entre ambas especies.
- Los términos cuadráticos x^2 y y^2 representan autolimitaciones de cada especie y se conocen como términos logísticos.

Claramente aplica el Teorema de Existencia y Unicidad en el sistema (2.3), ya que todas sus derivadas parciales existen y son continuas, lo que tiene dos consecuencias importantes en el retrato fase:

1. Existencia: Por cualquier punto del plano xy pasa una trayectoria.
2. Unicidad: Cualesquiera dos trayectorias no se pueden intersectar.

Reducción de parámetros. Empecemos por dividir ambas ecuaciones del sistema (2.3) entre a_1 .

$$\begin{aligned}\frac{\dot{x}}{a_1} &= x \left(1 + \frac{a_2}{a_1} x + \frac{a_3}{a_1} y \right), \\ \frac{\dot{y}}{a_1} &= y \left(\frac{a_4}{a_1} + \frac{a_5}{a_1} x + \frac{a_6}{a_1} y \right).\end{aligned}$$

Aquí sustituimos $v := \frac{a_3}{a_1} y$.

$$\begin{aligned}\frac{\dot{x}}{a_1} &= x \left(1 + \frac{a_2}{a_1} x + v \right), \\ \frac{\dot{v}}{a_1} &= v \left(\frac{a_4}{a_1} + \frac{a_5}{a_1} x + \frac{a_6}{a_3} v \right) = \frac{a_4}{a_1} v \left(1 + \frac{a_5}{a_4} x + \frac{a_1 a_6}{a_3 a_4} v \right).\end{aligned}$$

Sea $u := \frac{a_5}{a_4} x$, entonces

$$\begin{aligned}\frac{\dot{u}}{a_1} &= u \left(1 + \frac{a_2 a_4}{a_1 a_5} u + v \right), \\ \frac{\dot{v}}{a_1} &= \frac{a_4}{a_1} v \left(1 + u + \frac{a_1 a_6}{a_3 a_4} v \right).\end{aligned}$$

Ahora aplicamos las definiciones

$$\gamma := \frac{a_2 a_4}{a_1 a_5}, \quad \alpha := \frac{a_4}{a_1}, \quad \beta := \frac{a_1 a_6}{a_3 a_4},$$

para a_1 , a_3 , a_4 y a_5 no nulas, para obtener

$$\begin{aligned}\frac{\dot{u}}{a_1} &= u(1 + \gamma u + v), \\ \frac{\dot{v}}{a_1} &= \alpha v(1 + u + \beta v).\end{aligned}$$

Ahora reparametrizamos el tiempo definiendo $\tau := a_1 t$, y aplicamos la regla de la cadena

$$\dot{u} = \frac{du}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = u' a_1.$$

Finalmente aplicando este resultado $\dot{u} = u' a_1$, obtenemos un modelo donde hemos logrado reducir el número de parámetros de 6 a sólo 3,

$$\begin{aligned}u' &= u(1 + \gamma u + v), \\ v' &= \alpha v(1 + u + \beta v).\end{aligned}\tag{2.4}$$

2.3. Modelo Lotka-Volterra

2.3.1. Introducción

El modelo presa-depredador o modelo Lotka-Volterra describe la dinámica de dos especies que interactúan en un ecosistema, una de ellas es la presa mientras que la otra es el depredador (Braun, 1983, p. 443, [4]). Desde el punto de vista matemático, el campo vectorial es el más simple posible, para la presa hay un término lineal que representa su tasa de crecimiento (exponencial), y un producto cuadrático mixto que representan sus pérdidas al entrar en contacto ambas especies. La ecuación para el depredador es similar.

Este modelo fue propuesto después de la primera guerra mundial cuando se descubrió que la cantidad de peces depredadores en el Mar Adriático había aumentado significativamente, con relación a los años anteriores, lo que era de mucha preocupación para los pescadores. Hay que observar que los peces que sirven a los pescadores, usualmente también son las presas de los peces depredadores. Y la preocupación de los pescadores aumentaba significativamente en época de baja población de presas.

Sea $x(t)$ el número de presas y $y(t)$ el número de depredadores que interactúan en un mismo ecosistema. En este modelo se considera que la presa en ausencia del depredador crece exponencialmente, por tanto obedece la ecuación

$$\dot{x} = ax.$$

A la expresión anterior se agrega un término negativo que representa las pérdidas por los encuentros entre presas y depredadores, directamente proporcional al producto xy , es decir,

$$\dot{x} = ax - bxy.$$

De manera análoga, la ecuación para el depredador es

$$\dot{y} = -cy + kxy.$$

Entonces el modelo queda dado por

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + kxy, \end{aligned} \tag{2.5}$$

donde todos los coeficientes son positivos.

Para iniciar el análisis del sistema (2.5) aplicamos la reducción de parámetros de la Sección 2.2.2, definiendo

$$v := \frac{b}{a} y, \quad u := \frac{k}{c} x, \quad \alpha := \frac{c}{a}, \quad \tau := at,$$

lo que nos permite simplificar el sistema de ecuaciones diferenciales, reduciendo el número de parámetros de cuatro a sólo uno. Finalmente el modelo que estudiaremos es

$$\begin{cases} u' = u(1 - v), \\ v' = \alpha v(-1 + u), \end{cases} \quad (2.6)$$

donde $\alpha > 0$.

Este sistema es no lineal por la presencia del producto uv , lo que hace muy difícil intentar obtener una solución explícita general, no obstante se pueden obtener formalmente propiedades de sus soluciones, mediante la *Teoría Cualitativa de Ecuaciones Diferenciales*, creada a finales de los años 1800's por el francés Henry Poincaré. (Delshams i Valdés, 2004, p. 676, [7]).

Hay seis soluciones explícitas particulares que se pueden calcular fácilmente.

- $u(\tau) = 0, v(\tau) = 0 \quad \forall \tau$. El origen del plano de fases es una solución, y representa la ausencia de presas y depredadores. Este es un punto de equilibrio que denotamos con $P_1 = (0, 0)$.
- $u \equiv 0, v = c_1 e^{-\alpha\tau}$. Sustituyendo $u = 0$, el sistema se reduce a $v' = -\alpha v$, cuya solución es $v = c_1 e^{-\alpha\tau}$. Lo cual, para $c_1 > 0$, representa el decrecimiento exponencial del depredador en ausencia de la presa. Con $c_1 < 0$ se obtiene otra solución que sólo es de interés matemático, pero ya no tiene sentido biológico porque no hay poblaciones negativas.
- $u = c_2 e^\tau, v \equiv 0$. Sustituyendo $v = 0$, el sistema se reduce a $u' = u$, cuya solución es $u = c_2 e^\tau$. Lo cual, para $c_2 > 0$, representa el crecimiento exponencial de la presa en ausencia del depredador. Para $c_2 < 0$ hay otra solución, sólo de interés matemático.
- $u \equiv 1, v \equiv 1$. Haciendo u y v constantes en el tiempo, ambas distintas de cero, obtenemos $u' = 0$ y $v' = 0$, es decir, $u(1 - v) = 0$ y $\alpha v(-1 + u) = 0$, pero $u \neq 0$ y $v \neq 0$, entonces $u = 1$ y $v = 1$ para todo tiempo. Este es otro punto de equilibrio y lo denotamos con $P_2 = (1, 1)$.

Entonces en el plano fase, el eje horizontal u de las presas contiene tres soluciones, el origen, el eje u positivo (cuando $c_2 > 0$), y el eje u negativo (cuando $c_2 < 0$). Análogamente, en el eje vertical v de los depredadores, aparte del origen, hay dos soluciones más, el eje v positivo (cuando $c_1 > 0$), y el eje v negativo (cuando $c_1 < 0$). La sexta solución es el punto de equilibrio P_2 , que está en el cuadrante positivo de $\mathbb{R}^2$, o simplemente $\mathbb{R}_+^2$.

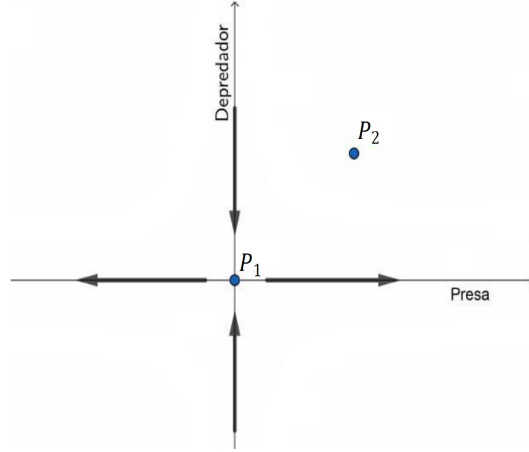


Figura 2.2. El retrato fase y sus 6 soluciones explícitas.

Claramente, el sistema (2.6) es de clase C^1 porque todas sus primeras derivadas parciales existen y son continuas, por lo tanto aplica el Teorema de Existencia y Unicidad descrito en la sección anterior. Esto implica que por cualquier punto del plano fase pasa por una y sólo una trayectoria. (Braun, 1983, p. 414, [4]).

Dado que los dos ejes cartesianos están formados por la unión de cinco trayectorias, entonces cualquier otra trayectoria no puede cruzar dichos ejes, lo que hace del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ una *región invariante*, es decir, cualquier trayectoria con una condición inicial en esta región se queda en ella para todo tiempo. (Brauer, 2012, p. 149, [3])

Dinámica alrededor del punto de equilibrio $P_1 = (0, 0)$. La linealización del sistema (2.6) en el punto $(0, 0)$ tiene la matriz jacobiana

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

la cual tiene un valor propio positivo y otro negativo, 1 y $-\alpha$, implicando que el origen es un punto de equilibrio hiperbólico de tipo silla, el cual se caracteriza por tener una dirección atractora y otra repulsora (Blanchard et al., 1999, p. 414, [5]). La primera se encuentra sobre el eje vertical v , representa a los depredadores en ausencia de presas, por lo tanto su destino es extinguirse, y por eso se observa como una trayectoria que converge hacia el origen. La dirección repulsora está sobre el eje horizontal u , representa a las presas en ausencia de depredadores, la población crece exponencialmente y por tanto la trayectoria se aleja del origen. Ver Figura 2.2.

Dinámica alrededor del punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$. Dado que la ecuación linealizada del sistema (2.6) en el punto $(1, 1)$ tiene la matriz jacobiana

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

cuyos valores propios son imaginarios puros $\pm\sqrt{\alpha}i$, entonces el punto de equilibrio es no hiperbólico y no aplica el Teorema de Hartman Grobman, lo que en palabras simples significa que conocer los valores propios no sirve para saber cómo es la dinámica alrededor de este punto de equilibrio. (Perko, 2001, p. 130, [12]).

Isoclinas nulas. Un método sencillo y muy valioso que permite obtener información del retrato fase es identificando las isoclinas nulas, esto es, las regiones donde $u' = 0$ ó $v' = 0$. Como veremos a continuación, estas líneas dividen el plano en regiones donde las derivadas u' y v' son no nulas y tienen signos fijos, lo que hace que las trayectorias tengan un comportamiento monótono, es decir, $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son estrictamente crecientes o decrecientes en cada región. Esta estrategia la estaremos usando en todos los modelos de la tesis.

Es inmediato observar que las isoclinas nulas del sistema (2.6) que se ubican en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ son las rectas $u = 1$ y $v = 1$. Estas rectas a su vez separan $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones etiquetadas como I, II, III y IV. Es también muy sencillo deducir los signos de las derivadas en estas cuatro regiones y sobre las isoclinas, lo que nos da la información que se ilustra en la Figura 2.3.

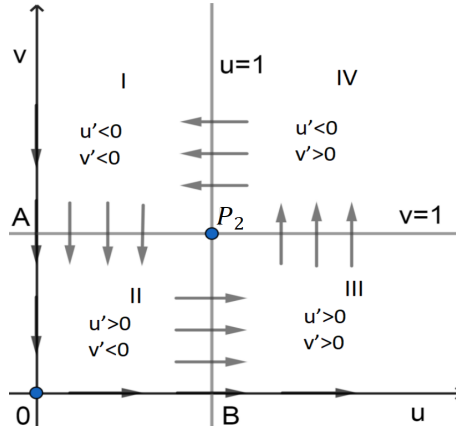


Figura 2.3. Isoclinas nulas.

Por ejemplo, en la región I donde $u < 1$ y $v > 1$, sustituyendo estas desigualdades del lado derecho de las ecuaciones (2.6), obtenemos $u' < 0$ y $v' < 0$. Esto implica que para todas las trayectorias que se encuentran en la región I se cumple que $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes. Con las demás regiones II, III y IV, el análisis es similar. Con esta información obtenemos el campo de direcciones de la Figura 2.4.

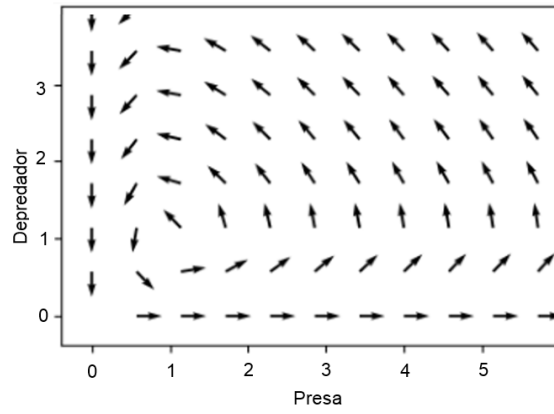


Figura 2.4. Campo de direcciones de Lotka-Volterra para $\alpha = 3$.

Es evidente que el retrato fase de la Figura 2.4 no deja claro cuál es la dinámica local en una vecindad del punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$, algunas posibilidades se muestran en la Figura 2.5.

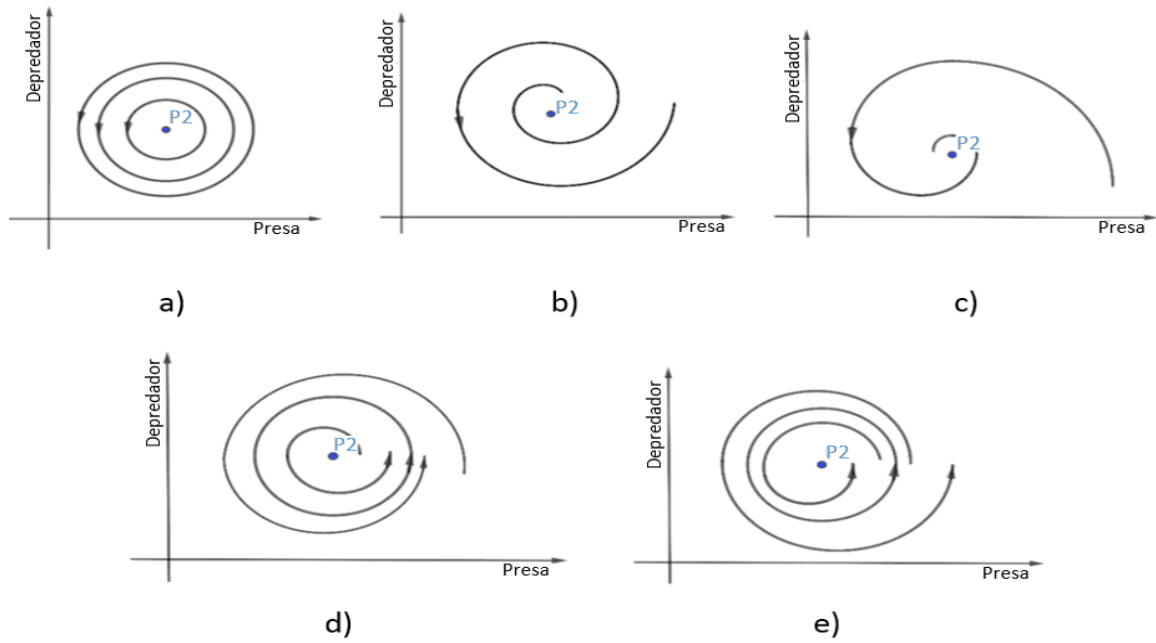


Figura 2.5. Algunas posibles dinámicas locales alrededor del punto de equilibrio P_2 .

El siguiente teorema aclara que el dibujo correcto es el de la Figura 2.5 a), el de las curvas cerradas y concéntricas. (Arnold, 2006, p. 43, [1]).

Teorema 2.3.1. *Las trayectorias del sistema (2.6) son curvas cerradas.*

Demostración. Empezamos por dividir la primera ecuación del sistema (2.6) entre la segunda e integrando por separación de variables, obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{du}{dv} &= \frac{u(1-v)}{\alpha v(-1+u)}, \\ \int \frac{-1+u}{u} du &= \int \frac{1-v}{\alpha v} dv.\end{aligned}$$

Después de integrar reescribimos el resultado como

$$V(u, v) := F(u) + G(v) = c, \quad (2.7)$$

donde c es la constante de integración y

$$\begin{aligned}F(u) &:= u - \ln(u), \\ G(v) &:= \frac{1}{\alpha}(v - \ln(v)).\end{aligned}$$

Dado que

$$\frac{dF}{du} = -\frac{1}{u} + 1, \quad \frac{d^2F}{du^2} = \frac{1}{u^2} > 0,$$

vemos que F tiene un mínimo en $u = 1$. Similarmente, G también tiene un mínimo en $v = 1$. Entonces aplicando la prueba de la segunda derivada a la función escalar $V(u, v)$, tenemos

$$\text{i) } \frac{\partial V}{\partial u}(1, 1) = \frac{dF}{du}(1) = 0,$$

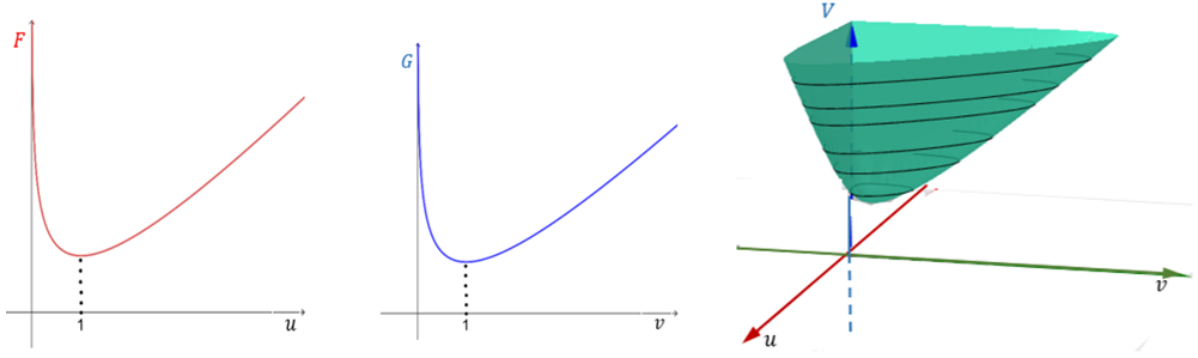
$$\frac{\partial V}{\partial v}(1, 1) = \frac{dG}{dv}(1) = 0.$$

$$\text{ii) } \frac{\partial^2 V}{\partial u^2} = \frac{d^2F}{du^2} = \frac{1}{u^2} > 0.$$

$$\frac{\partial^2 V}{\partial v^2} = \frac{d^2G}{dv^2} = \frac{1}{\alpha v^2} > 0.$$

iii) La superficie de $V(u, v)$ es convexa en $\mathbb{R}_+^2$, pues el determinante de la matriz Hessiana es positivo, es decir,

$$V_{uu}V_{vv} - V_{uv}^2 = \frac{1}{u^2} \frac{1}{\alpha v^2} - 0 > 0.$$


 Figura 2.6. Las gráficas cóncavas de F , G y V .

En conclusión, $V(u, v)$ tiene un mínimo en $(1, 1)$, y dado que la superficie es convexa en todo $\mathbb{R}_+^2$, entonces el mínimo es global. Ver Figura 2.6.

Por lo tanto, las curvas de nivel de V son curvas cerradas.

Ahora veremos la relación entre estas curvas de nivel cerradas y las trayectorias del sistema (2.6). Empezaremos por demostrar que $\frac{dV}{d\tau} = 0$ sobre las soluciones del sistema (2.6), lo que implica que cada curva solución de nuestro modelo se encuentra dentro de una curva cerrada. La derivada de $V(u(\tau), v(\tau))$ respecto de τ , se calcula usando la regla de la cadena.

$$\begin{aligned} \frac{dV}{d\tau} &= \frac{\partial V}{\partial u} \cdot \frac{du}{d\tau} + \frac{\partial V}{\partial v} \cdot \frac{dv}{d\tau} \\ &= \left(-\frac{1}{u} + 1\right)u' + \frac{1}{\alpha} \left(1 - \frac{1}{v}\right)v'. \end{aligned}$$

Ahora sustituimos u' y v' de (2.6).

$$\begin{aligned} \frac{dV}{d\tau} &= \left(\frac{-1}{u} + 1\right)u(1-v) + \frac{1}{\alpha} \left(1 - \frac{1}{v}\right)\alpha v(-1+u) \\ &= (-1+u)(1-v) + (v-1)(-1+u) \\ &= 0. \end{aligned}$$

Que esta derivada sea igual a cero implica que V es constante a lo largo de cada solución del sistema (2.6), o sea que las trayectorias de estas soluciones están sobre las curvas de nivel de V , que son curvas cerradas. Ahora, si hubiera al menos dos curvas solución del sistema (2.6) sobre una misma curva cerrada, entonces deben estar separadas por un punto de equilibrio, pero estos puntos no existen ahí.

Concluimos finalmente que las trayectorias del retrato fase del sistema (2.6) son curvas cerradas. ■

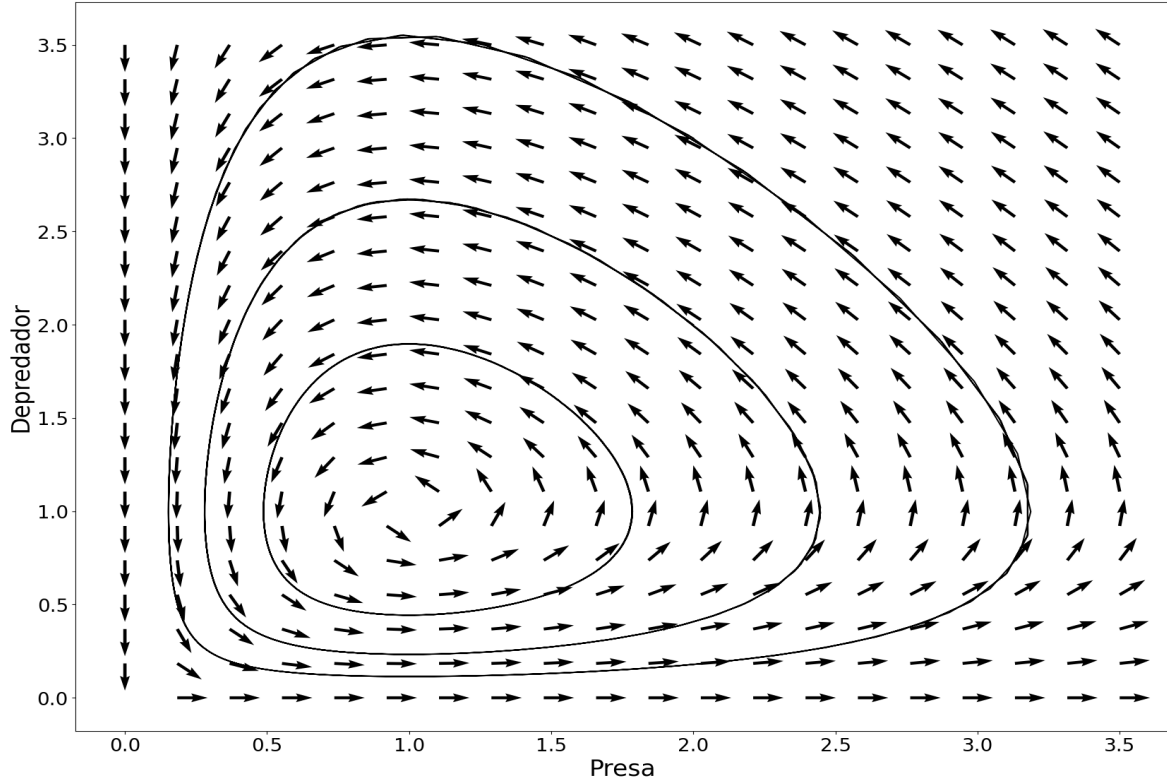


Figura 2.7. El retrato fase alrededor del punto de equilibrio $(1, 1)$ con $\alpha = 1$.

Nota. Acerca del significado biológico de los resultados obtenidos sobre el comportamiento cíclico de la población de ambas especies, tenemos que un número grande de presas incita a que el número de depredadores aumente. Al ir aumentando la población de depredadores consumirán más presas, entonces la población de presas disminuirá hasta el punto en que empiecen a escasear. De lo anterior, los depredadores sentirán ese efecto y su mortalidad aumentará, por lo que su población tendrá que disminuir. Después de un tiempo, la población de depredadores será suficientemente pequeña, esto permitirá que la población de presas se recupere y aumente. Después el ciclo se repetirá. (Díaz, 1996, p. 23, [8]).

Cabe resaltar que mientras ambas especies mantengan números positivos en un instante dado, entonces así seguirá para todo tiempo, es decir, sin importar cantidades de una o de la otra especie, ninguna dominará sobre la otra.

2 Modelos Depredador-Presa

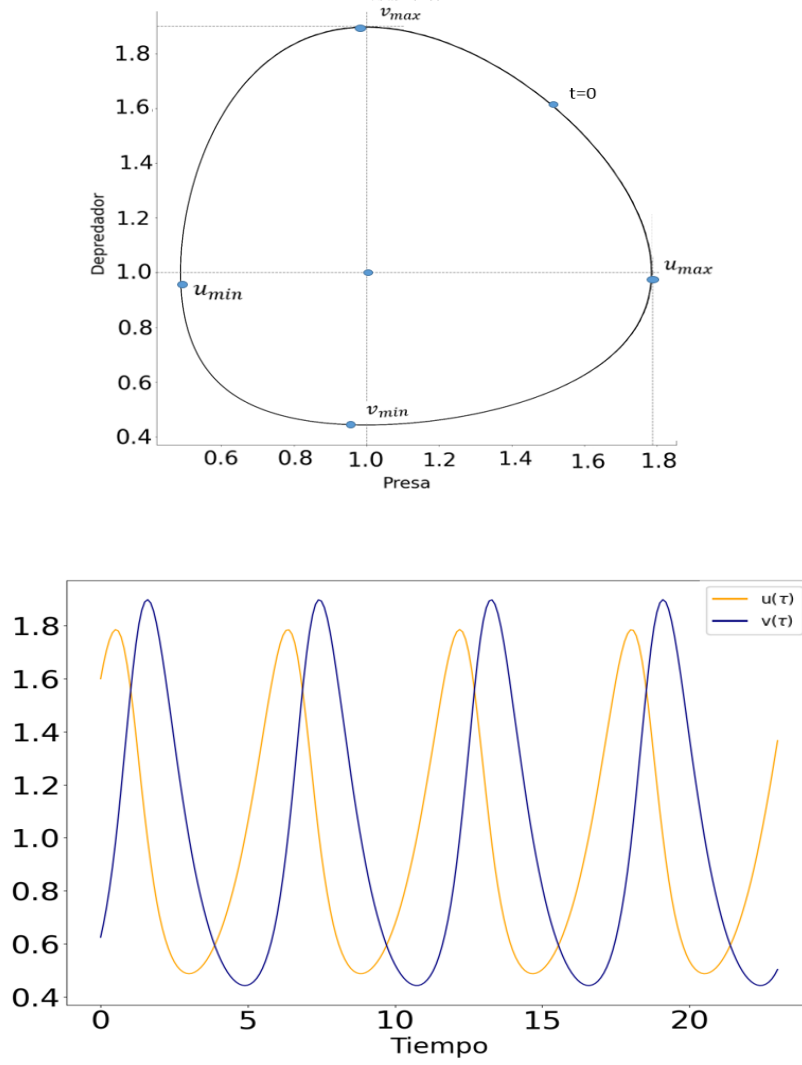


Figura 2.8. Oscilación de presas $u(\tau)$ y depredadores $v(\tau)$.

A continuación probaremos que al aproximarnos al punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$, las curvas cerradas van tomando la forma de una elipse. (Lotka, 1920, p. 1596, [11]).

Teorema 2.3.2. *Las curvas del sistema (2.6) en una vecindad del punto de equilibrio son aproximadamente elipses, donde*

$$\text{semieje vertical} = \sqrt{\alpha} \cdot \text{semieje horizontal}.$$

Demostración. Empezamos calculando el valor mínimo de V en la ecuación (2.7),

$$V(u, v) = u - \ln(u) + \frac{1}{\alpha}(v - \ln(v)).$$

El mínimo de V en $P_2 = (1, 1)$ es

$$V_{min} = 1 - \ln(1) + \frac{1}{\alpha}(1 - \ln(1)) = 1 + \frac{1}{\alpha}.$$

Ahora pasamos el origen de coordenadas al punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ definiendo nuevas variables r y s tales que

$$u = 1 + r, \quad v = 1 + s. \quad (2.8)$$

Si hacemos $r = s = 0$, que es el nuevo origen, obtenemos el punto $(u, v) = (1, 1)$. La idea de este cambio de variables es que el origen de coordenadas esté en el centro de las elipses, lo que simplifica la ecuación de las cónicas. Entonces aplicando el cambio de variables a la función $V(u, v)$ resulta

$$V = 1 + r - \ln(1 + r) + \frac{1}{\alpha}(1 + s - \ln(1 + s)).$$

Ahora consideremos la serie de Taylor de $\ln(1 + x) = x - \frac{x^2}{2} + \frac{x^3}{3} - \dots$, y de ahí tomamos la aproximación para $x \approx 0$, es decir,

$$\ln(1 + x) \approx x - \frac{x^2}{2}.$$

Entonces para $r \approx 0$ y $s \approx 0$, la función V toma la forma

$$\begin{aligned} V &\approx 1 + r - \left(r - \frac{r^2}{2}\right) + \frac{1}{\alpha}\left(1 + s - \left(s - \frac{s^2}{2}\right)\right), \\ V &\approx 1 + \frac{r^2}{2} + \frac{1}{\alpha}\left(1 + \frac{s^2}{2}\right), \\ V &\approx \frac{r^2}{2} + \frac{s^2}{2\alpha} + 1 + \frac{1}{\alpha}, \\ V &\approx \frac{r^2}{2} + \frac{s^2}{2\alpha} + V_{min}, \\ V - V_{min} &\approx \frac{r^2}{2} + \frac{s^2}{2\alpha}, \\ \frac{r^2}{2(V - V_{min})} + \frac{s^2}{2\alpha(V - V_{min})} &\approx 1, \end{aligned} \quad (2.9)$$

donde $V - V_{min} > 0$. Recordemos que esta aproximación se obtuvo eliminando los términos en r y s de orden 3 y superiores.

Claramente la expresión anterior nos lleva a la ecuación de una elipse

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} = 1,$$

cuyo centro está en el origen, a y b son las longitudes de los semiejes x y y , respectivamente. Entonces la ecuación (2.9) es muy cercana a una elipse, y se aproxima cada vez más a la forma elíptica entre más nos acercamos al punto de equilibrio. Sus semiejes horizontal y el vertical miden

$$a = \sqrt{2(V - V_{min})}, \quad b = \sqrt{2\alpha(V - V_{min})} = \sqrt{\alpha} a,$$

respectivamente. Es decir, semieje vertical = $\sqrt{\alpha}$ · semieje horizontal. ■

De este teorema es claro que hay tres casos de elipses según el valor de α .

- Circunferencias si $\alpha = 1$.
- Elipses con semieje mayor horizontal si $0 < \alpha < 1$, con excentricidad $e = \sqrt{1 - \alpha}$.
- Elipses con semieje mayor vertical si $\alpha > 1$, con excentricidad $e = \sqrt{1 - \frac{1}{\alpha}}$.

La excentricidad de una elipse se calcula dividiendo la distancia focal entre la longitud del semieje mayor. En el primer caso donde $0 < \alpha < 1$, se tiene que $a > b$, y la excentricidad es

$$e = \frac{\sqrt{a^2 - b^2}}{a} = \frac{\sqrt{2(V - V_{min})(1 - \alpha)}}{\sqrt{2(V - V_{min})}} = \sqrt{1 - \alpha}.$$

En el segundo caso donde $\alpha > 1$, se tiene que $b > a$, y la excentricidad es

$$e = \frac{\sqrt{b^2 - a^2}}{b} = \frac{\sqrt{2(V - V_{min})(\alpha - 1)}}{\sqrt{2\alpha(V - V_{min})}} = \sqrt{1 - \frac{1}{\alpha}}.$$

- El periodo de las elipses es $\frac{2\pi}{\sqrt{\alpha}}$, como se muestra a continuación.

El periodo de estas órbitas periódicas cercanas al punto $P_2 = (1, 1)$ fue hallado por Alfred Lotka usando series de Fourier. (Lotka, 1920, p. 1598, [11]). Aunque aquí presentamos una demostración distinta aprovechando el cambio de variables (2.8) aplicado al sistema (2.6), lo que nos da

$$r' = -s(1 + r), \quad s' = \alpha r(1 + s).$$

Pero r y s son muy cercanos a cero, por lo que los productos rs son aún más pequeños. Así que eliminando estos términos no lineales se obtiene

$$r' \approx -s, \quad s' \approx \alpha r.$$

$$r'' \approx (-s)' \approx -s' \approx -\alpha r$$

Y de ellas se sigue que

$$r'' \approx -\alpha r, \quad s'' \approx -\alpha s.$$

Como puede observarse estas ecuaciones corresponden a la ecuación básica del movimiento armónico simple $x'' + \omega^2 x = 0$, una ecuación diferencial lineal de segundo orden completamente resoluble, y su solución general es $x = c_1 \cos(\omega\tau) + c_2 \sin(\omega\tau)$, cuyo periodo de oscilación es $\frac{2\pi}{\omega}$. Por lo tanto, el periodo es $\frac{2\pi}{\sqrt{\alpha}}$. (Bacaër, 2011, p. 73, [2]).

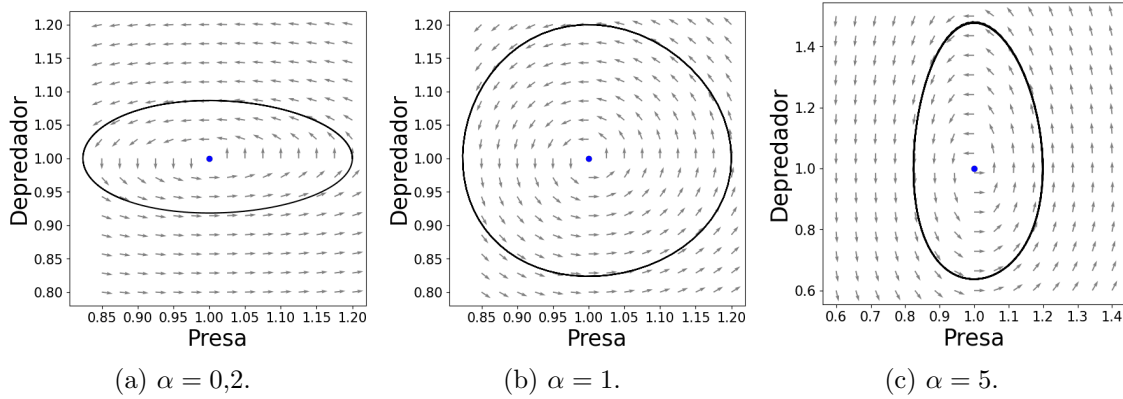


Figura 2.9. En una vecindad del punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ las curvas son casi elipses.

El Principio de Volterra.

Dado que las órbitas en el primer cuadrante son curvas cerradas, entonces es importante conocer datos característicos de estas soluciones periódicas. Para cada ciclo nos interesa conocer su período y el número promedio de las poblaciones de ambas especies. *¿Este promedio depende de la curva seleccionada, es decir, depende del número de presas y depredadores existentes en el ecosistema?*

Para responder a esta pregunta es necesario definir el promedio. En el caso discreto, que el ciclo dura n días, sumamos el número de presas que hay en cada día y el resultado se divide entre n , y esto es el promedio. En el caso continuo, la suma anterior se reemplaza por la integral y el resultado se divide entre el tiempo invertido en un ciclo, es decir, entre el período T .

Definición 2.3.1. Sea $(u(\tau), v(\tau))$ una solución periódica del sistema (2.6), con período $T > 0$. Entonces, definimos los valores promedio de u y v como

$$\bar{u} = \frac{1}{T} \int_0^T u(\tau) d\tau, \quad \bar{v} = \frac{1}{T} \int_0^T v(\tau) d\tau. \quad (2.10)$$

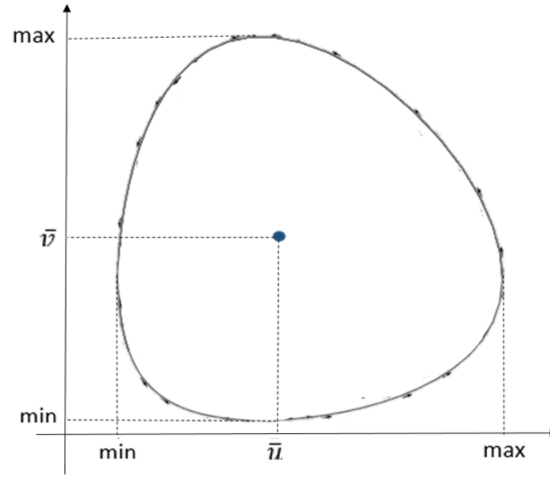


Figura 2.10. Promedios $\bar{u}$ y $\bar{v}$ de presas y depredadores en un ciclo.

Teorema 2.3.3. *En una órbita periódica del sistema (2.6), los valores promedio de presas y depredadores a lo largo de un ciclo están dados por*

$$\bar{u} = 1, \quad \bar{v} = 1,$$

respectivamente, es decir, coinciden con las coordenadas del punto de equilibrio.

Demostración. Dividiendo la primera ecuación del sistema (2.6) por u , e integrando respecto del tiempo τ durante un período, es decir, integrando desde 0 hasta T , obtenemos

$$\int_0^T \frac{u'}{u} d\tau = \int_0^T [1 - v] d\tau.$$

La primera integral es cero, en efecto

$$\int_0^T \frac{u'}{u} d\tau = \int_0^T \frac{1}{u} \cdot \frac{du}{d\tau} \cdot d\tau = \int_{u(0)}^{u(T)} \frac{du}{u} = \ln(u(T)) - \ln(u(0)) = 0,$$

pues $u(T) = u(0)$ por la periodicidad de u . Entonces,

$$\begin{aligned} 0 &= \int_0^T [1 - v] d\tau, \\ \int_0^T d\tau &= \int_0^T v d\tau, \\ T &= \int_0^T v d\tau, \end{aligned}$$

despejando

$$\frac{\int_0^T v d\tau}{T} = 1,$$

es decir, el promedio de depredadores es $\bar{v} = 1$. Con el mismo argumento, pero aplicado a la segunda ecuación del sistema (2.6), obtenemos que el promedio de presas es $\bar{u} = 1$.

■

Conclusiones. El modelo presa-depredador (2.5) tuvo su origen en el año 1920, cuando el biólogo italiano Umberto D'Ancona estaba desconcertado por el gran aumento de Selaquianos (tiburones, rayas, etc.), durante la Primera Guerra Mundial. Claramente entendió que este aumento estaba relacionado con la gran disminución de pesca por motivo de la guerra. Aquí los selaquios son los depredadores y sus presas son los peces comestibles. Pero faltaba entender cómo afecta la pesca de peces comestibles a la población de depredadores, o sea, los selaquios. Quién halló una respuesta es su colega, el italiano Vito Volterra, este matemático formuló el modelo matemático, el cual es nuestro motivo de estudio de esta sección.

Es de hacer notar que no podemos obtener las poblaciones $x(t)$ y $y(t)$, pero sí hemos podido calcular sus valores promedio $\bar{u} = 1$ y $\bar{v} = 1$, que en las variables originales son

$$\bar{x} = \frac{c}{k}, \quad \bar{y} = \frac{a}{b}.$$

Para incluir los efectos de la pesca, supondremos que la pesca disminuye la población de peces comestibles a una tasa $\varepsilon x(t)$, y disminuye la población de selaquios a una tasa $\varepsilon y(t)$. Entonces tenemos el siguiente modelo

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy - \varepsilon x,$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + kxy - \varepsilon y,$$

que como podemos observar

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (a - \varepsilon)x - bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= -(c + \varepsilon)y - kxy, \end{aligned} \tag{2.11}$$

es equivalente al modelo original (2.5), solo hay que reemplazar a por $a - \varepsilon$, y reemplazar c por $c + \varepsilon$. Entonces, los promedios de ambas poblaciones en el sistema (2.11) son

$$\bar{x} = \frac{c + \varepsilon}{k}, \quad \bar{y} = \frac{a - \varepsilon}{b}. \tag{2.12}$$

Por lo tanto, podemos concluir lo siguiente:

- La pesca de peces comestibles termina aumentando a su propia población, y disminuye la cantidad de depredadores.
- Mientras que reducir el nivel de pesca aumenta la población de depredadores y disminuye las presas. Por ejemplo, reemplazar ε por $\varepsilon/2$ hace que disminuya el nivel de pesca, y según las ecuaciones 2.12, $\bar{x}$ decrece y $\bar{y}$ crece.

Este resultado se conoce como *principio de Volterra*, explica los datos de D'Ancona y resuelve completamente nuestro problema.

Un ejemplo interesante se obtiene cuando las presas son “plagas” y los depredadores son sus enemigos naturales. Entonces de acuerdo al principio de Volterra, la aplicación de insecticidas para combatir a la plaga, puede terminar aumentando a la plaga misma.

2.4. Depredador-Presa con crecimiento logístico para la presa

Ahora agregamos un término adicional al modelo anterior, con el objetivo de hacerlo más realista. En concreto, agregamos un efecto limitante del medio ambiente sobre el crecimiento del número de presas a causa de la falta de alimento o de espacio. Para incluir este efecto agregamos el término nuevo $-ex^2$ a la primera ecuación diferencial del sistema (2.5), lo llamaremos el *término logístico*, es cuadrático porque representa la lucha de presas contra presas, y es negativo porque afecta su crecimiento.

Entonces el nuevo modelo es

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy - ex^2, \\ \dot{y} &= -cy + kxy,\end{aligned}\tag{2.13}$$

donde a, b, c, e y k son constantes positivas.

Ahora simplificamos este sistema reduciendo el número de parámetros, para ello repetimos las ideas de la Sección 2.2.2 aplicando las siguientes definiciones:

$$u := \frac{k}{c}x, \quad v := \frac{b}{a}y, \quad \gamma := \frac{ce}{ak}, \quad \alpha := \frac{c}{a},$$

y reparametrizando el tiempo

$$\tau := at.$$

Entonces obtenemos que el siguiente sistema simplificado donde hemos logrado reducir el número de parámetros de cinco a sólo dos,

$$\begin{aligned}u' &= u(1 - \gamma u - v), \\ v' &= \alpha v(-1 + u),\end{aligned}\tag{2.14}$$

donde α y γ son positivos.

Puntos de equilibrio. La condición para obtener estos puntos es que ambas derivadas en el sistema (2.14) se anulen. Así que resolviendo el sistema correspondiente

$$u(1 - \gamma u - v) = 0, \quad \alpha v(-1 + u) = 0,$$

obtenemos tres soluciones o puntos de equilibrio

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (1, 1 - \gamma), \quad P_3 = (1/\gamma, 0).$$

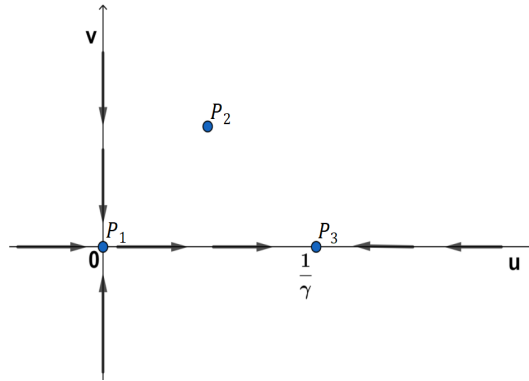


Figura 2.11. El sistema (2.14) tiene ocho soluciones explícitas, tres corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 y P_3 , y cinco corresponden a los intervalos que generan los puntos de equilibrio sobre los ejes cartesianos.

El punto P_2 es la intersección de la recta $L : 1 - \gamma u - v = 0$ con la recta vertical $u = 1$, y P_3 es la intersección de L con el eje u .

Hay que hacer notar que cada eje coordenado es una región invariante. Para $u = 0$ ó el eje v , es claro que $u' = 0$, lo que implica que $u(\tau) = 0$ para todo tiempo. Lo mismo sucede con el otro eje coordenado. Esto hace de cada eje una unión de soluciones. En el eje horizontal hay dos puntos de equilibrio, los cuales generan tres intervalos sobre este eje, cada uno de ellos representa una solución que se obtiene por técnicas de integración elementales. Ver Figura 2.11.

Desde el punto de vista biológico, el eje u positivo representa la ausencia de depredadores, con la presa bajo el crecimiento logístico o autolimitado y alcanzando su equilibrio en el punto P_3 . Finalmente el eje v positivo representa la ausencia de presas y el decrecimiento exponencial de la especie depredadora.

Dinámica local de puntos de equilibrio. En lo que sigue, haremos un análisis de valores propios en los tres puntos de equilibrio para identificar cómo es la dinámica local de estos puntos.

La matriz jacobiana del sistema (2.14), es decir, la matriz de primeras derivadas parciales del campo vectorial

$$F = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u - \gamma u^2 - uv \\ -\alpha v + \alpha uv \end{pmatrix},$$

está dado por

$$DF = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2\gamma u - v & -u \\ \alpha v & \alpha(u - 1) \end{pmatrix}.$$

- En $P_1 = (0, 0)$ obtenemos

$$DF = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix},$$

donde es claro que hay un valor propio positivo y otro negativo. Así que P_1 es un punto silla.

- En $P_3 = \left(\frac{1}{\gamma}, 0\right)$ tenemos la matriz jacobiana

$$DF\left(\frac{1}{\gamma}, 0\right) = \begin{pmatrix} 1 - 2\gamma \cdot \frac{1}{\gamma} & -\frac{1}{\gamma} \\ 0 & \alpha\left(\frac{1}{\gamma} - 1\right) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{\gamma} \\ 0 & \alpha\left(\frac{1}{\gamma} - 1\right) \end{pmatrix},$$

con polinomio característico

$$p(\lambda) = (-1 - \lambda)\left(\alpha\left(\frac{1}{\gamma} - 1\right) - \lambda\right), \quad (2.15)$$

y valores propios $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = \alpha\left(\frac{1}{\gamma} - 1\right)$. Entonces P_3 es un sumidero si $\gamma > 1$ porque ambos valores propios son negativos, o es un punto silla si $\gamma < 1$ porque un valor propio es negativo y el otro positivo, o es no hiperbólico si $\gamma = 1$ porque uno de los valores propios es cero.

- En $P_2 = (1, 1 - \gamma)$ tenemos la matriz jacobiana

$$DF(1, 1 - \gamma) = \begin{pmatrix} -\gamma & -1 \\ \alpha(1 - \gamma) & 0 \end{pmatrix},$$

con polinomio característico

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (-\gamma - \lambda)(-\lambda) + \alpha(1 - \gamma) = 0 \\ &= \lambda^2 + \gamma\lambda + \alpha(1 - \gamma) = 0, \end{aligned}$$

y valores propios

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\gamma \pm \sqrt{\gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma)}}{2}. \quad (2.16)$$

- i) Caso $\gamma > 1$. Es claro que $-4\alpha(1 - \gamma)$ es positivo, lo que implica que la raíz cuadrada en (2.16) tiene magnitud mayor que γ , esto hace que los valores propios sean reales, uno es positivo y el otro negativo. Entonces P_2 , que está en el cuarto cuadrante, es un punto silla.
- ii) Para $\gamma = 1$. Un valor propio es cero, lo que hace de P_2 un punto de equilibrio no hiperbólico, por lo que no aplica el Teorema de Hartman Grobman, y no podemos saber cómo es la dinámica alrededor de este punto sólo con conocer sus valores propios. (Perko, 2001, p. 130, [12]).
- iii) Caso $\gamma < 1$. Entonces $-4\alpha(1 - \gamma) < 0$, implicando que el discriminante de (2.16),

$$D := \gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma), \quad (2.17)$$

es menor que γ^2 . En lo que sigue probaremos que D puede tener ambos signos, y las dos opciones nos llevan a concluir que P_2 es un atractor.

Primero consideremos en (2.17) que D es función de γ , con α constante, entonces $D(\gamma)$ es una función cuadrática, y su gráfica es una parábola cóncava hacia arriba. Las raíces de la ecuación $D = 0$ son

$$\gamma_1 = -2\alpha - 2\alpha\sqrt{1 + \frac{1}{\alpha}}, \quad \gamma_2 = -2\alpha + 2\alpha\sqrt{1 + \frac{1}{\alpha}},$$

donde evidentemente $\gamma_1 < 0$ y $\gamma_2 > 0$. Para completar el análisis veamos que $\gamma_2 < 1$, es decir,

$$-2\alpha + 2\alpha\sqrt{1 + \frac{1}{\alpha}} < 1,$$

pero basta simplificar esta desigualdad para observar que siempre es verdadera para toda α . La Figura 2.12 resume los cálculos anteriores, y nos permite corroborar que $D = \gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma)$ puede tener ambos signos en el intervalo $0 < \gamma < 1$.

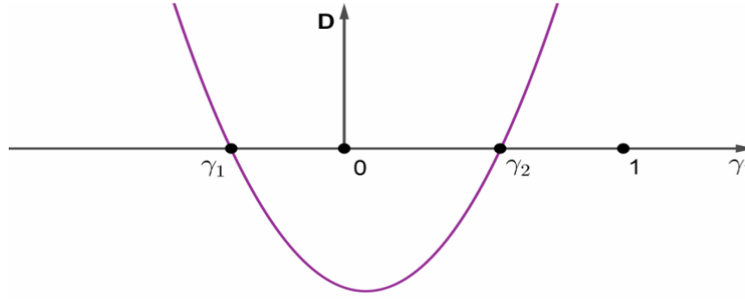


Figura 2.12. La gráfica de $D = \gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma)$.

Si ahora sustituimos la información recabada en la ecuación (2.16), tenemos las siguientes conclusiones:

- a) Sean $\alpha > 0$ y $\gamma \in (0, \gamma_2)$ cualesquiera. De la Figura 2.12 se tiene que D es negativo, así que los valores propios en (2.16) son complejos con parte real negativa. Por tanto se trata de un punto de equilibrio hiperbólico llamado *foco estable*. La parte real negativa del valor propio hace que el flujo sea atraído hacia P_2 , mientras que la parte imaginaria hace que el flujo sea oscilatorio.

Ejemplo. Sean $\alpha = 1$ y $\gamma = 0.5$. Entonces $\gamma_2 = -2 + 2\sqrt{2} = 0.82$, lo que implica que $\gamma \in (0, \gamma_2)$.

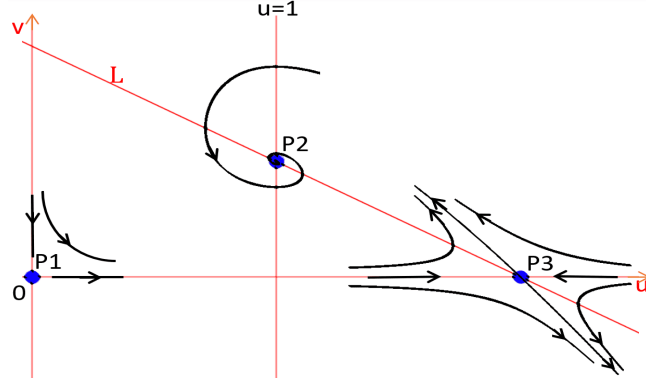
- b) Sean $\alpha > 0$ y $\gamma \in [\gamma_2, 1)$ cualesquiera. De la Figura 2.12 se tiene que $D \geq 0$. Además, dado que $\gamma < 1$, entonces $D = \gamma^2 - 4\alpha(1 - \gamma)$ es menor que γ^2 . En resumen, la raíz cuadrada en la ecuación (2.16) es real y con magnitud menor que γ , por tanto los dos valores propios son negativos. Esto hace que el punto de equilibrio P_2 sea hiperbólico y atractor, conocido como *sumidero* o *nodo estable*.

Ejemplo. Sean $\alpha = 1$ y $\gamma = 0.9$. Entonces $\gamma_2 = -2 + 2\sqrt{2} = 0.82$, lo que implica que $\gamma \in [\gamma_2, 1)$.

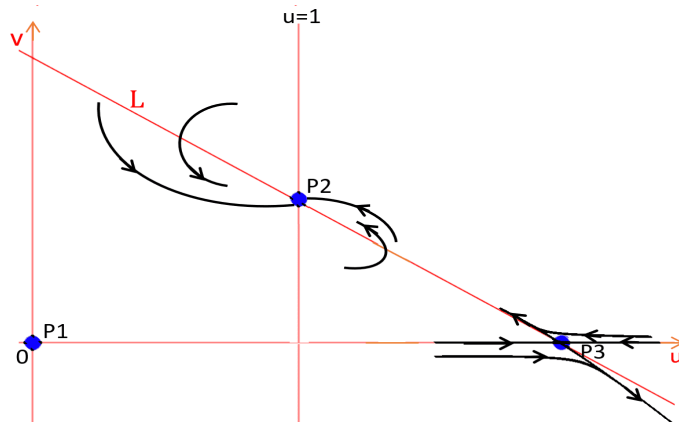
Resumen. En lo que sigue, γ_2 sólo depende de α , y siempre está en el intervalo $(0, 1)$.

- P_1 es un punto silla.
- P_2 es un foco estable o atractor si $\gamma \in (0, \gamma_2)$,
es un sumidero si $\gamma \in [\gamma_2, 1)$,
es no hiperbólico si $\gamma = 1$,
es punto silla si $\gamma > 1$, y está en el cuarto cuadrante.

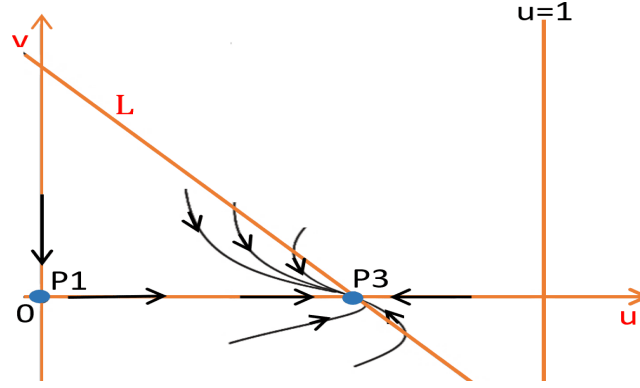
- P_3 es un sumidero si $\gamma > 1$,
es punto silla si $\gamma < 1$,
es punto no hiperbólico si $\gamma = 1$.



Caso $\gamma \in (0, \gamma_2)$. P_1 y P_3 son puntos silla y P_2 es un foco atractor.



Caso $\gamma \in [\gamma_2, 1)$. P_2 es un sumidero o atractor, y P_3 es punto silla.



Caso $\gamma > 1$. P_3 atrae todo el flujo a su alrededor.

Figura 2.13. Dinámica local de puntos de equilibrio según el valor de γ .¹

Dinámica global. Hasta ahora lo que tenemos es el comportamiento en una vecindad de los distintos puntos de equilibrio, pero más allá de eso, no sabemos qué hay.

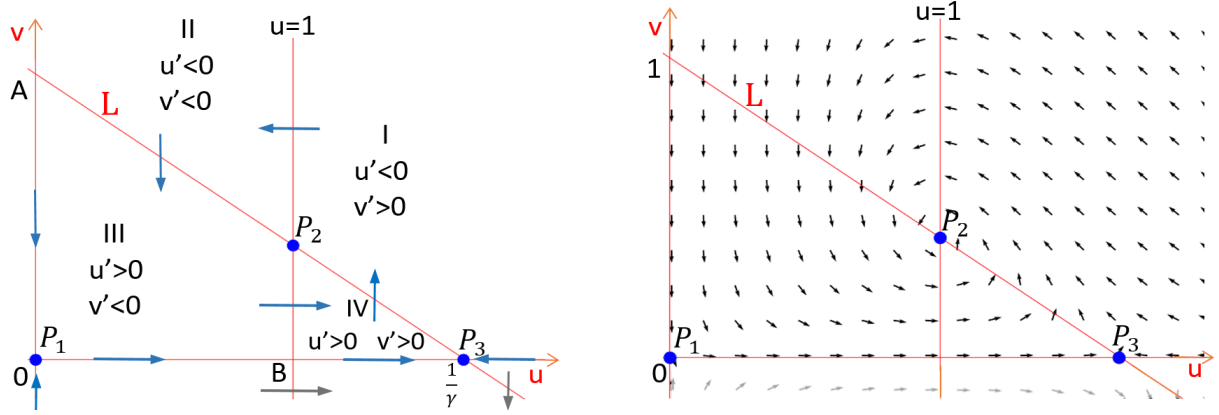
El siguiente paso es analizar el comportamiento de las trayectorias en todo el primer cuadrante, es decir, dada una condición inicial $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$, hallar la solución $(x(\tau), y(\tau))$ del sistema (2.14) tal que $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$. El método inicia como un procedimiento geométrico basado en las isoclinas nulas, o sea, las regiones del plano fase donde $u' = 0$ o $v' = 0$.

Isoclinas nulas. Las regiones donde las derivadas u' o v' se anulan, es decir, las isoclinas nulas son:

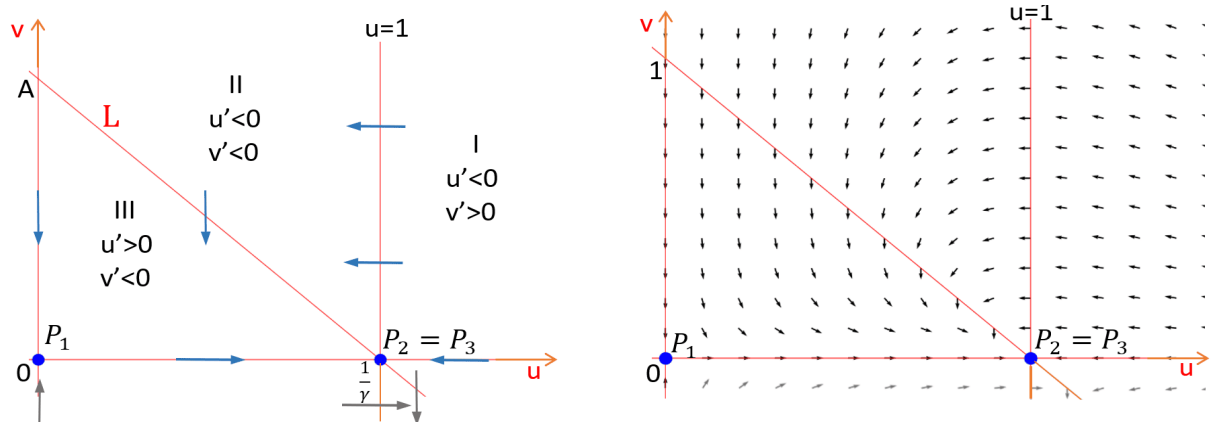
- El eje u .
- El eje v .
- La recta $L : 1 - \gamma u - v = 0$.

Hay tres tipos de retratos fase, dependiendo de dónde quede la intersección entre las rectas isoclinas L y $u = 1$, o sea el punto de equilibrio $P_2 = (1, 1 - \gamma)$. El caso principal es cuando este punto está dentro del cuadrante positivo $\mathbb{R}_+^2$, es decir, cuando $\gamma < 1$. Luego hay dos casos más, cuando P_2 está sobre el eje u o debajo, o sea, cuando $\gamma \geq 1$. Ver Figura 2.14.

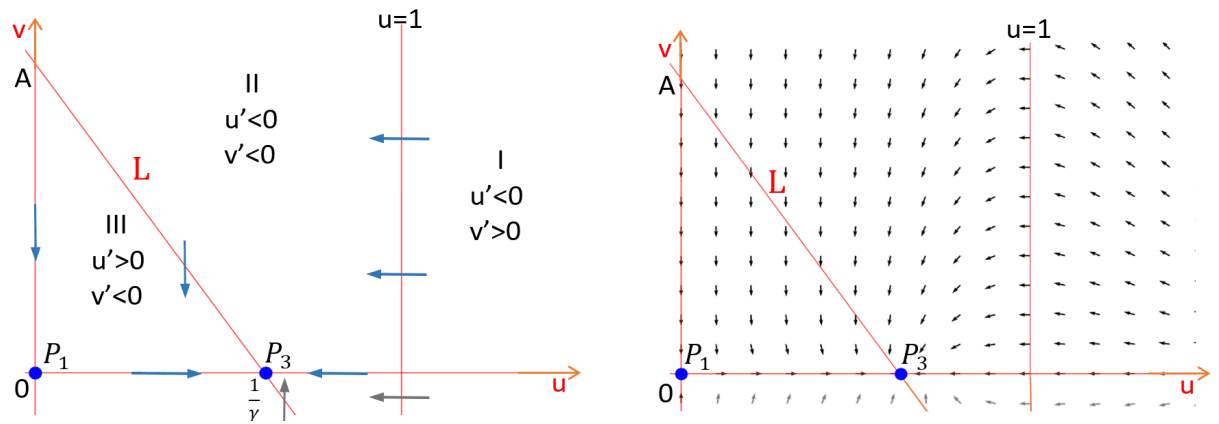
¹Recordemos que este parámetro es el que mide el crecimiento logístico de la presa. Las trayectorias son obtenidas por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de cuarto orden.



a) Caso $\gamma < 1$, dibujo obtenido con los valores $\alpha = 2$, $\gamma = 0.6$.



b) Caso $\gamma = 1$, dibujo obtenido con el valor $\alpha = 2$.



c) Caso $\gamma > 1$, dibujo obtenido con los valores $\alpha = 9$, $\gamma = 1.6$.

Figura 2.14. Clasificación de retratos fase según el valor de γ .²

²Izquierda: Isoclinas nulas y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.

Es claro que las dos rectas isoclinas, L y $u = 1$, dividen a $\mathbb{R}_+^2$ en regiones donde las derivadas u' y v' tienen un signo fijo fácilmente determinable. Para hallar los signos de estas derivadas, primero hay que observar que

- $1 - \gamma u - v = 0$ sobre la recta L ,
- $1 - \gamma u - v < 0$ arriba de L ,
- $1 - \gamma u - v > 0$ abajo de L .

Y para la segunda isoclina

- $-1 + u = 0$ sobre la recta $u = 1$,
- $-1 + u < 0$ a la izquierda de $u = 1$,
- $-1 + u > 0$ a la derecha de $u = 1$.

A manera de ejemplo sobre cómo utilizar la información anterior para hallar los signos de las derivadas u' y v' , consideremos la región II de la Figura 2.14, inciso a). Por estar arriba de L se tiene que $1 - \gamma u - v < 0$; y por estar a la izquierda de la recta $u = 1$, es cierto que $-1 + u < 0$. Finalmente, al sustituir ambas desigualdades en el sistema (2.14) se obtiene $u' < 0$ y $v' < 0$. Entonces ambas funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes, lo que implica que las trayectorias en esta región avanzan, en el tiempo, moviéndose hacia la izquierda y hacia abajo. Cuando observamos el dibujo completo y los signos de las derivadas, el flujo parece estar oscilando alrededor del punto de equilibrio P_2 . En realidad, recordemos que P_2 localmente tiene un comportamiento tipo atractor. Es un foco atractor para $\gamma \in (0, \gamma_2)$, es decir, el flujo oscila y converge hacia él; pero si $\gamma \in [\gamma_2, 1)$, entonces es un punto atractor o sumidero, es decir, el flujo a su alrededor converge hacia él, pero sin oscilar.

En lo que sigue incluimos un serie de resultados que demuestran cómo es la dinámica global en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ para los distintos retratos fases de la Figura 2.13. Para ello usamos el Lema 1 y el Lema 2 de la Sección 2.2.1 sobre comportamiento monótono de funciones.

El siguiente resultado muestra que el flujo que se encuentra en la región II de la Figura 2.14 a), sale por la isoclina L . Para dos regiones más, la demostración es similar, la región IV de la misma figura y la región II de la siguiente figura, la del inciso b).

Proposición 2.4.1. *Cualquier solución $(u(\tau), v(\tau))$ del sistema (2.14) que está en la región II de la Figura 2.14 a) en un tiempo τ_0 , debe abandonarla en un tiempo posterior.*

Demostración. Supongamos lo contrario de lo que pretendemos demostrar, es decir, supongamos que la solución permanece en la región II para todo tiempo $\tau \geq \tau_0$. Dado que $u' < 0$ y $v' < 0$, entonces ambas funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes. A esto agregamos que $u = 0$ es una cota inferior de $u(\tau)$. Y una cota inferior para $v(\tau)$ es claramente la segunda coordenada del punto N , es decir, $v(\tau) \geq 1 - \gamma u_0$ para $\tau \geq \tau_0$. Ver Figura 2.15.

Entonces $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes y acotadas inferiormente, así que el Lema 1 implica que ambas funciones convergen cuando $\tau \rightarrow \infty$. Y por el Lema 2, la solución $(u(\tau), v(\tau))$ converge a un punto de equilibrio, pero en esta región donde $u(\tau) \leq u_0 < 1$ para $\tau \geq \tau_0$, no hay puntos de equilibrio. Por tanto la suposición inicial es falsa.

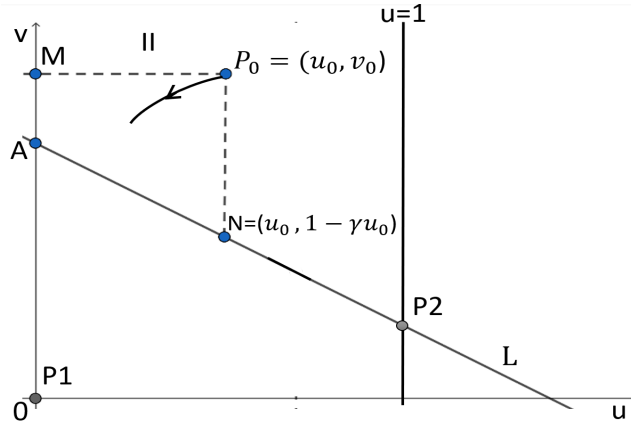


Figura 2.15. Cota inferior de $v(\tau)$.

■

El siguiente resultado trata sobre el flujo que se encuentra en la región III de la Figura 2.14 a). Afirmamos que las trayectorias en esta región salen por la isoclina $u = 1$ o convergen hacia P_2 . Claramente, esta segunda opción no es posible si $\gamma \in (0, \gamma_2)$, pues ya hemos demostrado anteriormente que este punto de equilibrio es un foco atractor, implicando con ello que el flujo oscile infinitamente a su alrededor. Por lo tanto, esta proposición sólo aplica para el caso en que $\gamma \in [\gamma_2, 1)$.

Proposición 2.4.2. *Cualquier solución $(u(\tau), v(\tau))$ del sistema (2.14) que está en la región III de la Figura 2.13 a) en un tiempo τ_0 , y permanece en esta región $\forall \tau \geq \tau_0$, converge hacia el punto de equilibrio P_2 .*

Demostración. Dado que la solución $(u(\tau), v(\tau))$ satisface $u' > 0$ y $v' < 0$, entonces $u(\tau)$ es creciente y $v(\tau)$ es decreciente. Y ambas funciones están acotadas, ya que $u = 1$ y $v = 0$ son cotas superior e inferior, respectivamente, de $u(\tau)$ y $v(\tau)$ para $\tau \geq \tau_0$.

Por el Lema 1, $u(\tau)$ y $v(\tau)$ convergen cuando el tiempo tiende a infinito, y por el Lema 2 concluimos que la solución $(u(\tau), v(\tau))$ converge a un punto de equilibrio, y el único posible es P_2 .

■

El siguiente resultado prueba que el flujo que se encuentra en la región I del segundo y tercer retrato fase de la Figura 2.14, sale por la isoclina $u = 1$.

Proposición 2.4.3. *Cualquier solución $(u(\tau), v(\tau))$ del sistema (2.14) que está en la región I de la Figura 2.14 b) y c) en un tiempo τ_0 , debe abandonarla en un tiempo posterior.*

Demostración. Supongamos lo contrario de lo que queremos demostrar, es decir, supongamos que la solución permanece en la región I para $\tau \geq \tau_0$. Al permanecer en esta región tenemos que $u' < 0$ y $u(\tau) \geq 1$, entonces $u(\tau)$ es monótona decreciente y acotada por abajo. Por el Lema 1 concluimos que el límite de $u(\tau)$ existe cuando $\tau \rightarrow \infty$.

Para la variable v tenemos que $v' > 0$, sin una cota superior visible en el retrato fase. Lo que haremos en su lugar es encerrar la trayectoria φ que pasa por la condición inicial $P_0 := (u_0, v_0)$ en una región acotada, lo que nos permitirá encontrar una cota superior para $v(\tau)$. Para lograr este objetivo, hallamos una cota superior del valor absoluto de la derivada $\left| \frac{dv}{du} \right|$, y este valor lo usamos como pendiente de la recta que pasa por P_0 . Esta recta junto con las rectas $u = 1$, $v = 0$ y $u = u_0$ generan un cuadrilátero. Ver Figura 2.16.

Para acotar la derivada, observemos que $\gamma \geq 1$ en los dos retratos fase considerados. Entonces

$$\begin{aligned} \left| \frac{dv}{du} \right| &= \frac{|v'|}{|u'|} = \frac{\alpha v(-1+u)}{u(-1+\gamma u+v)} < \frac{\alpha v u}{u(-1+\gamma u+v)} \\ &< \frac{\alpha v u}{u(-1+u+v)} < \frac{\alpha v u}{v u} = \alpha. \end{aligned} \quad (2.18)$$

La desigualdad donde eliminamos γ se justifica en que $\gamma \geq 1$ implica $-1 + \gamma u + v \geq -1 + u + v > 0$, es decir, $\frac{1}{-1 + \gamma u + v} \leq \frac{1}{-1 + u + v}$.

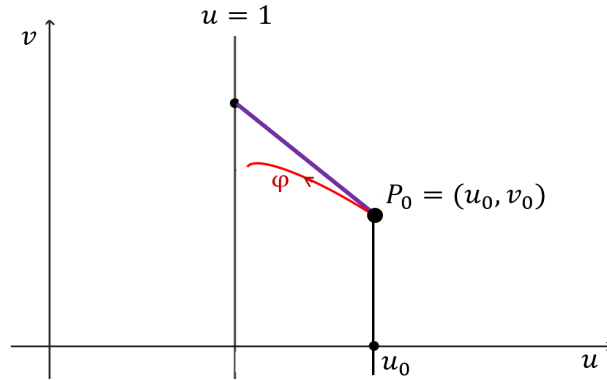


Figura 2.16. Cota superior de $v(\tau)$.

Afirmamos que la trayectoria φ se encuentra dentro del cuadrilátero. Esto es porque recordemos que la pendiente de la recta tangente en cualquiera de sus puntos es el valor

de la derivada $\frac{dv}{du}$, y en valor absoluto todas estas derivadas son menores que la pendiente de la recta inclinada que se observa en la Figura 2.16.

Entonces $v(\tau)$ es monótona creciente y acotada superiormente, $\forall \tau \geq \tau_0$. Por el Lema 1 concluimos que el límite de $v(\tau)$ existe cuando $\tau \rightarrow \infty$.

Entonces $(u(\tau), v(\tau))$ converge cuando $\tau \rightarrow \infty$. Por el Lema 2, este punto de convergencia es un punto de equilibrio, pero en la región I y su frontera no hay puntos de equilibrio, entonces la suposición inicial es falsa. Por tanto, la solución debe abandonar la región I, lo cual sólo puede ser por la isoclina $u = 1$. ■

Ahora utilizamos los resultados anteriores para describir la dinámica global de los distintos retratos fase de la Figura 2.14.

- Caso $\gamma < 1$. Hay dos escenarios posibles para los intervalos $(0, \gamma_2)$ y $[\gamma_2, 1)$.
 - Para el intervalo $(0, \gamma_2)$, ya anteriormente probamos que localmente P_2 es un foco atractor, es decir, el flujo oscila a su alrededor de manera infinita y convergiendo hacia él. Con las proposiciones anteriores, ahora podemos afirmar que todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ oscila alrededor de P_2 y convergiendo hacia él.

Conclusiones: Recordemos que el parámetro γ mide la afectación de las presas por escasez de alimentos y lucha interna entre ellas. Lo podemos observar en el término $-\gamma u^2$ que aparece en el sistema (2.14). Así que un valor pequeño de este parámetro indica que es poca la afectación a las presas. Del retrato fase tenemos que todo el flujo oscila alrededor de P_2 , implicando que sin importar la cantidad de presas y depredadores, el destino es siempre converger hacia un equilibrio entre ambas especies, y siempre es el mismo equilibrio.

Desde el punto de vista matemático, el término logístico de el sistema (2.14), con γ pequeña, es una perturbación del modelo de Lotka-Volterra (2.6). Concluimos así que esta perturbación del término logístico rompe las curvas cerradas del modelo original, y las convierte en trayectorias que oscilan infinitamente alrededor del punto de equilibrio y convergiendo hacia él. Ver Figura 2.17 a1).

- Para el intervalo $[\gamma_2, 1)$, primero probamos que localmente P_2 es un atractor o sumidero, es decir, que todo el flujo a su alrededor converge hacia él, sin las infinitas oscilaciones. Con las proposiciones anteriores, ahora podemos hacer conclusiones globales. Todo el flujo que se encuentra en la región II cruza la isoclina L e ingresa a la región III, en esta región una parte del flujo converge hacia el punto de equilibrio P_2 , y el resto sale por la isoclina $u = 1$ y entra a la región I, cuyo flujo una parte converge hacia P_2 , y el resto sale por la isoclina $u = 1$.

Conclusiones: Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge hacia P_2 . Desde el punto de vista biológico, sin importar la cantidad de ambas especies, estas van a converger hacia un equilibrio, y siempre es el mismo equilibrio. Ver Figura 2.17 a2).

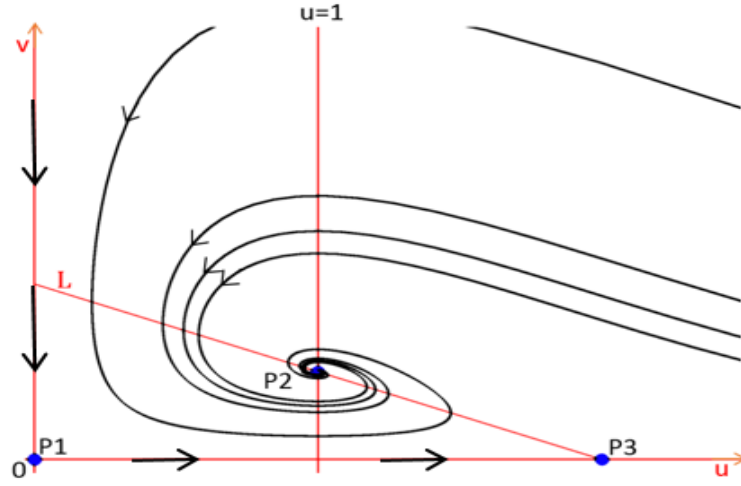
- $\gamma = 1$. Recordemos, del estudio de la dinámica local, que P_2 es un punto de equilibrio no hiperbólico, implicando con ello que los valores propios no permitieron conocer el comportamiento del flujo a su alrededor.

Con las proposiciones que acabamos de demostrar ahora podemos afirmar que el flujo que está en la región I cruza la isoclina $u = 1$ e ingresa a la región II, luego este cruza la isoclina L e ingresa a la región III, finalmente todo el flujo que está en esta región converge hacia P_2 .

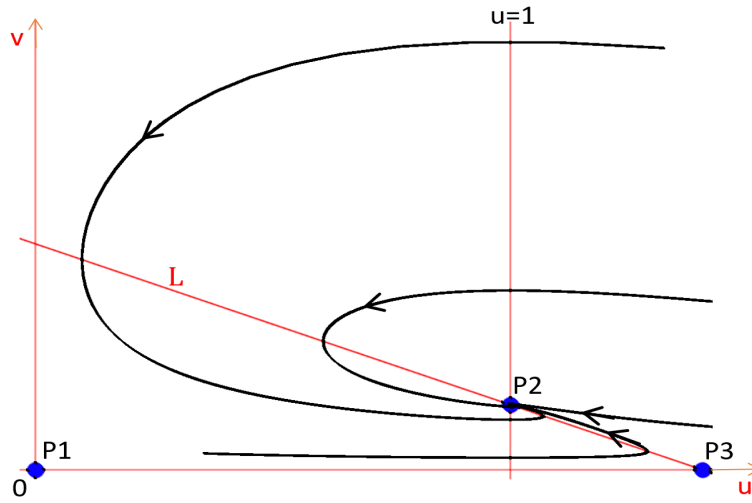
Conclusiones: Todo el flujo que se encuentra en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge al punto de equilibrio P_3 . Desde el punto de vista biológico y sin importar la cantidad de presas y depredadores, ahora podemos afirmar que el depredador está condenado a su extinción. Y de las presas, estas convergen hacia el punto de equilibrio P_3 , o también llamado su *equilibrio logístico*. Ver Figura 2.17 b).

- $\gamma > 1$. En el estudio de la dinámica local probamos que P_3 es un punto atractor o sumidero. Ahora podemos hacer afirmaciones globales. Todo el flujo que se encuentra en la región I cruza la isoclina $u = 1$ y entra a la región II, luego este flujo cruza la isoclina L y entra a la región III, finalmente todo en flujo de esta región converge hacia P_3 .

Conclusiones: Son las mismas del Caso $\gamma = 1$, o sea que para cualquier cantidad de presas y depredadores que haya en un momento dado, el destino final siempre es la extinción del depredador, y la presa alcanza su equilibrio logístico. Ver Figura 2.17 c).

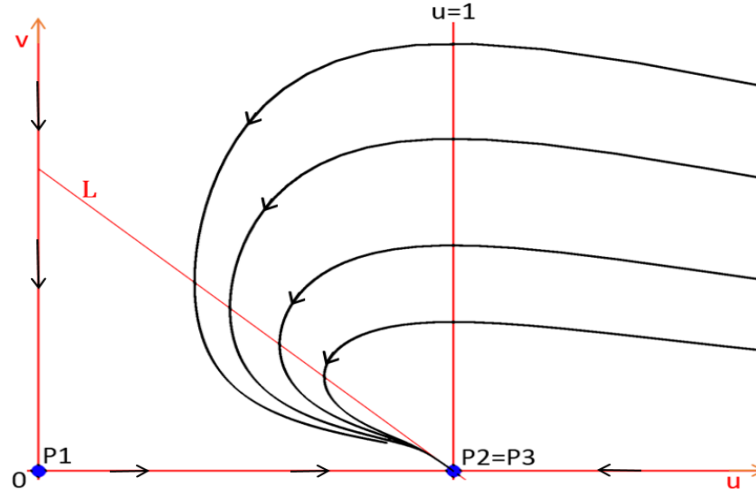


a1) Caso $\gamma \in (0, \gamma_2)$. Dibujo obtenido con $\alpha = 1$ (que implica $\gamma_2 = -2 + 2\sqrt{2} = 0.82$) y $\gamma = 0.5$.³

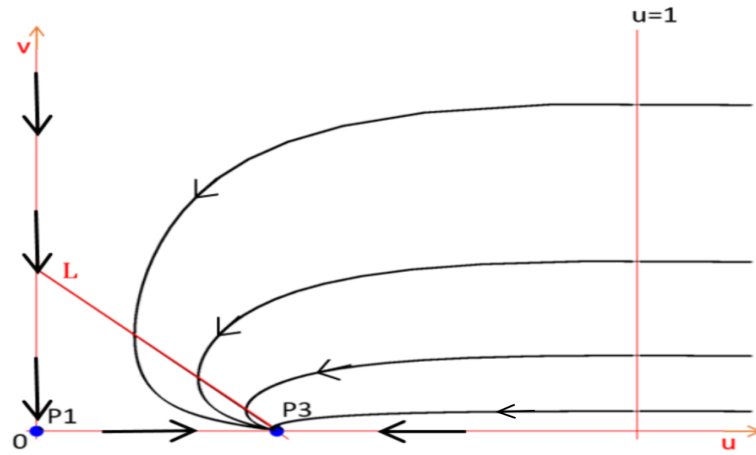


a2) Caso $\gamma \in [\gamma_2, 1)$. Dibujo obtenido con $\alpha = 1$ (que implica $\gamma_2 = -2 + 2\sqrt{2} = 0.82$) y $\gamma = 0.9$.

³Este retrato fase es una perturbación del modelo original de Lotka-Volterra, ya que en este modelo $\gamma \in (0, \gamma_2)$ e incluye valores $\gamma \approx 0$, y $\gamma = 0$ representa el sistema de Lotka-Volterra. Ver (2.14).



b) Caso $\gamma = 1$. Retrato fase con un punto de equilibrio no hiperbólico. Los parámetros son $\alpha = 3$ y $\gamma = 1$.



c) Caso $\gamma > 1$. El punto P_3 es un sumidero. Los parámetros son $\alpha = 3$ y $\gamma = 2$.

Figura 2.17. Dinámica global del modelo Depredador-Presa con crecimiento logístico para la presa. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.

Crítica al modelo. Si bien el modelo de Lotka-Volterra fue un gran logro en el intento de modelación matemática en biología de poblaciones, el modelo no soporta el intento de refinamiento mediante la introducción del término logístico. Incluso un valor muy insignificante de autolimitación, $\gamma \approx 0$, lleva a un comportamiento cualitativamente diferente, en lugar de órbitas periódicas, las soluciones convergen en espiral hacia el punto equilibrio. El precio del refinamiento del modelo es la pérdida de concordancia con la observación. (Brauer & Castillo-Chavez, 2012, p. 125, [3]).

Es muy difícil encontrar ejemplos en la naturaleza que muestren las oscilaciones que convergen hacia el equilibrio. Obviamente, tampoco vamos a encontrar las curvas periódicas perfectas del modelo Lotka-Volterra, ya que es un modelo matemático que elimina demasiadas variables de la naturaleza, pero sí es más fácil encontrar ejemplos que se acercan a lo que predice este modelo, es decir, hay periodicidad, pero es variable en el tiempo, la amplitud también es variable.

2.5. Depredador-Presa con crecimiento logístico para ambas especies

Al modelo de la sección anterior agreguemos otro efecto limitante del medio ambiente, pero ahora sobre los depredadores. Entonces agregamos el término logístico $-fy^2$, obteniendo el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy - ex^2, \\ \dot{y} &= -cy + kxy - fy^2,\end{aligned}\tag{2.19}$$

donde a, b, c, e, f y k son constantes positivas.

Ahora simplificamos este sistema aplicando las reducciones de parámetros explicadas en la Sección 2.2.2,

$$u := \frac{k}{c}x, \quad v := \frac{b}{a}y, \quad \gamma := \frac{ce}{ak}, \quad \alpha := \frac{c}{a}, \quad \beta = \frac{af}{bc},$$

con reparametrización del tiempo

$$\tau := at.$$

Estos cambios nos permiten reducir el número de parámetros de seis a sólo tres.

$$\begin{aligned}u' &= u(1 - \gamma u - v), \\ v' &= \alpha v(-1 + u - \beta v),\end{aligned}\tag{2.20}$$

donde α , β y γ son positivos.

Puntos de equilibrio. Para hallar estos puntos, que son las soluciones constantes de nuestro modelo, hay que resolver el sistema $u' = 0$ y $v' = 0$, es decir,

$$u(1 - \gamma u - v) = 0, \quad \alpha v(-1 + u - \beta v) = 0.$$

Para esto consideramos las rectas

$$L_1 : 1 - \gamma u - v = 0, \quad L_2 : -1 + u - \beta v = 0.$$

Entonces la intersección de la recta L_2 con el eje v genera el punto de equilibrio P_2 . De la intersección de L_1 con el eje u se obtiene el punto de equilibrio P_3 . Finalmente, un cuarto punto, P_4 , se obtiene de la intersección de las rectas L_1 y L_2 . En resumen, existen cuatro soluciones constantes o puntos de equilibrio:

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (0, -1/\beta), \quad P_3 = (1/\gamma, 0), \quad P_4 = \left(\frac{1 + \beta}{1 + \beta\gamma}, \frac{1 - \gamma}{1 + \beta\gamma} \right).$$

Claramente el eje horizontal es una región invariante, ya que para $v = 0$ se tiene $v' = 0$, lo que obliga a que soluciones con una condición inicial sobre esta recta se queden en ella para todo tiempo. Lo mismo sucede con el eje vertical. Lo anterior implica que el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ también sea invariante.

En el eje horizontal, el de las presas en ausencia de depredadores, podemos observar que el intervalo entre los puntos P_1 y P_3 representa el caso en que son pocas las presas y su número está creciendo con el tiempo, hasta alcanzar el equilibrio P_3 . Por el contrario, si las presas son muchas, entonces estas empezarán a competir entre ellas, implicando que su número descienda hasta alcanzar el mismo equilibrio. En resumen, el punto P_3 representa el equilibrio logístico de las presas en ausencia de depredadores.

En el eje vertical, aunque surge el punto de equilibrio P_2 , que sería el equivalente de un equilibrio logístico para los depredadores, podemos observar que este punto se encuentra en la región negativa. Y esto tiene mucho sentido porque no existe un equilibrio para los depredadores en ausencia de presas. Ver Figura 2.18.

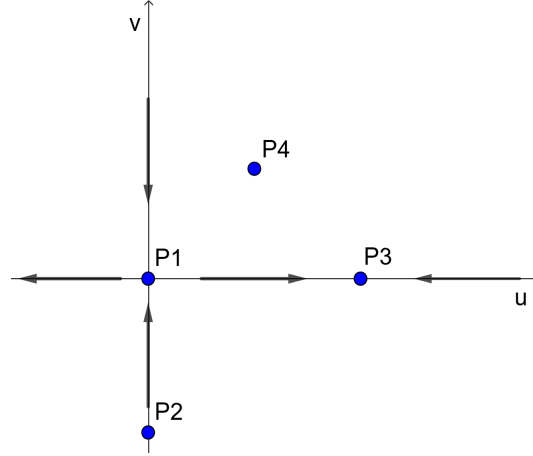


Figura 2.18. El sistema (2.20) tiene diez soluciones explícitas, cuatro corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 , P_3 y P_4 , y las restantes seis corresponden a los intervalos que generan estos puntos sobre los ejes cartesianos.

Dinámica local de puntos de equilibrio. A continuación hallamos los valores propios de los puntos de equilibrio para poder conocer cómo es la dinámica a su alrededor.

El campo vectorial del sistema (2.20) es

$$F = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u - \gamma u^2 - uv \\ -\alpha v + \alpha uv - \alpha \beta v^2 \end{pmatrix},$$

cuya matriz jacobiana está dada por

$$DF = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2\gamma u - v & -u \\ \alpha v & \alpha(u - 1 - 2\beta v) \end{pmatrix}.$$

- En $P_1 = (0, 0)$ tenemos que

$$DF = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix},$$

claramente hay un valor propio positivo y otro negativo. Por lo tanto es un punto silla.

- En $P_2 = (0, -1/\beta)$ la matriz jacobiana es

$$DF(0, -1/\beta) = \begin{pmatrix} 1 + \frac{1}{\beta} & 0 \\ \frac{-\alpha}{\beta} & \alpha \end{pmatrix},$$

con polinomio característico

$$p(\lambda) = \left(\left(1 + \frac{1}{\beta} \right) - \lambda \right) (\alpha - \lambda) = 0.$$

Por lo tanto, los valores propios son $\lambda_1 = 1 + \frac{1}{\beta}$ y $\lambda_2 = \alpha$. Dado que ambos son positivos, entonces P_2 es un punto de equilibrio hiperbólico repulsor. Por estar en la región negativa, este punto sólo es de interés matemático.

- En $P_3 = (1/\gamma, 0)$ tenemos la matriz jacobiana

$$DF(1/\gamma, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{\gamma} \\ 0 & \alpha(-1 + \frac{1}{\gamma}) \end{pmatrix},$$

con polinomio característico

$$p(\lambda) = (-1 - \lambda)\left(\alpha\left(-1 + \frac{1}{\gamma}\right) - \lambda\right) = 0.$$

Entonces sus valores propios son $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = \alpha(-1 + \frac{1}{\gamma})$. Así que el signo de λ_2 depende de γ . Hay tres casos:

- $\gamma < 1$, que implica $\lambda_2 > 0$, por lo que P_3 es un punto silla.
- $\gamma = 1$, que implica $\lambda_2 = 0$, por lo que P_3 es no hiperbólico.
- $\gamma > 1$, que implica $\lambda_2 < 0$, entonces ambos valores propios son negativos y P_3 es un atractor.

- Para $P_4 = \left(\frac{1+\beta}{1+\beta\gamma}, \frac{1-\gamma}{1+\beta\gamma}\right)$ restringimos el análisis al cuadrante $\mathbb{R}_+^2$, lo que implica $\gamma < 1$. La matriz jacobiana evaluada en este punto está dada por

$$DF = \begin{pmatrix} \frac{\gamma(-1-\beta)}{1+\beta\gamma} & \frac{-1-\beta}{1+\beta\gamma} \\ \frac{\alpha(1-\gamma)}{1+\beta\gamma} & \frac{\alpha\beta(\gamma-1)}{1+\beta\gamma} \end{pmatrix}.$$

Si ahora definimos

$$u_0 := \frac{1+\beta}{1+\beta\gamma} \quad y \quad v_0 := \frac{1-\gamma}{1+\beta\gamma},$$

entonces

$$DF = \begin{pmatrix} -\gamma u_0 & -u_0 \\ \alpha v_0 & -\alpha\beta v_0 \end{pmatrix},$$

cuya ecuación característica es

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (-\gamma u_0 - \lambda)(-\alpha\beta v_0 - \lambda) + \alpha u_0 v_0 = 0 \\ &= \lambda^2 + \lambda(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) + \alpha(\beta\gamma + 1)u_0 v_0 = 0, \end{aligned}$$

y sus valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \frac{-(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) \pm \sqrt{(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma + 1)u_0 v_0}}{2}.$$

Con relación al discriminante

$$D := (\gamma u_0 + \alpha \beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma + 1)u_0v_0, \quad (2.21)$$

nos limitamos a ilustrar mediante ejemplos que puede tener ambos signos.

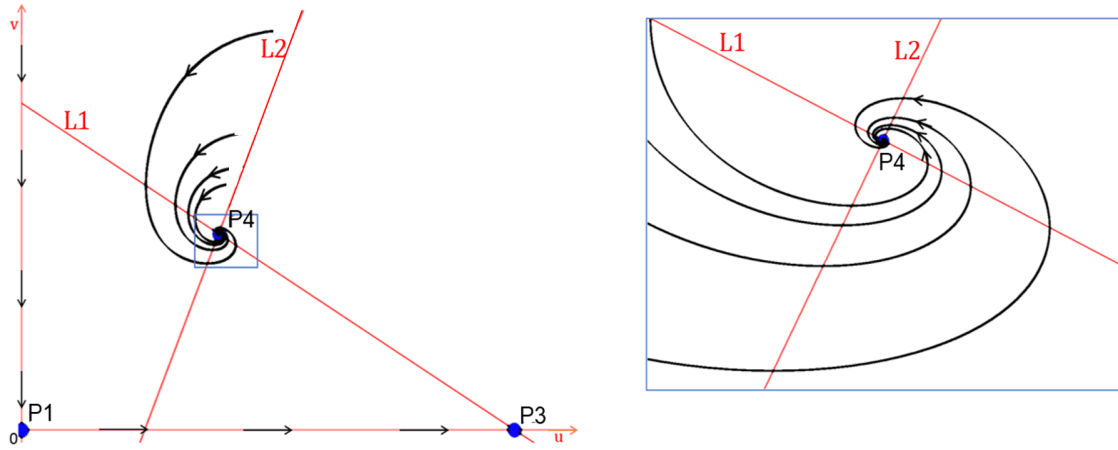
- Si $D < 0$, entonces los valores propios son complejos con parte real negativa, lo que indica que P_4 es un foco atractor.
- Si $D \geq 0$, y además observamos que es menor que $(\gamma u_0 + \alpha \beta v_0)^2$ entonces la raíz cuadrada es real y menor que $\gamma u_0 + \alpha \beta v_0$. Por tanto los dos valores propios son negativos, implicando que P_4 es un sumidero o atractor.

Ejemplo 1. Con los valores $\alpha = 1$, $\beta = 1$ y $\gamma = 0.25$, se obtiene un discriminante negativo con valor -3.8 , y por tanto el punto de equilibrio P_4 es un foco atractor. Ver Figura 2.19 a).

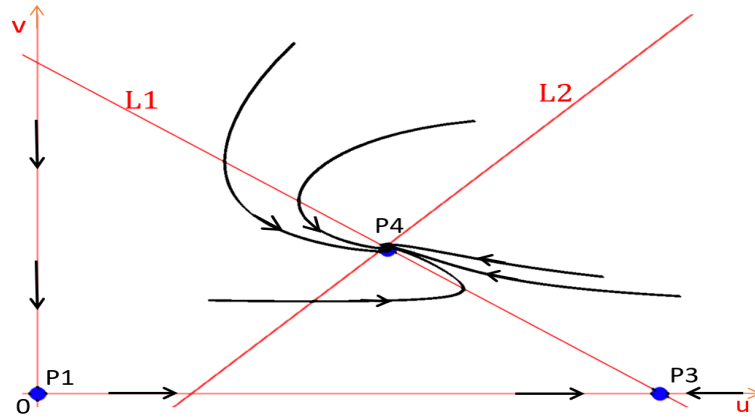
Ejemplo 2. Con los valores $\alpha = 1$, $\beta = 1$ y $\gamma = 0.8$, el discriminante es positivo, vale 0.11 y entonces P_4 es un sumidero o atractor. Ver Figura 2.19 b).

Resumen.

- P_1 es punto silla.
- P_2 es repulsor, y está en la región negativa.
- P_3 es punto silla si $\gamma < 1$,
es no hiperbólico si $\gamma = 1$,
es atractor si $\gamma > 1$.
- P_4 es foco atractor si $D < 0$ y
es atractor o sumidero si $D \geq 0$.



a) P_4 es un foco atractor para $\alpha = 1$, $\beta = 1$ y $\gamma = 0.25$.



b) P_4 es un sumidero o atractor para $\alpha = 1$, $\beta = 1$ y $\gamma = 0.8$.

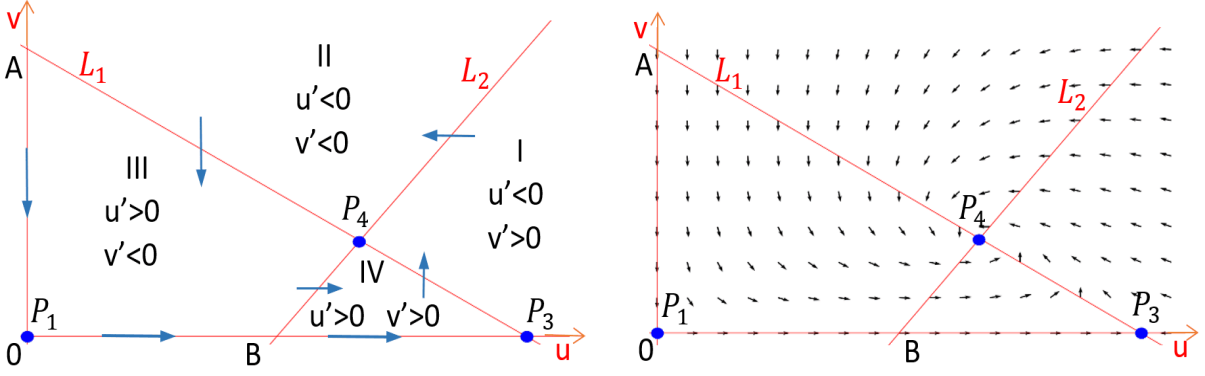
Figura 2.19. Trayectorias alrededor de P_4 obtenidas por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.

Dinámica global. Para averiguar cómo es el comportamiento de las soluciones en todo el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$, hallamos las isoclinas nulas, es decir, las regiones donde $u' = 0$ y $v' = 0$. Estas isoclinas son

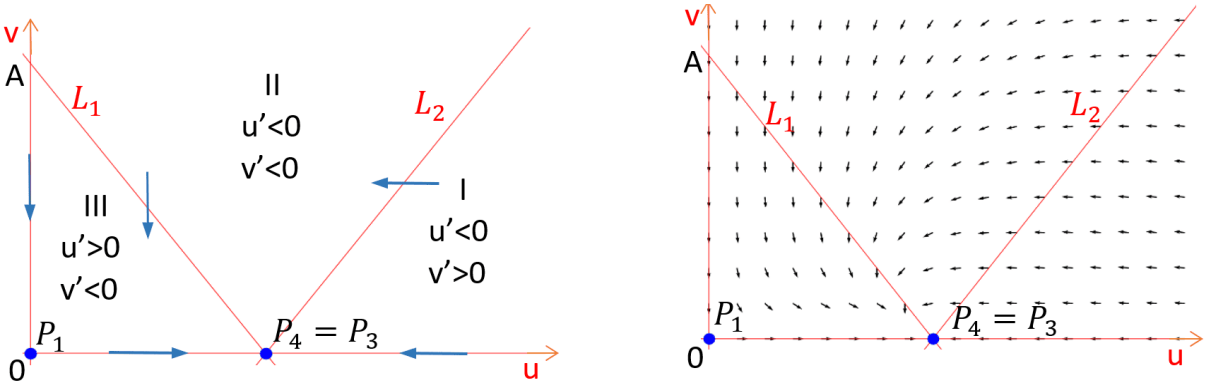
- a) El eje u .
- b) El eje v .
- c) La recta $L_1 : 1 - \gamma u - v = 0$.
- d) La recta $L_2 : -1 + u - \beta v = 0$.

Hay tres tipos de retratos fase, dependiendo de la ubicación del punto de equilibrio principal $P_4 = \left(\frac{1+\beta}{1+\beta\gamma}, \frac{1-\gamma}{1+\beta\gamma} \right)$. El caso principal es cuando este punto está en $\mathbb{R}_+^2$, y

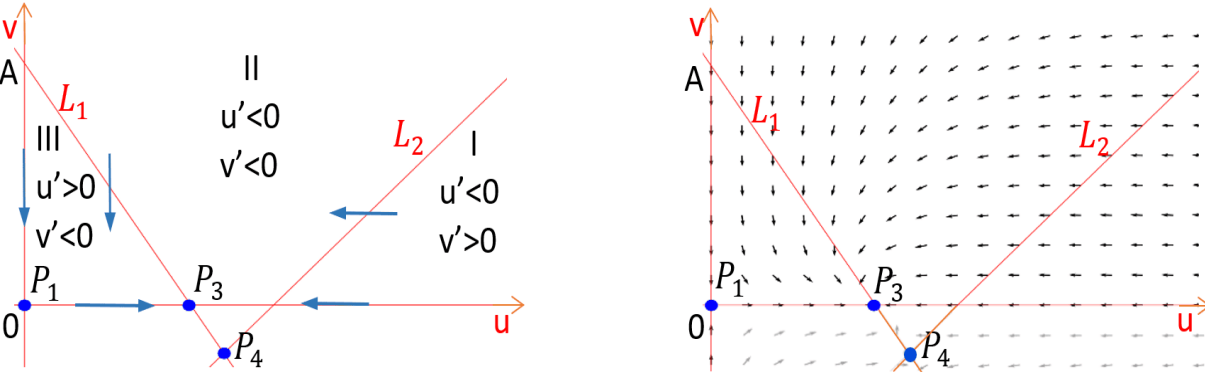
esto sucede cuando $\gamma < 1$. Y hay dos casos más cuando este punto está sobre el eje u o debajo, y esto sucede cuando $\gamma \geq 1$. Ver Figura 2.20.



a) Caso $\gamma < 1$. Dibujo obtenido con $\gamma = 0.5$, $\beta = 1$ y $\alpha = 1$.



b) Caso $\gamma = 1$. Dibujo obtenido con $\gamma = 1$, $\beta = 1$ y $\alpha = 1.1$.



c) Caso $\gamma > 1$. Dibujo obtenido con $\gamma = 1.5$, $\beta = 1$ y $\alpha = 1$.

Figura 2.20. Clasificación de retratos fase según el valor de γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.

Es fácil observar que las dos rectas isoclinas, L_1 y L_2 , dividen al cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ en regiones donde las derivadas u' y v' tienen un signo fijo. Para hallar los signos de estas derivadas, primero observemos que

- $1 - \gamma u - v = 0$ sobre la recta L_1 ,
- $1 - \gamma u - v < 0$ arriba de L_1 ,
- $1 - \gamma u - v > 0$ abajo de L_1 .

Y para la segunda isoclina, el análisis es similar.

- $-1 + u - \beta v = 0$ sobre la recta L_2 ,
- $-1 + u - \beta v < 0$ arriba de L_2 ,
- $-1 + u - \beta v > 0$ abajo de L_2 .

Ahora ilustramos cómo utilizar la información anterior para hallar los signos de las derivadas u' y v' . Para esto consideremos como ejemplo la región II de la Figura 2.20 a). Por estar arriba de L_1 y L_2 se tiene que $1 - \gamma u - v < 0$ y $-1 + u - \beta v < 0$. Si ahora sustituimos ambas desigualdades en el sistema (2.20) se obtiene $u' < 0$ y $v' < 0$. Entonces ambas funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes, lo que implica que las trayectorias en esta región avanzan moviéndose hacia la izquierda y hacia abajo.

A continuación hacemos el análisis de la dinámica global en los tres retratos fase de la Figura 2.20.

- Caso $\gamma < 1$. Recordemos que este parámetro está asociado con el término logístico de la presa, y que un valor pequeño nos indica que son pocos sus problemas por falta de alimento o de espacio. Recordemos además que P_4 puede ser un foco atractor o un sumidero.
 - P_4 es un foco atractor. Localmente, las trayectorias alrededor de este punto oscilan infinitamente, convergiendo hacia él. En cuanto a la dinámica global, empecemos en la región I. Afirmamos que las soluciones en esta región deben salir cruzando la isoclina L_2 , ya que no es una opción converger hacia el punto de equilibrio, porque este es un foco. La demostración formal de esta afirmación se basa en las mismas ideas de la Proposición 2.4.1 del modelo anterior. Y luego esto se repite en cada una de las siguientes regiones.

Conclusión: Lo anterior nos lleva a afirmar que lo que sucede a un nivel local donde el flujo oscila infinitamente alrededor de P_4 y convergiendo hacia él,

tambien sucede a un nivel global en todo el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$. Desde un punto de vista poblacional, para cualquier cantidad positiva de presas y depredadores que haya en un momento dado, ambas especies convergen hacia un equilibrio, siempre el mismo equilibrio. Como consecuencia, ninguna especie se extingue, y ninguna domina sobre la otra.

- P_4 es un sumidero. Dado que en la región I, el flujo avanza hacia la izquierda y hacia arriba entonces algunas trayectorias convergen a P_4 y otras salen por la isoclina L_2 . Lo mismo sucede en las otras tres regiones.

Conclusión: Todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_4 . Para ambas especies, lo anterior significa que para cualquier cantidad positiva de presas y depredadores que haya en un momento dado, ambas especies convergen hacia el equilibrio. Por tanto, ninguna especie se extingue, y ninguna domina sobre la otra.

- Caso $\gamma \geq 1$. Unimos el segundo y tercer retrato fase de la Figura 2.20 en esta descripción porque su dinámica global es la misma. Es importante comentar que el caso $\gamma = 1$ a pesar de tener puntos de equilibrio no hiperbólicos, ahora estamos en posición de describir su retrato fase.

El flujo que se encuentra en la región I avanza hacia la izquierda y hacia arriba, por tanto tendrá que salir por la isoclina L_2 , y en la Proposición 2.4.1 del modelo anterior tenemos una demostración rigurosa de esta afirmación. Y del flujo que se encuentra en la región II, una parte se va hacia P_3 y otra parte sale por la isoclina L_1 . Finalmente, el flujo que está en la región III converge hacia P_3 .

Conclusión: Todo el flujo que se encuentra en $\mathbb{R}_+^2$ converge al punto de equilibrio P_3 . Dado que este punto se encuentra en el eje coordenado horizontal, donde $v = 0$, podemos concluir que desde el punto de vista biológico, y sin importar la cantidad positiva que haya de ambas especies en un momento dado, el depredador está condenado a extinguirse, mientras que la presa alcanza su equilibrio logístico.

2.6. Depredador-Presa con ciclo límite

En esta sección se analizará un modelo depredador-presa de Georgyi Gauss con un ciclo límite estable. (Hofbauer & Sigmund, 2012, p. 34, [9]).

Un ciclo límite estable es una órbita periódica aislada atractora, es decir, una trayectoria cerrada y aislada que atrae en espiral a todas las trayectorias cercanas, por dentro y por fuera.

2 Modelos Depredador-Presa

Como podemos observar a continuación, la construcción del nuevo modelo se basa en el modelo clásico de Lotka-Volterra, pero generalizando algunos conceptos.

Consideremos que la presa crece, en ausencia del depredador, según la ecuación

$$\dot{x} = xg(x),$$

donde $g(x)$ representa la tasa de crecimiento per cápita, es decir, por individuo, lo que hace que $xg(x)$ sea la tasa de crecimiento de la población en general. Esta función $g(x)$ está dada por

$$g(x) > 0 \text{ si } x < k, \quad g(k) = 0, \quad g(x) < 0 \text{ si } x > k. \quad (2.22)$$

Como podemos observar en la Figura 2.21, este comportamiento es cualitativamente igual al crecimiento logístico en los dos últimos modelos. En este comportamiento, el equilibrio logístico está representado por k , ver pagina 13. Recordemos que a este término también se le suele conocer como *capacidad de carga del ecosistema*, y representa el número máximo de individuos que puede soportar el medio ambiente de forma estable, es decir, a largo plazo.

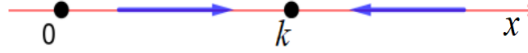


Figura 2.21. Comportamiento logístico de las presas en ausencia de los depredadores.

Al crecimiento de las presas agreguemos sus muertes por contacto con el depredador. En los modelos anteriores usamos el producto xy que representa los encuentros entre ambas especies, en el nuevo modelo generalizamos esta idea con el producto $yp(x)$, donde $p(x)$ representa la cantidad de presas que mata un depredador. Entonces

$$p(0) = 0 \quad y \quad p(x) > 0 \text{ para } x > 0. \quad (2.23)$$

De esta manera, la ecuación para las presas es $\dot{x} = xg(x) - yp(x)$.

El depredador decrece exponencialmente en ausencia de la presa, según la ecuación $\dot{y} = -cy$. Y el beneficio que le representa encontrar presas, lo representamos con el término $yq(x)$, donde $q(x)$ es una función positiva monótona creciente, dada por

$$q(0) = 0 \quad y \quad \frac{d}{dx}q(x) > 0 \text{ para } x > 0. \quad (2.24)$$

Finalmente, todo lo anterior nos proporciona el modelo

$$\begin{aligned} \dot{x} &= xg(x) - yp(x), \\ \dot{y} &= y(-c + q(x)). \end{aligned} \quad (2.25)$$

Puntos de equilibrio. Para hallar estos puntos, hacemos $\dot{x} = 0$ y $\dot{y} = 0$ en el sistema (2.25), y resolvemos las ecuaciones correspondientes, es decir,

$$xg(x) - yp(x) = 0, \quad y(-c + q(x)) = 0.$$

Para simplificar la descripción, sean L_1 y L_2 dadas por

$$L_1 : xg(x) - yp(x) = 0, \quad L_2 : -c + q(x) = 0.$$

Por lo tanto, además del origen P_1 , tenemos los siguientes puntos de equilibrio

- P_2 es la intersección de L_1 con el eje x .
- P_3 es la intersección de L_1 y L_2 .

En conclusión, los puntos de equilibrio son

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (k, 0), \quad P_3 = L_1 \cap L_2,$$

El eje x es invariante porque al hacer $y = 0$ en el sistema (2.25), se obtiene $\dot{y} = 0$, lo que significa que soluciones que están en esta recta en un momento dado, se quedan en ella para todo tiempo. Con el eje y es similar, ya que al hacer $x = 0$ se obtiene $\dot{x} = 0$. Por el Teorema de Existencia y Unicidad, el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ también es una región invariante. En palabras simples, las trayectorias de este cuadrante no pueden cruzar los ejes coordenados.

De L_1 y L_2 tenemos la siguiente información:

- En L_1 tenemos que

$$y = \frac{xg(x)}{p(x)}, \tag{2.26}$$

entonces $y(x) > 0$ para $0 < x < k$ y $y(x) = 0$ para $x = k$. Es evidente que se desconoce cómo es la gráfica de L_1 , pues se desconocen $g(x)$ y $p(x)$. Por lo tanto la gráfica de L_1 en la Figura 2.23 sólo es representativa.

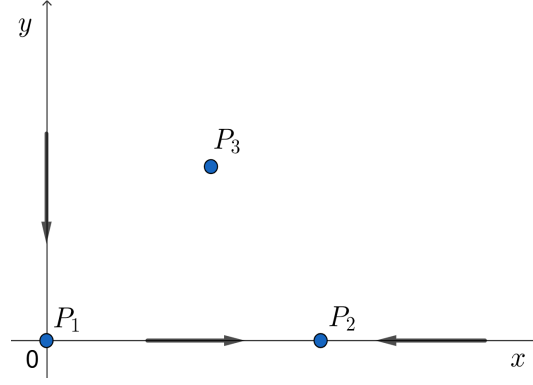


Figura 2.22. Puntos de equilibrio P_1 , P_2 y P_3 , y soluciones sobre los ejes cartesianos.

- De $L_2 : -c + q(x) = 0$, lo único que sabemos es que $q(x)$ es creciente y pasa por el origen. Esto deja dos escenarios dependiendo de qué tanto crezca $q(x)$.
 - Existe x_0 tal que $-c + q(x) = 0$, entonces la gráfica de L_2 es la recta vertical $x = x_0$.
 - $q(x)$ es siempre menor que c . Entonces L_2 no existe.

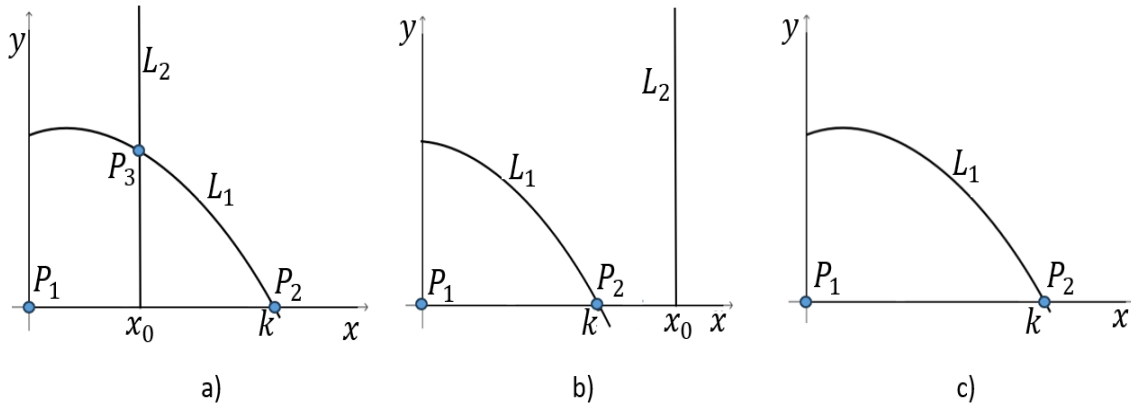


Figura 2.23. L_1 y L_2 generan tres retratos fase distintos: a) L_1 y L_2 se intersecan en P_3 , b) L_1 y L_2 no se intersecan, c) L_2 no existe.

Dinámica local de los puntos de equilibrio.

El sistema (2.25) tiene campo vectorial

$$J = \begin{pmatrix} F(x, y) \\ G(x, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} xg(x) - yp(x) \\ -cy + yq(x) \end{pmatrix},$$

y matriz jacobiana

$$DJ = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{\partial G}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} xg'(x) + g(x) - yp'(x) & -p(x) \\ yq'(x) & -c + q(x) \end{pmatrix}.$$

- En $P_1 = (0, 0)$, además de considerar que $g(0) > 0$, $p(0) = 0$ y $q(0) = 0$, según (2.22), (2.23) y (2.24), se obtiene la matriz jacobiana

$$DJ = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix},$$

donde un valor propio es negativo y otro positivo, por lo tanto, P_1 es un punto silla.

- En $P_2 = (k, 0)$ tenemos $x = k$, $y = 0$ y $g(k) = 0$, lo que nos da la matriz jacobiana

$$DJ = \begin{pmatrix} kg'(k) & -p(k) \\ 0 & -c + q(k) \end{pmatrix},$$

cuyos valores propios son $\lambda_1 = kg'(k)$ y $\lambda_2 = -c + q(k)$. Dada la definición de $g(x)$ en (2.22), es claro que esta función es decreciente en $x = k$, por lo tanto $g'(k) < 0$. Entonces $\lambda_1 < 0$.

En relación a λ_2 , hay dos casos:

- $\lambda_2 = -c + q(k) > 0$ si P_2 está a la derecha de la recta vertical L_2 , ya que es la región donde $q(x) > c$. Por lo tanto, $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 > 0$, entonces P_2 es un punto silla. Ver Figura 2.23 a).
- $\lambda_2 = -c + q(k) < 0$ por dos razones distintas:
 - cuando P_2 está a la izquierda de L_2 , ya que es la región donde $q(x) < c$.
 - cuando L_2 no existe, ya que corresponde al caso en que $q(x)$ no crece lo suficiente, resultando que $-c + q(x)$ es siempre negativa.

Entonces $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 < 0$, por lo que P_2 es un atractor o sumidero.

- En $P_3 = L_1 \cap L_2$ sus coordenadas son: $x = x_0$ por estar en L_2 , $y = \frac{x_0 g(x_0)}{p(x_0)} =: y_0$ por estar en L_1 , ver (2.26). Entonces su matriz jacobiana está dada por

$$DJ = \begin{pmatrix} x_0 g'(x_0) + g(x_0) - \frac{x_0 g(x_0) p'(x_0)}{p(x_0)} & -p(x_0) \\ y_0 q'(x_0) & 0 \end{pmatrix}.$$

Sea H definida por

$$H(x) := xg'(x) + g(x) - \frac{xg(x)p'(x)}{p(x)}. \quad (2.27)$$

Entonces

$$DJ = \begin{pmatrix} H(x_0) & -p(x_0) \\ y_0 q'(x_0) & 0 \end{pmatrix},$$

cuya ecuación característica está dado por

$$\begin{aligned} (H(x_0) - \lambda)(-\lambda) + p(x_0)y_0 q'(x_0) &= 0, \\ \lambda^2 - H(x_0)\lambda + y_0 p(x_0)q'(x_0) &= 0, \end{aligned}$$

y sus valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \frac{H(x_0) \pm \sqrt{H^2(x_0) - 4y_0 p(x_0)q'(x_0)}}{2}. \quad (2.28)$$

Dado que $p(x) > 0$ y $q'(x) > 0$ por definición, ver (2.23) y (2.24), respectivamente, entonces $H^2(x_0)$ es una cota superior para el discriminante.

Proposición 2.6.1. *P_3 es un punto estable o atractor, si y sólo si, la pendiente de la isoclina L_1 es negativa en P_3 . Si la pendiente es positiva, P_3 es inestable.*

Demostración. Para calcular la pendiente de L_1 en P_3 derivamos (2.26), entonces

$$y' = \frac{d}{dx} \left(\frac{xg}{p} \right) = \frac{pg + xg'p - xgp'}{p^2} = \frac{g + xg' - \frac{xgp'}{p}}{p},$$

es decir

$$y' = \frac{H}{p},$$

donde H está dado por (2.27). Entonces el signo de H es el signo de y' . En otras palabras,

- la pendiente de L_1 es negativa, si y sólo si, $H < 0$,
- la pendiente de L_1 es positiva, si y sólo si, $H > 0$.

Con esta información lo que sigue es analizar los valores propios en la expresión (2.28).

Supongamos que la pendiente de L_1 es negativa en P_3 , entonces $H(x_0) < 0$. Sea D el discriminante en la raíz cuadrada (2.28), entonces

- D tiene cota superior $H^2(x_0)$, pues $4yppq' > 0$ por definición de p y q ,
- D no tiene cota inferior porque en su resta un término depende de q y el otro no, lo que hace que pueda tener cualquier signo y cualquier magnitud menor que $H^2(x_0)$.

Con la información anterior, ya podemos concluir que hay dos opciones para los valores propios λ_1 y λ_2 :

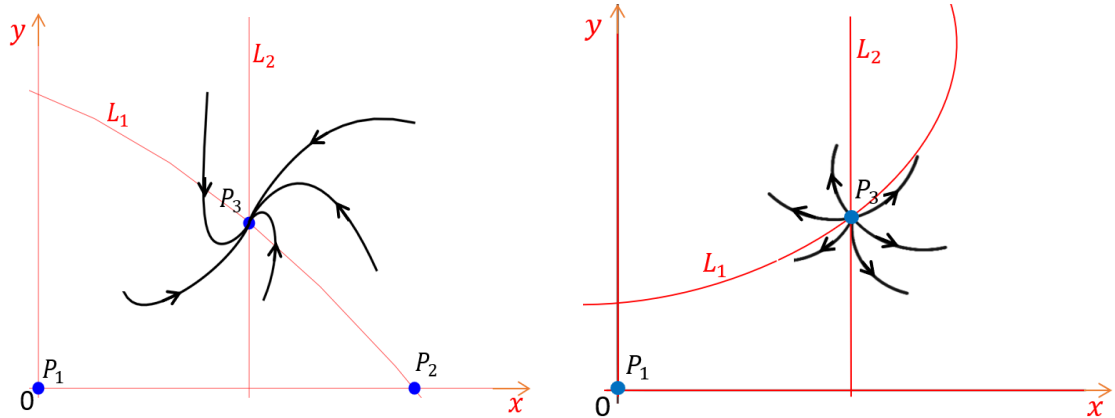
- λ_1 y λ_2 son reales y negativos, entonces P_3 es un punto atractor o sumidero.
- λ_1 y λ_2 son complejos con parte real negativa, entonces P_3 es un foco atractor.

Finalmente, en el caso que la pendiente de L_1 en P_3 sea positiva, entonces H es positiva, lo que implica que ambos valores sean positivos o complejos con parte real positiva. Por lo tanto P_3 tiene dos opciones, ser una fuente o repulsor, o ser un foco repulsor.

■

Resumen.

- P_1 es punto silla.
- P_2 es punto silla en la Figura 2.23 a).
 P_2 es un atractor en la Figura 2.23 b) y c).
- P_3 es un atractor o foco atractor cuando la pendiente de L_1 en P_3 es negativa.
 P_3 es un repulsor o foco repulsor cuando la pendiente de L_1 en P_3 es positiva.



a) Cuando la pendiente de L_1 en P_3 es negativa, este punto es atractor.

b) Cuando la pendiente de L_1 en P_3 es positiva, este punto es repulsor.

Figura 2.24. Comportamiento local de P_3 .

Dinámica global. Comenzamos por hallar las isoclinas nulas, es decir, las regiones donde $u' = 0$ y $v' = 0$. Estas isoclinas son

- El eje x .

- El eje y .
- La curva $L_1 : xg(x) - yp(x) = 0$. Ver (2.26).
- La recta $L_2 : -c + q(x) = 0$.

Estas isoclinas nulas generan tres dibujos distintos (ver Figura 2.23), pero el segundo y el tercero generan dinámicas equivalentes. Por esta razón, reducimos el análisis a sólo dos dibujos. Ver Figura 2.25.

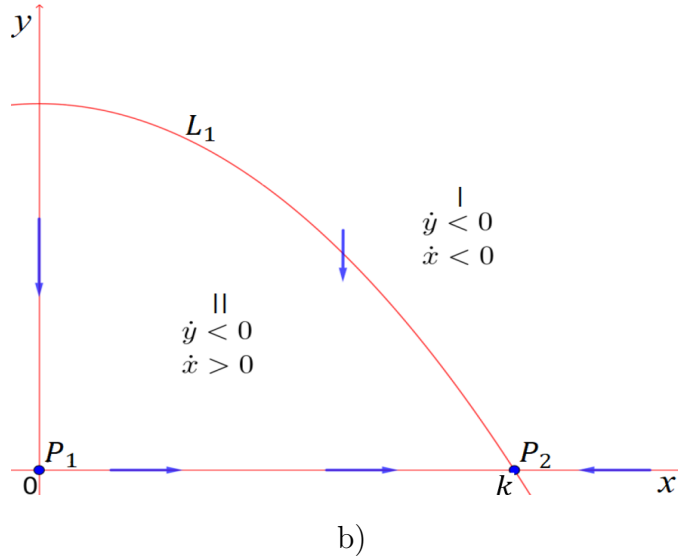
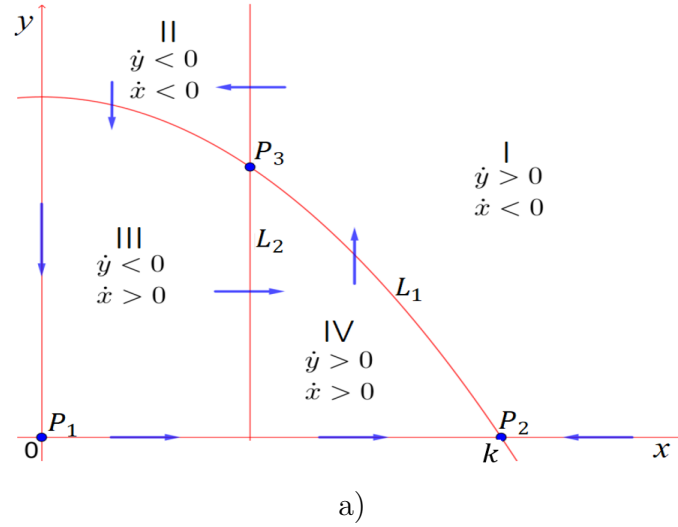


Figura 2.25. Existen dos retratos fase, en el primero P_3 existe, en el segundo no.

Para determinar el signo de las derivadas u' y v' en los retratos fase es necesario considerar por separado las distintas regiones que generan las isoclinas L_1 y L_2 . Para esto observemos la siguiente información:

- $xg(x) - yp(x) > 0$ abajo de L_1 .
- $xg(x) - yp(x) = 0$ en L_1 .
- $xg(x) - yp(x) < 0$ arriba de L_1 .

Y para L_2 el análisis es similar.

- $-c + q(x) > 0$ a la derecha de L_2 .
- $-c + q(x) = 0$ en L_2 .
- $-c + q(x) < 0$ a la izquierda de L_2 o cuando L_2 no existe.

A manera de ejemplo, para observar cómo se calculan los signos de las derivadas $\dot{x}$ y $\dot{y}$, consideremos la región I de la Figura 2.25 a). Por estar arriba de L_1 y a la derecha de L_2 , tenemos que $xg(x) - yp(x) < 0$ y $-c + q(x) > 0$. Si ahora sustituimos ambas desigualdades en el sistema (2.25), se obtiene que $\dot{x} < 0$ y $\dot{y} > 0$. Entonces la función $x(t)$ es decreciente y $y(t)$ es creciente, lo que implica que las trayectorias en esta región avanzan hacia la izquierda y hacia arriba.

Dinámica global de la Figura 2.25 a).

Recordemos que P_2 es un punto silla, y por tanto tiene asociadas dos órbitas estables que convergen a este punto de equilibrio, estas soluciones están sobre el eje coordenado horizontal y convergen a P_2 . Como todo punto silla también tiene asociadas dos órbitas inestables, una de las cuales está en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$. Para poder determinar el recorrido de esta trayectoria necesitamos el concepto de ω -límite y el Teorema de Poincaré-Bendixon. (Perko, 2001, p. 245, [12]).

Consideremos el sistema

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) \text{ donde } \mathbf{x} \in \mathbb{R}^n. \quad (2.29)$$

Definición. Dada una secuencia de tiempos que diverge a infinito, y se evalúa en una solución $\mathbf{x}(t)$, se obtiene una secuencia de puntos en su órbita, que en caso de converger, a este punto de convergencia se le llama *punto ω -límite*. Al conjunto de puntos ω -límite de esta órbita se le llama el *conjunto ω -límite*, y se denota como $\omega(\Gamma)$.

Teorema de Poincaré-Bendixon. Dado el sistema (2.29) con $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^2$ y $f \in C^1$, considere una trayectoria Γ contenida en un conjunto compacto para $t \geq 0$. Entonces si $\omega(\Gamma)$ no contiene puntos de equilibrio, $\omega(\Gamma)$ es una órbita periódica.

Sea Γ la órbita inestable de P_2 . Es evidente que Γ se encuentra dentro de una región compacta, por lo tanto se puede aplicar el Teorema de Poincaré-Bendixson. Esto nos lleva a dos escenarios. (Hofbauer & Sigmund, 2012, p. 36).

- Si $\omega(\Gamma)$ no contiene puntos de equilibrio, entonces $\omega(\Gamma)$ es una órbita periódica, que denotamos como Ω . La órbita Γ da infinitas vueltas en sentido antihorario convergiendo hacia Ω . Ver Figura 2.26 a1).

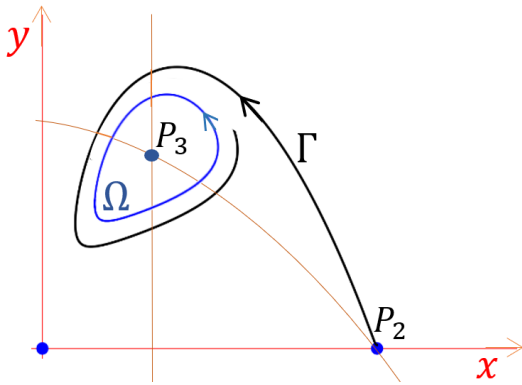
Conclusión: Con relación al flujo global, el retrato fase incluye una órbita periódica aislada Ω , es decir, un ciclo límite. Todas las órbitas exteriores de Ω se comportan igual que Γ , girando y convergiendo hacia Ω . Ver Figura 2.26 a2).

Interpretación biológica. A largo plazo, hay dos destinos posibles: ambas especies convergen hacia un equilibrio estable o sus poblaciones oscilan convergiendo hacia un comportamiento periódico.

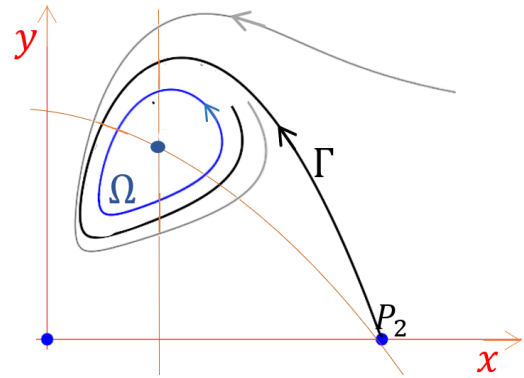
- Si $\omega(\Gamma)$ contiene un punto de equilibrio, este debe ser el punto P_3 , dado que los dos puntos de equilibrio que están en el eje coordenado horizontal, están fuera de consideración. Esto significa que la trayectoria Γ converge a P_3 . Ver Figura 2.26 b1).

Conclusión: Con respecto al flujo global, dado que dos trayectorias no se pueden intersectar, es evidente que todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_3 . Por lo tanto, P_3 es un atractor global. Ver Figura 2.26 b2).

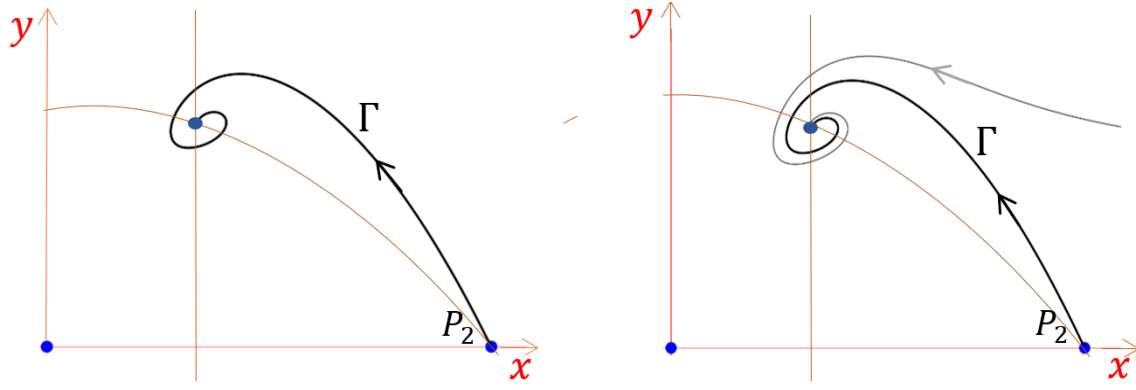
Interpretación biológica. Sin importar el tamaño de las poblaciones de ambas especies, presa y depredador, que haya en un momento dado, a largo plazo convergen hacia un equilibrio estable.



a1) Ω es un ciclo límite, es decir, una órbita periódica aislada.



a2) Ω atrae las trayectorias externas.



b1) Órbita inestable de P_2 converge a P_3 .

b2) El punto P_3 es un atractor global.

Figura 2.26. Dinámica global del modelo Depredador-Presa con ciclo límite. Siempre que P_3 exista, uno de estos dos casos, a) o b), se cumple.

Dinámica global de la Figura 2.25 b).

Afirmamos que todas las trayectorias de la región I salen por la isoclina L_1 . Su demostración se basa en la misma idea que la Proposición 2.4.1 de la Sección 2.4. Supongamos por contradicción que una trayectoria permanece en la región I para todo tiempo. Dado que en esta región, $x(t)$ y $y(t)$ son decrecientes, con $x = 0$ y $y = 0$ como cotas inferiores, entonces aplican el Lema 1 y el Lema 2 de la Sección 2.2.1. Por lo tanto, la solución $(x(t), y(t))$ converge a un punto de equilibrio, pero en esta región no hay puntos de equilibrio, entonces la suposición es falsa y la trayectoria debe salir por la isoclina L_1 .

En la región II, afirmamos que todas las trayectorias convergen a P_2 . La demostración es esencialmente la misma del párrafo anterior. Por los signos de las derivadas tenemos que $x(t)$ es creciente y $y(t)$ decreciente, con $x = k$ como cota superior y $y = 0$ como cota inferior, respectivamente. Entonces usamos el Lema 1 y el Lema 2 para concluir que la trayectoria converge a un punto de equilibrio pero el único punto posible es P_2 .

Conclusión. El punto de equilibrio P_2 es un atractor global.

Interpretación biológica. En cualquier caso, el depredador irremediablemente está condenado a su extinción, al tiempo que la presa converge hacia su equilibrio logístico.

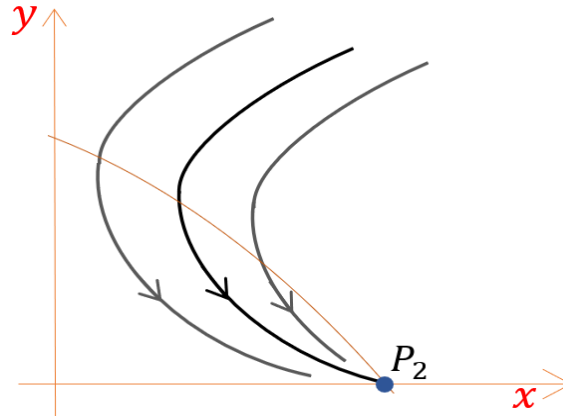


Figura 2.27. Dinámica global. El depredador se extingue, y la presa tiende hacia su equilibrio logístico.

Conclusiones generales:

El modelo de Lotka-Volterra fue un éxito de la modelación matemática en dinámica de poblaciones. De los resultados obtenidos, se encontró que ambas especies, presa y depredador, evolucionan en ciclos a lo largo del tiempo, cuando uno crece el otro decrece, y viceversa, algo muy cercano a lo que se observa en la naturaleza. Otro éxito de este modelo fue el descubrimiento del Principio de Volterra, que aplicado a la pesca que realizan los seres humanos en un ecosistema donde hay peces presas y depredadores, predice el crecimiento de los peces que se pescan, a largo plazo. Esto se explica por el hecho de que los depredadores se ven afectados por la pesca.

En el siguiente modelo introducimos el factor logístico en la presa, es decir, incluimos la mortandad de esta especie por problemas internos, que no tienen que ver con el depredador, como puede ser la falta de espacio o de alimento. Al final de su estudio, fue interesante observar que por muy pequeño que sea el parámetro que regula la mortandad por problemas internos, las curvas cerradas del modelo Lotka-Volterra se rompen y se forman trayectorias en espiral, donde ambas poblaciones convergen hacia un equilibrio estable.

A continuación, agregamos al sistema dinámico anterior, el factor logístico del depredador, es decir, muertes por problemas internos. Al final del estudio, pudimos observar que el retrato fase es cualitativamente igual al que obtuvimos en el modelo anterior, donde el depredador no tenía problemas internos. Al reflexionar sobre esto, vemos que es fácil de explicar, pues en el modelo anterior esta especie decrecía exponencialmente en ausencia de presas, y si ahora agregamos otro factor de muerte, es evidente que la situación no cambia.

En el último sistema dinámico, el modelo de tipo Gause tiene la ventaja de que generaliza los diferentes elementos que intervienen en el modelo de Lotka-Volterra. Por

ejemplo, la tasa constante de nacimientos per cápita de las presas, se reemplaza por una función que genera un crecimiento logístico, entre otros cambios. Como es de prever, tales generalizaciones abren un mundo de posibles dinámicas distintas. En este trabajo probamos que teóricamente es posible la existencia de ciclos límite. Naturalmente el sistema dinámico es muy complejo, y requiere mucho trabajo futuro por hacer.

3 Modelos de competencia o colaboración entre especies

3.1. Introducción

Para continuar nuestro análisis, en este capítulo incorporamos dos modelos matemáticos de dinámica de poblaciones: competencia entre especies y cooperación entre especies.

En el primer caso, la competencia se produce cuando dos especies utilizan los mismos recursos limitados, como pueden ser el alimento y el espacio, principalmente. Las ecuaciones diferenciales son similares a las que se utilizan en los modelos depredador-presa, con algunas variantes. Ahora ambas especies crecen exponencialmente, en ausencia una de la otra, y en ambas ecuaciones diferenciales se agrega un término negativo como consecuencia de la competencia.

El caso de la cooperación entre especies es similar al anterior, salvo que ahora los encuentros entre ambas poblaciones son para beneficio mutuo, lo que genera que el término matemático correspondiente a los encuentros sea positivo.

3.2. Competencia entre especies

En este modelo incluimos dos tipos de limitaciones para cada especie. Una es sobre limitaciones internas, donde una especie se estresa por sus propios conflictos internos, ajenos a la otra especie. La segunda limitación es por la competencia que tienen entre ambas especies, que puede deberse a que consumen el mismo alimento.

Este nuevo modelo es una herramienta fundamental en la Ecología y la Biología Evolutiva, ya que nos ayuda a analizar cómo dos especies compiten por recursos limitados de un ecosistema, como pueden ser los alimentos o el territorio, entre otras cosas. A través de este modelo es posible comprender las dinámicas poblacionales dentro de un ecosistema. Además de poder predecir el impacto de la competencia en la biodiversidad.

Consideremos dos especies, x y y , de manera que cada una, sin la presencia de la otra, tiene crecimiento logístico, es decir,

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= cy - fy^2,\end{aligned}$$

donde todos los coeficientes son positivos.

Agreguemos ahora la característica de ese modelo, que ambas especies compiten por los mismos suministros de alimento, recursos o territorio, y tienden a estar en competencia continua, es por ello que agregamos el término xy negativo en ambas ecuaciones, quedando finalmente el siguiente modelo

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy - ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= cy - kxy - fy^2,\end{aligned}\tag{3.1}$$

con todos los parámetros a, b, c, e, f y k positivos.

Nuevamente, como en cada uno de los modelos anteriores, aplicamos los cambios de variables de la Sección 2.2.2. Obtenemos que

$$u := \frac{k}{c}x, \quad v := \frac{b}{a}y, \quad \gamma := \frac{ce}{ak}, \quad \alpha := \frac{c}{a}, \quad \beta := \frac{af}{bc},$$

con reparametrización del tiempo

$$\tau := at.$$

Con lo anterior, el sistema reducido queda como

$$\begin{aligned}u' &= u(1 - \gamma u - v), \\ v' &= \alpha v(1 - u - \beta v),\end{aligned}\tag{3.2}$$

donde α, β y γ son positivas.

Nota. Es importante interpretar adecuadamente a los parámetros logísticos β y γ . Recordemos que el término cuadrático en la segunda ecuación del sistema (3.2) representa la mortandad de la segunda especie como consecuencia de problemas internos, y el valor de β expresa la magnitud de estos problemas. Lo mismo sucede en la primera ecuación diferencial con el término cuadrático, que mide la mortandad de la primera especie por problemas internos, y el parámetro γ es quien mide la magnitud de los problemas.

Puntos de equilibrio. Hacemos $u' = 0$ y $v' = 0$ en (3.2) y resolvemos el sistema correspondiente, es decir,

$$u(1 - \gamma u - v) = 0, \quad \alpha v(1 - u - \beta v) = 0.$$

Para simplificar la descripción, sean L_1 y L_2 las rectas dadas por

$$L_1 : 1 - \gamma u - v = 0, \quad L_2 : 1 - u - \beta v = 0.$$

Por lo tanto, además del origen P_1 , tenemos los siguientes puntos de equilibrio:

- P_2 es la intersección de la recta L_2 con el eje v .
- P_3 es la intersección de la recta L_1 y el eje u .
- P_4 es la intersección de las rectas L_1 y L_2 .

Estos puntos están dados por

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = \left(0, \frac{1}{\beta}\right), \quad P_3 = \left(\frac{1}{\gamma}, 0\right), \quad P_4 = \left(\frac{\beta - 1}{\beta\gamma - 1}, \frac{\gamma - 1}{\beta\gamma - 1}\right).$$

Al igual que en los modelos anteriores, los dos ejes coordenados son regiones invariantes, lo que implica que el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ también lo sea.

En el eje horizontal positivo, el de la especie 1 en ausencia de la especie 2, podemos observar tres soluciones. La solución que está entre P_1 y P_3 representa el crecimiento de la primera especie cuando son pocos los integrantes, y su número converge hacia el equilibrio P_3 . Por lo contrario, si la población es suficientemente grande, entonces compiten entre ellos haciendo que su número descienda hasta alcanzar el equilibrio. En resumen, el punto P_3 representa el equilibrio logístico de la especie 1 en ausencia de la otra especie. Ver Figura 3.1.

En el eje coordenado vertical sucede lo mismo para la especie 2.

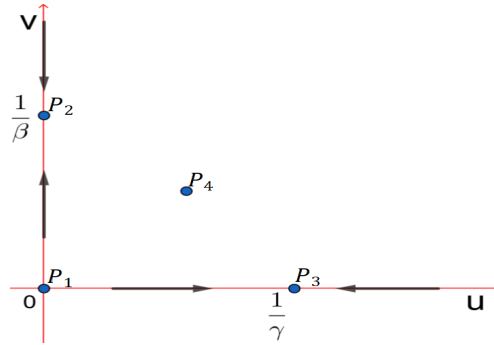


Figura 3.1. El sistema (3.2) tiene diez soluciones explícitas, cuatro corresponden a los puntos de equilibrio P_1 , P_2 , P_3 y P_4 , y seis corresponden a los intervalos que generan los puntos de equilibrio sobre los ejes cartesianos.

Dinámica local de puntos de equilibrio. Ahora procedemos a calcular los valores propios de los puntos de equilibrio. Para esto consideramos el campo vectorial del sistema (3.2),

$$F = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u - \gamma u^2 - uv \\ \alpha v - \alpha uv - \alpha \beta v^2 \end{pmatrix},$$

cuya matriz Jacobiana está dada por

$$DF = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2\gamma u - v & -u \\ -\alpha v & \alpha(1 - u - 2\beta v) \end{pmatrix}.$$

- En $P_1 = (0, 0)$, obtenemos

$$DF = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}.$$

Dado que ambos valores propios son positivos, 1 y α , este punto de equilibrio es inestable y repele todo el flujo a su alrededor. Biológicamente significa que por pequeñas que sean ambas poblaciones, estas nunca se extinguen, al contrario sus números se incrementan.

- En $P_2 = \left(0, \frac{1}{\beta}\right)$, la matriz Jacobiana

$$DF = \begin{pmatrix} 1 - \frac{1}{\beta} & 0 \\ -\frac{\alpha}{\beta} & -\alpha \end{pmatrix}$$

tiene valores propios $\lambda_1 = 1 - \frac{1}{\beta}$ y $\lambda_2 = -\alpha$. Esto nos da tres casos, según el valor de β .

- $\beta < 1$. Entonces $1 - \frac{1}{\beta} < 0$, ambos valores propios son negativos, y P_2 es un atractor de tipo sumidero.
- $\beta = 1$. Entonces $1 - \frac{1}{\beta} = 0$, lo que genera un valor propio cero. Así que este punto es no hiperbólico.
- $\beta > 1$. Entonces $1 - \frac{1}{\beta} > 0$, los valores propios son reales con signos opuestos, por lo tanto P_2 es un punto silla.

- En $P_3 = \left(\frac{1}{\gamma}, 0\right)$, la matriz Jacobiana

$$DF = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{\gamma} \\ 0 & \alpha\left(1 - \frac{1}{\gamma}\right) \end{pmatrix}$$

tiene valores propios $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = \alpha\left(1 - \frac{1}{\gamma}\right)$, lo que nos da tres casos, según el valor de γ .

3 Modelos de competencia o colaboración entre especies

- $\gamma < 1$. Entonces $\alpha(1 - \frac{1}{\gamma}) < 0$, ambos valores propios son negativos. Así que P_3 es un atractor o sumidero.
 - $\gamma = 1$. Entonces $\alpha(1 - \frac{1}{\gamma}) = 0$, lo que genera un valor propio cero. Así que P_3 es no hiperbólico.
 - $\gamma > 1$. Entonces $\alpha(1 - \frac{1}{\gamma}) > 0$, los valores propios son reales con signos opuestos, por lo tanto P_3 es un punto silla.
- Para $P_4 = \left(\frac{\beta - 1}{\beta\gamma - 1}, \frac{\gamma - 1}{\beta\gamma - 1}\right)$, el análisis es más complejo porque depende de dos parámetros, y es más interesante porque puede estar en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$, lo que lo convierte en el punto de equilibrio principal. Y esto sucede cuando $\beta < 1$ y $\gamma < 1$, o cuando $\beta > 1$ y $\gamma > 1$.

La matriz Jacobiana evaluada en este punto está dada por

$$DF = \begin{pmatrix} -\gamma \cdot \frac{\beta - 1}{\beta\gamma - 1} & -\frac{\beta - 1}{\beta\gamma - 1} \\ -\alpha \cdot \frac{\gamma - 1}{\beta\gamma - 1} & -\alpha\beta \cdot \frac{\gamma - 1}{\beta\gamma - 1} \end{pmatrix}.$$

Si ahora definimos

$$u_0 := \frac{\beta - 1}{\beta\gamma - 1} \quad y \quad v_0 := \frac{\gamma - 1}{\beta\gamma - 1},$$

entonces

$$DF = \begin{pmatrix} -\gamma u_0 & -u_0 \\ -\alpha v_0 & -\alpha\beta v_0 \end{pmatrix}.$$

De su ecuación característica

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (-\gamma u_0 - \lambda)(-\alpha\beta v_0 - \lambda) - \alpha u_0 v_0 = 0 \\ &= \lambda^2 + \lambda(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) + \alpha(\beta\gamma - 1)u_0 v_0 = 0, \end{aligned}$$

tenemos los valores propios

$$\lambda_{1,2} = \frac{-(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) \pm \sqrt{(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma - 1)u_0 v_0}}{2}.$$

Sea

$$D := (\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma - 1)u_0 v_0.$$

Según los valores de β y γ , existen los siguientes casos:

- $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Entonces $D > (\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2$. Por lo tanto hay un valor positivo y otro negativo, o sea, P_4 es un punto silla.

- $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Entonces $D < (\gamma u_0 + \alpha \beta v_0)^2$. Además $D > 0$, pues

$$\begin{aligned}
 D &= (\gamma u_0 + \alpha \beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma - 1)u_0v_0 \\
 &= \gamma^2 u_0^2 + 2\alpha\beta\gamma u_0v_0 + \alpha^2\beta^2 v_0^2 - 4\alpha\beta\gamma u_0v_0 + 4\alpha u_0v_0 \\
 &= \gamma^2 u_0^2 - 2\alpha\beta\gamma u_0v_0 + \alpha^2\beta^2 v_0^2 + 4\alpha u_0v_0 \\
 &= (\gamma u_0 - \alpha\beta v_0)^2 + 4\alpha u_0v_0 > 0.
 \end{aligned} \tag{3.3}$$

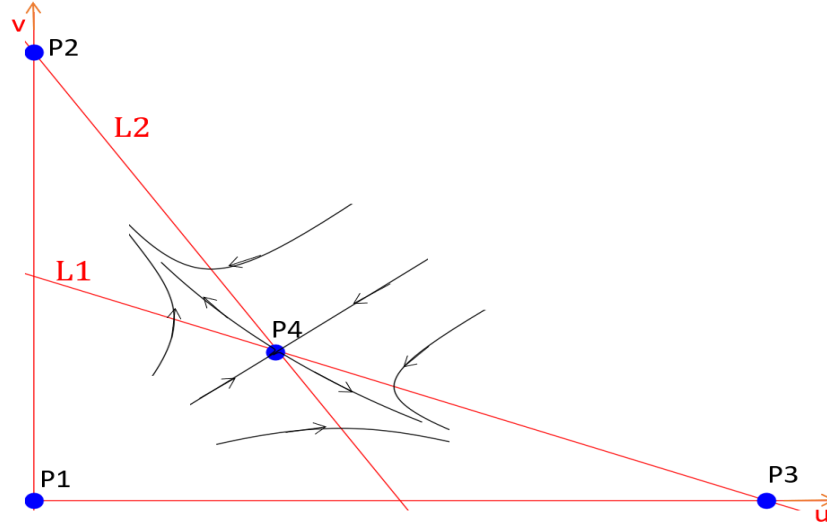
Entonces $0 < D < (\gamma u_0 + \alpha \beta v_0)^2$, lo que implica que la raíz cuadrada en la ecuación de valores propios es real y de magnitud menor que $\gamma u_0 + \alpha \beta v_0$. Por tanto, los dos valores propios son negativos. Así que P_4 es un atractor o sumidero, o sea, atrae todo el flujo cercano y sin oscilaciones.

- $\beta = 1$ o $\gamma = 1$. Entonces $u_0 = 0$ o $v_0 = 0$, lo que implica en el polinomio característico la existencia de un valor propio cero, o sea, P_4 es no hiperbólico.
- $\beta > 1$ y $\gamma < 1$, o viceversa. Entonces P_4 queda en la región negativa de u o v , lo que carece de interés biológico.

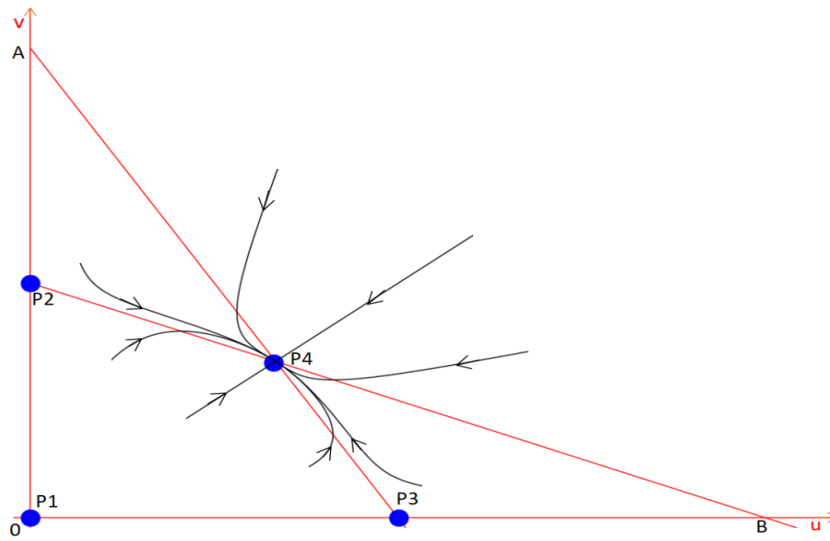
Resumen.

- P_1 es repulsor.
- P_2 es atractor si $\beta < 1$,
es no hiperbólico si $\beta = 1$,
es punto silla si $\beta > 1$.
- P_3 es atractor si $\gamma < 1$,
es no hiperbólico si $\gamma = 1$,
es punto silla si $\gamma > 1$.
- P_4 es punto silla si $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Ver Figura 3.2 a),
es no hiperbólico si $\beta = 1$ o $\gamma = 1$,
es un atractor si $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Ver Figura 3.2 b).

Dinámica global. Como hemos hecho en los modelos anteriores, para describir el comportamiento global de las soluciones en todo el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$, empezamos por hallar las isoclinas nulas, es decir, las regiones donde $u' = 0$ y $v' = 0$. Estas isoclinas son



a) $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Los puntos P_2 y P_3 son atractores, y P_4 es punto silla. Parámetros con valores $\beta = 0.5$ y $\gamma = 0.5$.



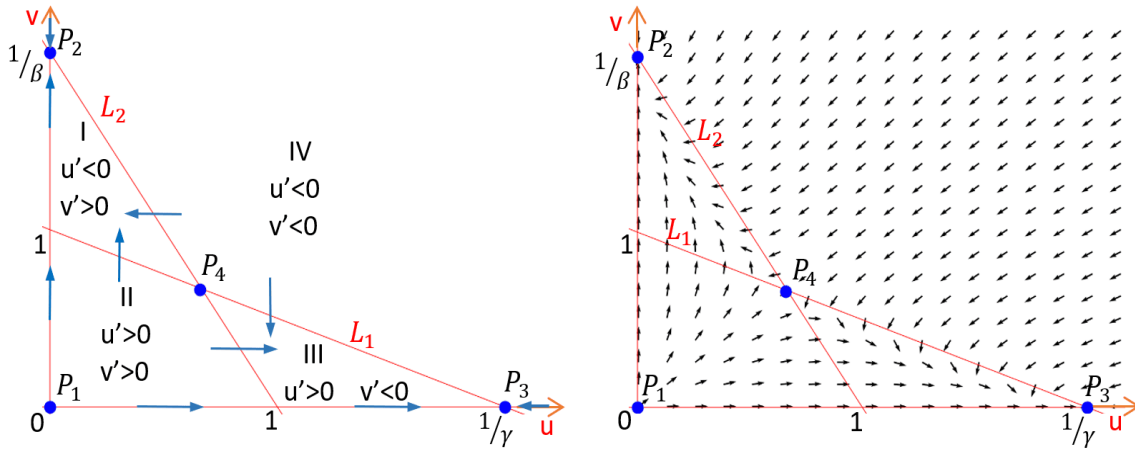
b) $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Los puntos P_2 y P_3 son puntos silla, y el punto P_4 es un atractor. Parámetros con valores $\beta = 2$ y $\gamma = 2$.

Figura 3.2. Trayectorias obtenidas por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.

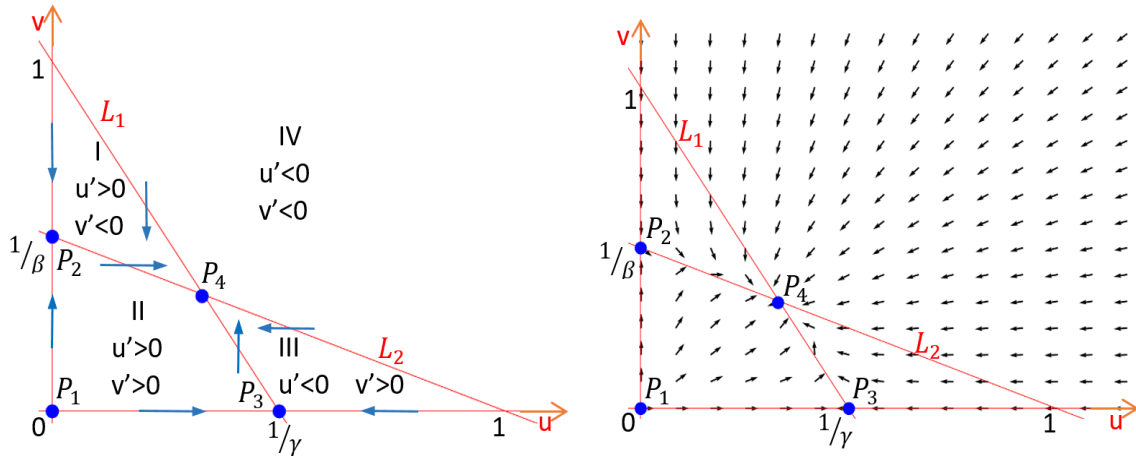
- a) El eje u .
- b) El eje v .
- c) La recta $L_1 : 1 - \gamma u - v = 0$.
- d) La recta $L_2 : 1 - u - \beta v = 0$.

La clasificación de retratos fase depende de la forma como se relacionan las rectas L_1 y L_2 , en particular sólo interesa saber si se intersecan o no en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$. Esto se determina conociendo las intersecciones de cada recta con los ejes coordenados. Así los valores $\beta = 1$ o $\gamma = 1$ son puntos de bifurcación entre retratos fase cualitativamente distintos:

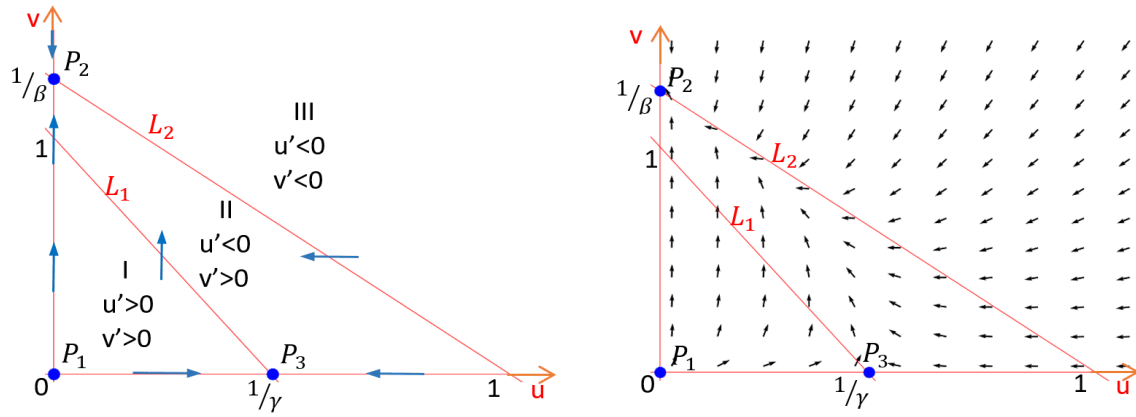
- $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Las rectas L_1 y L_2 se intersecan. Ver Figura 3.3 a).
- $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Las rectas L_1 y L_2 se intersecan. Ver Figura 3.3 b).
- $\beta < 1$ y $\gamma > 1$. La recta L_2 queda arriba de L_1 . Ver Figura 3.3 c).
- $\beta > 1$ y $\gamma < 1$. La recta L_2 queda abajo de L_1 . Ver Figura 3.3 d).



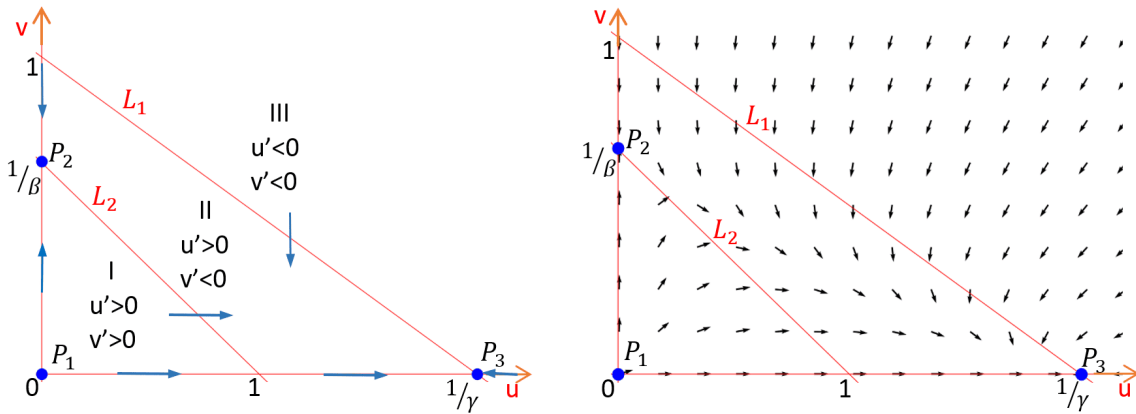
a) $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 0.5$, $\gamma = 0.5$.



b) $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 2$, $\gamma = 2$.



c) $\beta < 1$ y $\gamma > 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 0.8$, $\gamma = 2.1$.



d) $\beta > 1$ y $\gamma < 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 2.1$, $\gamma = 0.8$.

Figura 3.3. Clasificación de retratos fase según los valores de β y γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.

Para determinar el signo de las derivadas u' y v' en los retratos fase es necesario considerar por separado las distintas regiones que generan las isoclinas L_1 y L_2 . Para esto observemos la siguiente información:

- $1 - \gamma u - v = 0$ sobre la recta L_1 ,
- $1 - \gamma u - v < 0$ arriba de L_1 ,
- $1 - \gamma u - v > 0$ abajo de L_1 .

Y para L_2 el análisis es similar.

- $1 - u - \beta v = 0$ sobre la recta L_2 ,
- $1 - u - \beta v < 0$ arriba de L_2 ,
- $1 - u - \beta v > 0$ abajo de L_2 .

Ahora ilustramos cómo utilizar la información anterior para hallar los signos de las derivadas u' y v' . Para esto consideremos como ejemplo la región IV de la Figura 3.3 a). Por estar arriba de L_1 y L_2 se tiene que $1 - \gamma u - v < 0$ y $1 - u - \beta v < 0$. Si ahora sustituimos ambas desigualdades en el sistema (3.2), se obtiene $u' < 0$ y $v' < 0$. Entonces ambas funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son decrecientes, lo que implica que las trayectorias en esta región avanzan hacia la izquierda y hacia abajo.

A continuación hacemos el análisis de la dinámica global de los distintos retratos fase.

- Caso $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Ver Figura 3.3 a).

Dado que P_4 es un punto silla, existe una dirección estable y otra inestable.

- La dirección estable se compone de dos trayectorias que convergen a este punto de equilibrio, por los signos de las derivadas sabemos que una de estas soluciones está en la región II y la otra está en la región IV.

Dado que en la región II, el flujo avanza hacia la derecha y hacia arriba esta rama estable va de P_1 a P_4 .

- La dirección inestable también se compone de dos ramas o trayectorias, las cuales salen de P_4 y se alejan de él. Por los signos de las derivadas, es claro que una trayectoria está en la región I y la otra en la región III.

La trayectoria que está en la región I va de P_4 a P_2 y la trayectoria que está en la región III va de P_4 a P_3 . La demostración formal de estas afirmaciones se basan en las mismas ideas de la Proposición 2.4.2.

En cuanto a la dinámica global, observemos que las cuatro ramas asociadas al punto silla P_4 , dividen al cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones. Todo el flujo de la región izquierda y de la región superior converge a P_2 . Y todo el flujo de la región derecha y de la región inferior converge a P_3 .

Conclusión: Como podemos observar, P_4 es un punto silla y el flujo a su alrededor es inestable, es decir, salvo dos órbitas todo lo demás lo repele y converge a los puntos P_2 o P_3 .

Interpretación biológica. Que los dos parámetros logísticos β y γ sean pequeños significa que tienen pocos problemas internos, esto se traduce en que ambas poblaciones sean grandes. Entonces el enfrentamiento entre ambas especies con grandes poblaciones se convierte en una batalla a muerte donde una de las dos especies termina desapareciendo. Ver Figura 3.4 a).

- Caso $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Ver Figura 3.3 b).

Dado que en la región IV el flujo avanza hacia la izquierda y hacia abajo, entonces algunas trayectorias convergen a P_4 y otras salen por las isoclinas L_1 y L_2 . Lo mismo sucede en la región II. Por otro lado, el flujo que se encuentra en la región I avanza hacia la derecha y hacia abajo convergiendo a P_4 , al igual que en la región III. La demostración formal de estas afirmaciones se basan en las mismas ideas de las Proposiciones 2.4.1 y 2.4.2.

Conclusión: Desde el punto de vista matemático, tenemos que todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge al punto de equilibrio P_4 .

Interpretación biológica. Dado que los parámetros logísticos β y γ son grandes, entonces son más fuertes sus problemas internos, lo que limita su crecimiento. Esto provoca que la confrontación entre ambas especies no resulte tan dañina, lo que hace que se mantengan en un equilibrio estable a largo plazo. Ver Figura 3.4 b).

- Caso $\beta < 1$ y $\gamma > 1$. Ver Figura 3.3 c).

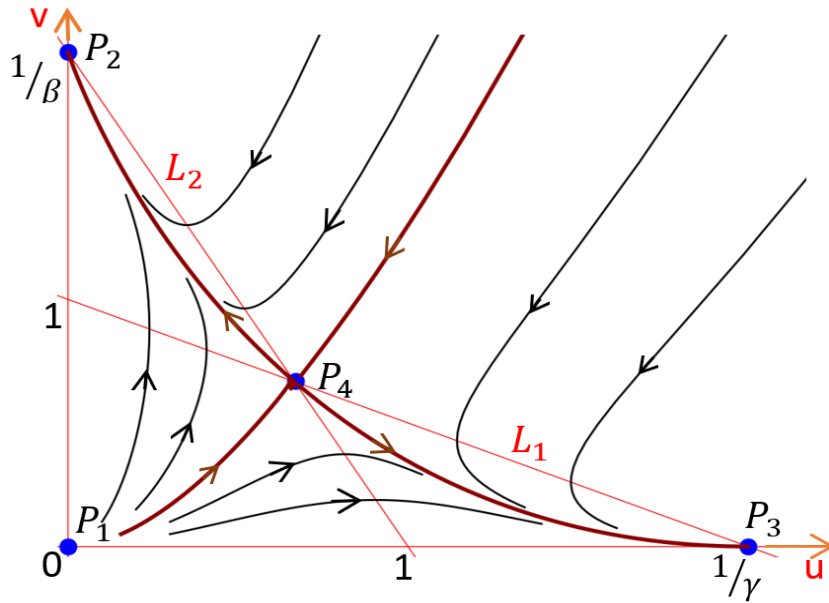
Como podemos observar P_4 no se encuentra en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$, mientras que P_2 es un atractor, es decir, el flujo alrededor de este punto es atraído hacia él, y P_3 es un punto silla, o sea, existe una dirección estable y otra inestable.

En la dinámica global, en la región III, el flujo avanza hacia la izquierda y hacia abajo entonces las trayectorias abandonan la región por la isoclina L_2 , lo mismo sucede en la región I. Por otro lado, el flujo que se encuentra en la región II avanza hacia la izquierda y hacia arriba convergiendo a P_2 . La demostración formal de estas afirmaciones se basa en las mismas ideas de las Proposiciones 2.4.1 y 2.4.2.

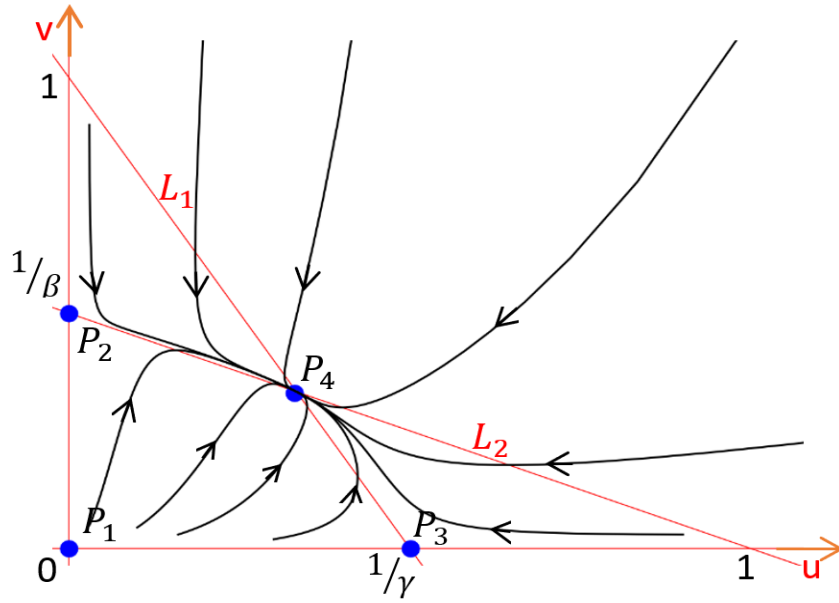
Conclusión: Todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge al punto de equilibrio P_2 .

Interpretación biológica. Podemos observar en la magnitud de los parámetros logísticos que la especie 2 tiene pocos problemas internos, a diferencia de la especie 1 cuyos problemas internos son más serios. Lo anterior provoca que la segunda especie crezca bastante más que la primera, provocando a largo plazo que su confrontación termine en la extinción de la especie menor. Ver Figura 3.4 c).

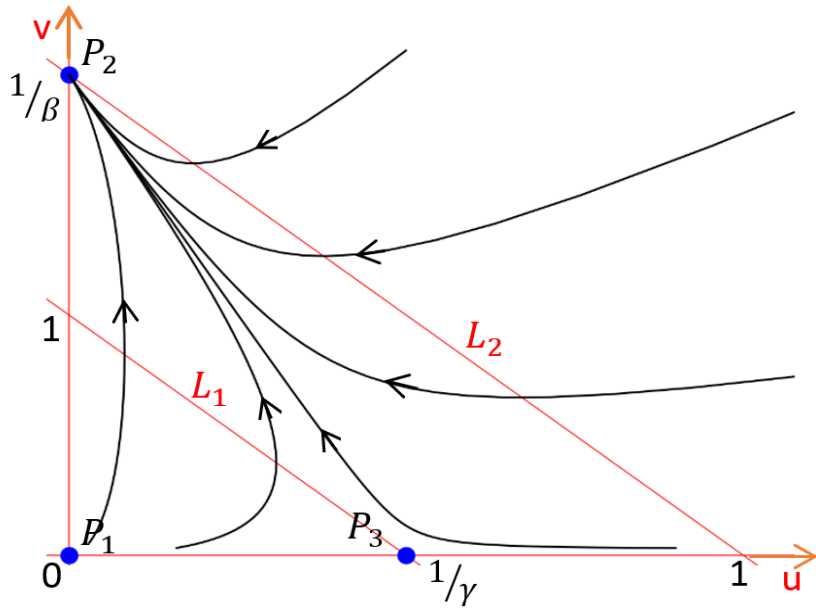
- Caso $\beta > 1$ y $\gamma < 1$. Su análisis es simétrico al caso anterior, pero los papeles se invierten, es decir, todo el flujo converge a P_3 . En términos biológicos, la especie 2 está condenada a morir, y la especie 1 tiende hacia su equilibrio logístico. Ver Figura 3.4 d).
- Caso $\beta = 1$ y $\gamma = 1$. Se genera un *continuo de puntos de equilibrio* sobre la recta $L_1 = L_2$. Este caso degenerado se presenta cuando las dos rectas isoclinas son iguales, lo que implica que las dos derivadas u' y v' se anulen en cada uno de los puntos de la recta. Ver Figura 3.4 e).



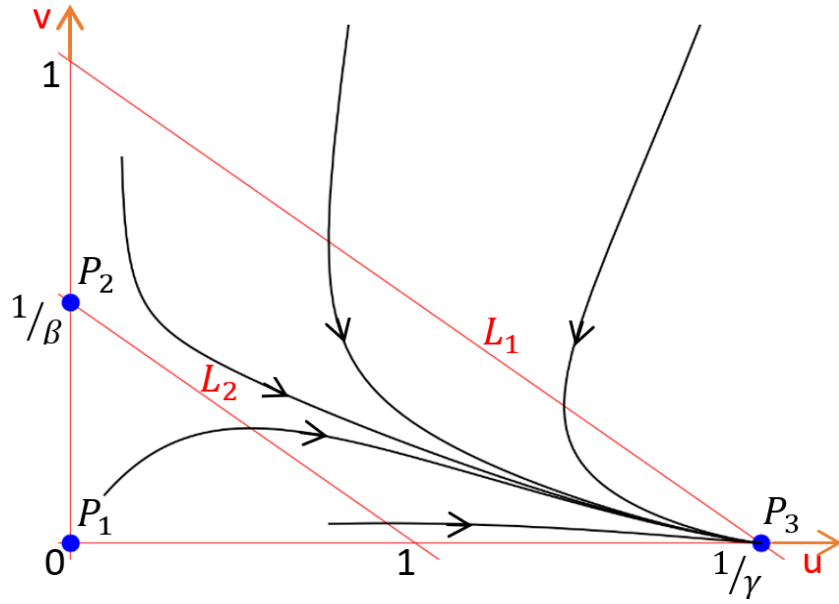
a) Caso $\beta < 1$ y $\gamma < 1$. Una de las especies domina sobre la otra, dependiendo de las poblaciones iniciales, lo que provoca la extinción de la otra especie. Dibujo con valores $\beta = 0.5$ y $\gamma = 0.6$.



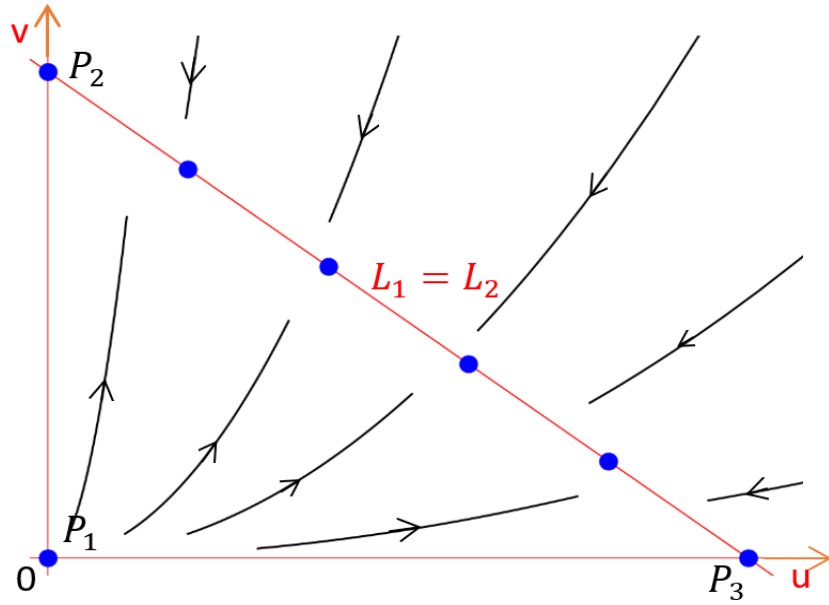
b) Caso $\beta > 1$ y $\gamma > 1$. Los valores de estos parámetros provocan poblaciones pequeñas en ambas especies, y P_4 es el equilibrio al que convergen. Dibujo con valores $\beta = 2$ y $\gamma = 2$.



c) Caso $\beta < 1$ y $\gamma > 1$. El valor pequeño de β hace que la especie 2 tenga mayor capacidad para coexistir con grandes números, lo que provoca la extinción de la especie 1. Dibujo con valores $\beta = 0.5$ y $\gamma = 2$.



d) Caso $\beta > 1$ y $\gamma < 1$. El valor de γ provoca en la especie 1 una mayor capacidad para coexistir en mayores números que la especie 2, lo que provoca la extinción de esta última. Dibujo con valores $\beta = 2$ y $\gamma = 0.5$.



e) Caso $\beta = 1$ y $\gamma = 1$. Se genera un continuo de puntos de equilibrio sobre la recta $L_1 = L_2$.

Figura 3.4. Dinámica global del modelo de competencia entre especies. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.

3.3. Cooperación entre especies

Este modelo se caracteriza por tener dos especies, x y y , que son capaces de cooperar para su mutuo beneficio. Esta cooperación es un fenómeno clave en la naturaleza, y son abundantes los ejemplos donde diferentes especies interactúan de manera beneficiosa para su supervivencia y desarrollo, lo que favorece en el ecosistema, la biodiversidad y la resiliencia ambiental. El apoyo mutuo se puede dar de múltiples formas, por ejemplo, para obtener suministros de alimento, más espacio, etc.

Esta cooperación la reflejamos en el sistema de ecuaciones diferenciales agregando un término xy positivo, donde las interacciones entre ambas especies se miden a través del producto entre ambas variables. También se agrega un término logístico en cada ecuación para incluir las autolimitaciones de cada especie.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax + bxy - ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= cy + kxy - fy^2,\end{aligned}\tag{3.4}$$

donde los parámetros a, b, c, e, f y k son positivos.

Al comparar el sistema (3.1) de competencia entre especies y el sistema (3.4) de cooperación, podemos observar el cambio de signo en el producto xy , que representa los encuentros entre ambas poblaciones. En el primer modelo, el signo es negativo porque es competencia, y ahora los signos son positivos porque es cooperación.

Ahora simplificamos el sistema aplicando la reducción de parámetros explicada en la Sección 2.2.2, aplicando los cambios

$$u := \frac{k}{c}x, \quad v := \frac{b}{a}y, \quad \gamma := \frac{ce}{ak}, \quad \alpha := \frac{c}{a}, \quad \beta = \frac{af}{bc},$$

con reparametrización del tiempo

$$\tau := at.$$

Entonces se obtiene el sistema reducido

$$\begin{aligned}u' &= u(1 - \gamma u + v), \\ v' &= \alpha v(1 + u - \beta v),\end{aligned}\tag{3.5}$$

donde α , β y γ son positivas.

Puntos de equilibrio. Hacemos $u' = 0$ y $v' = 0$ en (3.5) y resolvemos el sistema correspondiente, es decir,

$$u(1 - \gamma u + v) = 0, \quad \alpha v(1 + u - \beta v) = 0.$$

Para simplificar la descripción, sean L_1 y L_2 las rectas dadas por

$$L_1 : 1 - \gamma u + v = 0, \quad L_2 : 1 + u - \beta v = 0.$$

Por lo tanto, además del origen P_1 , tenemos los siguientes puntos de equilibrio:

- P_2 es la intersección de la recta L_2 con el eje v .
- P_3 es la intersección de la recta L_1 y el eje u .
- P_4 es la intersección de las rectas L_1 y L_2 .

En resumen, los puntos de equilibrio son

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (0, 1/\beta), \quad P_3 = (1/\gamma, 0), \quad P_4 = \left(\frac{\beta + 1}{\beta\gamma - 1}, \frac{\gamma + 1}{\beta\gamma - 1} \right).$$

Los dos ejes coordenados son regiones invariantes. En el eje horizontal u se cumple $v' = 0$, lo que hace que soluciones que estén en esta recta en un momento dado, deban quedarse en ella para todo tiempo, entonces se dice que el eje u es una *región invariante*. Lo mismo sucede con el eje coordenado vertical, es decir, es una región invariante. En consecuencia el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ también es una región invariante. Ver Figura 3.5.

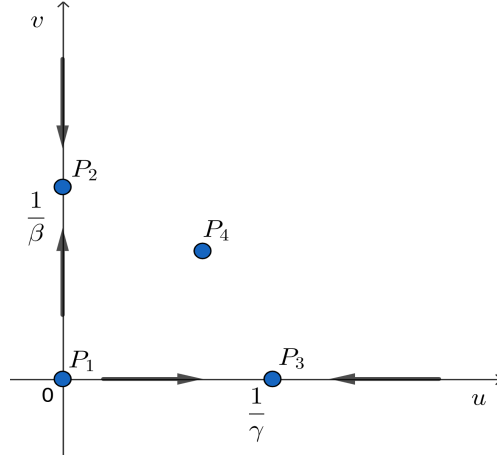


Figura 3.5. Puntos de equilibrio del sistema (3.5), donde P_2 y P_3 corresponden a los equilibrios logísticos de cada especie.

Dinámica local de puntos de equilibrio. Empecemos por calcular los valores propios de los puntos de equilibrio. Para esto consideramos el campo vectorial del sistema (3.5)

$$F = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u - \gamma u^2 + uv \\ \alpha v + \alpha uv - \alpha \beta v^2 \end{pmatrix},$$

y matriz Jacobiana

$$DF = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2\gamma u + v & u \\ \alpha v & \alpha(1 + u - 2\beta v) \end{pmatrix}.$$

- En $P_1 = (0, 0)$ obtenemos

$$DF = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix},$$

Dado que ambos valores propios son positivos, $\lambda_1 = 1$ y $\lambda_2 = \alpha$, este punto de equilibrio es inestable y repele todo el flujo a su alrededor. Biológicamente significa que por pequeñas que sean ambas poblaciones, estas nunca se extinguen, al contrario sus números se incrementan.

- En $P_2 = \left(0, \frac{1}{\beta}\right)$ se tiene la matriz Jacobiana

$$DF = \begin{pmatrix} 1 + \frac{1}{\beta} & 0 \\ \frac{\alpha}{\beta} & -\alpha \end{pmatrix},$$

ya que sus valores propios son $\lambda_1 = 1 + \frac{1}{\beta}$ y $\lambda_2 = -\alpha$, donde uno es positivo y otro negativo, entonces el punto de equilibrio es un punto silla.

- $P_3 = \left(\frac{1}{\gamma}, 0\right)$ claramente también es un punto silla, por el papel simétrico que hay entre ambas especies, lo que se comprueba con la matriz Jacobiana

$$DF = \begin{pmatrix} -1 & \frac{1}{\gamma} \\ 0 & \alpha\left(1 + \frac{1}{\gamma}\right) \end{pmatrix},$$

y sus valores propios $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = \alpha\left(1 + \frac{1}{\gamma}\right)$.

- Para $P_4 = \left(\frac{\beta + 1}{\beta\gamma - 1}, \frac{\gamma + 1}{\beta\gamma - 1} \right)$ el análisis es más complejo porque depende de dos parámetros. Este punto está en el cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ cuando $\beta\gamma > 1$.

La matriz Jacobiana evaluada en este punto está dada por

$$DF = \begin{pmatrix} -\gamma \cdot \frac{\beta + 1}{\beta\gamma - 1} & \frac{\beta + 1}{\beta\gamma - 1} \\ \alpha \cdot \frac{\gamma + 1}{\beta\gamma - 1} & -\alpha\beta \cdot \frac{\gamma + 1}{\beta\gamma - 1} \end{pmatrix}.$$

Si ahora definimos

$$u_0 := \frac{\beta + 1}{\beta\gamma - 1} \quad y \quad v_0 := \frac{\gamma + 1}{\beta\gamma - 1}$$

entonces

$$DF = \begin{pmatrix} -\gamma u_0 & u_0 \\ \alpha v_0 & -\alpha\beta v_0 \end{pmatrix}.$$

De su polinomio característico

$$\begin{aligned} p(\lambda) &= (-\gamma u_0 - \lambda)(-\alpha\beta v_0 - \lambda) - \alpha u_0 v_0 = 0 \\ &= \lambda^2 + \lambda(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) + \alpha(\beta\gamma - 1)u_0 v_0 = 0, \end{aligned}$$

tenemos los valores propios

$$\lambda_{1,2} = \frac{-(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0) \pm \sqrt{(\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2 - 4\alpha(\beta\gamma - 1)u_0 v_0}}{2}.$$

Sea D el discriminante de esta raíz cuadrada. Si sustituimos en D la desigualdad $\beta\gamma > 1$ (condición para la existencia de P_4 en $\mathbb{R}_+^2$), obtenemos $D < (\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2$. Si a lo anterior agregamos que $D > 0$ (ver demostración en (3.3)), obtenemos

$$0 < D < (\gamma u_0 + \alpha\beta v_0)^2.$$

Entonces la raíz cuadrada es real y de magnitud menor que $\gamma u_0 + \alpha\beta v_0$. Por lo tanto, los dos valores propios son negativos, así que P_4 es un atractor de tipo sumidero, es decir, atrae todo el flujo cercano y sin oscilaciones.

Resumen.

- P_1 es repulsor.
- P_2 es punto silla.
- P_3 es punto silla.
- P_4 es un atractor.

Requiere que $\beta\gamma > 1$ para estar en $\mathbb{R}_+^2$. Ver Figura 3.6.

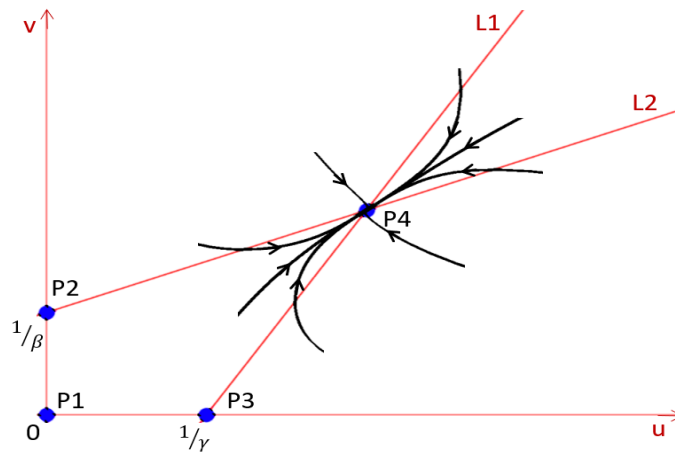


Figura 3.6. Comportamiento local del punto de equilibrio atractor P_4 . Dibujo obtenido con $\beta = 2$ y $\gamma = 2$.

Dinámica global. Igual que en los modelos anteriores, empezamos por hallar las isoclinas nulas, es decir, las regiones donde $u' = 0$ y $v' = 0$. Estas isoclinas son

- a) El eje u .
- b) El eje v .
- c) La recta $L_1 : 1 - \gamma u + v = 0$.
- d) La recta $L_2 : 1 + u - \beta v = 0$.

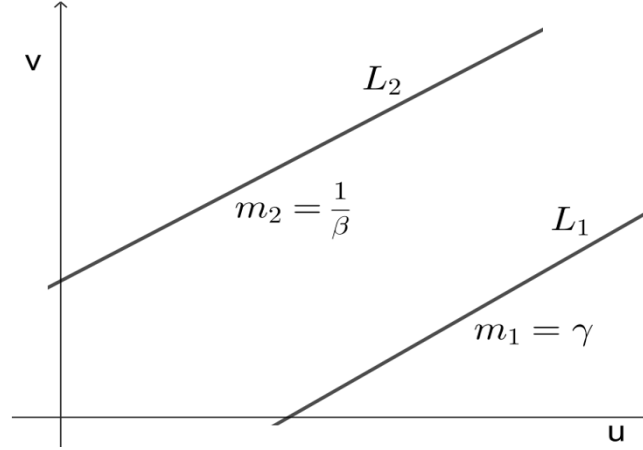


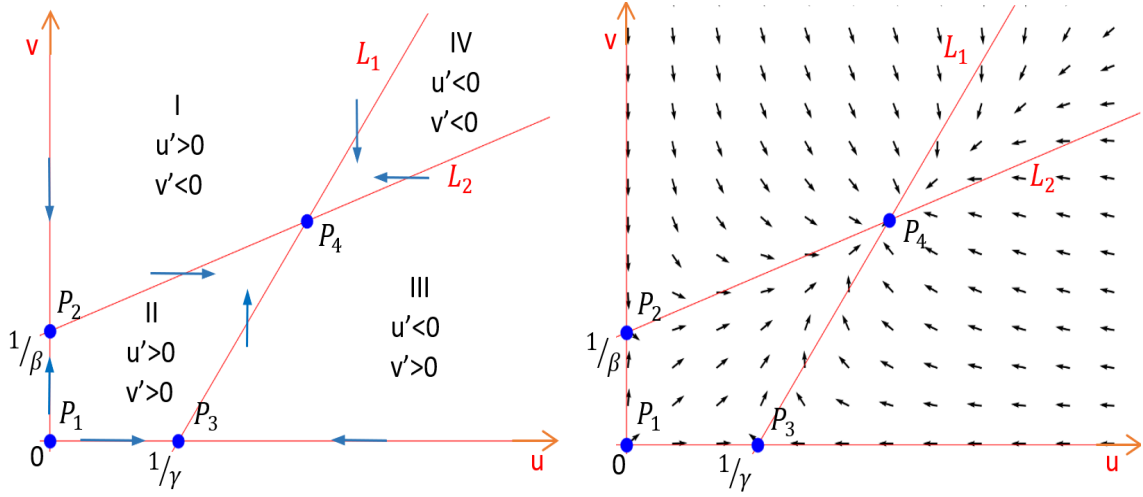
Figura 3.7. Rectas isoclinas L_1 y L_2 , y sus pendientes m_1 y m_2 , respectivamente.

La clasificación de retratos fase depende del comportamiento de las rectas isoclinas L_1 y L_2 . Ver Figura 3.7.

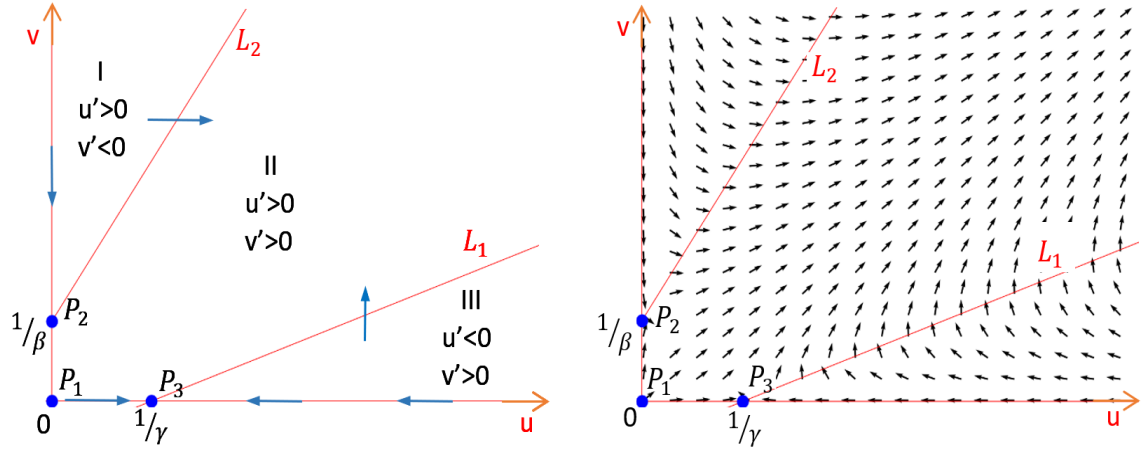
- Si la pendiente m_1 de la recta L_1 es mayor que la pendiente m_2 de L_2 , entonces las rectas se intersecan en el cuadrante positivo $\mathbb{R}_+^2$. Esto sucede cuando $\gamma > \frac{1}{\beta}$.
- Si la pendiente m_1 de L_1 es menor o igual que la pendiente m_2 de L_2 , entonces no se intersecan en $\mathbb{R}_+^2$. Esto sucede cuando $\gamma \leq \frac{1}{\beta}$.

En resumen, tenemos la siguiente clasificación de retratos fase:

- Cuando $\gamma > \frac{1}{\beta}$ existe un punto de equilibrio P_4 en $\mathbb{R}_+^2$. Ver Figura 3.8 a).
- Cuando $\gamma \leq \frac{1}{\beta}$ no hay puntos de equilibrio en $\mathbb{R}_+^2$. Ver Figura 3.8 b).



a) Caso $\beta\gamma > 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 2, \gamma = 2$.



b) Caso $\beta\gamma \leq 1$. Dibujo obtenido con valores $\beta = 0.5, \gamma = 0.5$.

Figura 3.8. Clasificación de retratos fase según los valores de β y γ . Izquierda: Isoclinas nulas L_1 y L_2 , y signos de las derivadas por regiones. Derecha: Campos de direcciones.

Para determinar el signo de las derivadas u' y v' en los retratos fase es necesario considerar por separado las distintas regiones que generan las isoclinas L_1 y L_2 . Para esto observemos la siguiente información:

- $1 - \gamma u + v = 0$ en L_1 ,
 $1 - \gamma u + v > 0$ arriba de L_1 ,
 $1 - \gamma u + v < 0$ abajo de L_1 .

Y para L_2 el análisis es similar.

- $1 + u - \beta v = 0$ en L_2 ,
- $1 + u - \beta v < 0$ arriba de L_2 ,
- $1 + u - \beta v > 0$ abajo de L_2 .

A manera de ejemplo para observar cómo se calculan los signos de las derivadas u' y v' , consideremos la región I de la Figura 3.8 a). Por estar arriba de ambas rectas se tiene que $1 - \gamma u + v > 0$ y $1 + u - \beta v < 0$. Si ahora sustituimos ambas desigualdades en el sistema (3.5), se obtiene que $u' > 0$ y $v' < 0$. Entonces la función $u(\tau)$ es creciente y $v(\tau)$ es decreciente, lo que implica que las trayectorias en esta región avanzan hacia la derecha y hacia abajo.

Dinámica global de los dos retratos fase:

- Caso $\beta\gamma > 1$. Ver Figura 3.8 a).

Dado que en la región I el flujo avanza hacia la derecha y hacia abajo, entonces parte del flujo salen por las isoclinas L_1 y L_2 , y parte converge a P_4 . Lo mismo sucede en la región III. Del flujo que se encuentra en la región II y IV, todo converge a P_4 . La demostración formal de estas afirmaciones se basan en las mismas ideas de las Proposiciones 2.4.1 y 2.4.2.

Conclusión: Desde el punto de vista matemático, tenemos que todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ converge al punto de equilibrio P_4 .

Interpretación biológica. Del producto de parámetros logísticos $\beta\gamma > 1$, observamos que dominan los valores grandes ($\beta > 1$ y/o $\gamma > 1$), y sabemos que esto significa problemas internos de las especies que afectan su crecimiento, lo que se traduce en poblaciones que no crecen mucho. Si a lo anterior, agregamos la cooperación entre ellas, obtenemos que a largo plazo ambas especies llegan a un equilibrio estable. Ver Figura 3.9 a).

- Caso $\beta\gamma \leq 1$. Ver Figura 3.8 b).

Por los signos de las derivadas de la región I, tenemos que las líneas del flujo avanzan hacia la derecha y hacia abajo, y aplicando las ideas de la Proposición 2.4.1 se demuestra formalmente que las líneas salen por la isoclina L_2 . Lo mismo sucede con la región III, cuyas líneas de flujo salen por la isoclina L_1 . Finalmente, el flujo que se encuentra en la región II avanza hacia la derecha y hacia arriba sin límites.

Proposición 3.3.1. *Para toda trayectoria en la región II de la Figura 3.8 b), las funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ divergen al infinito.*

Demostración. Observemos que en esta región ambas derivadas son positivas, lo que implica que $u(\tau)$ y $v(\tau)$ son crecientes. Consideremos una trayectoria con condición inicial (u_0, v_0) en $t = 0$.

Supongamos lo contrario de lo que se pide demostrar, es decir, $u(\tau)$ y $v(\tau)$ se mantienen acotadas para toda $t \geq 0$. Entonces sean u_{sup} y v_{sup} cotas superiores de $u(\tau)$, y $v(\tau)$, respectivamente. Es claro que aplican el Lema 1 y el Lema 2 de la Sección 2.2.1, lo que implica que la trayectoria converge hacia un punto de equilibrio. Pero no existen estos puntos de equilibrio en la región $[u_0, u_{sup}] \times [v_0, v_{sup}]$. Por lo tanto, la suposición inicial es falsa.

Falta considerar el caso donde suponemos que sólo una de las funciones $u(\tau)$ o $v(\tau)$ está acotada superiormente, pero el resultado es el mismo. Todo lo anterior nos lleva a asegurar que ambas funciones divergen cuando $t \rightarrow \infty$.

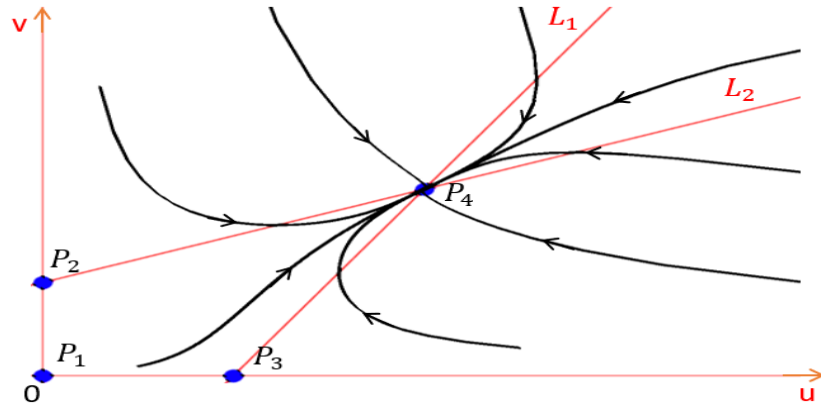
■

Conclusión: Todo el flujo del cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ avanza de forma no acotada, de manera que ambas funciones $u(\tau)$ y $v(\tau)$ divergen hacia el infinito.

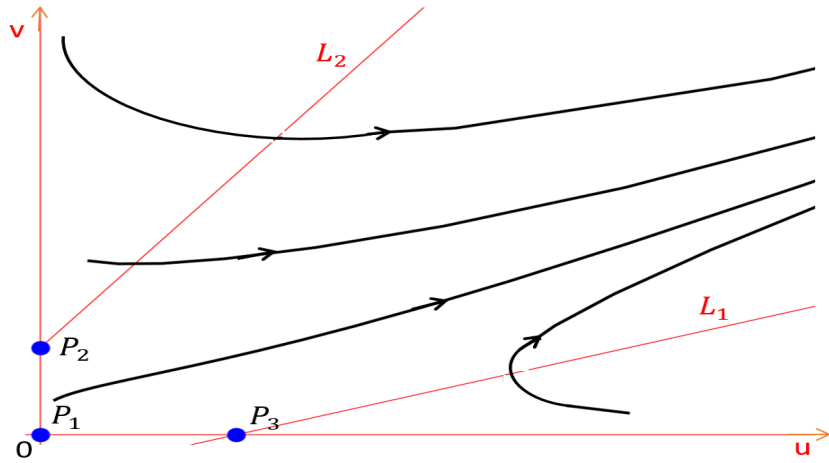
Interpretación biológica. En relación al producto $\beta\gamma \leq 1$, tenemos que, en general, son pocos los problemas internos que afectan a estas especies, lo que favorece el crecimiento de sus poblaciones. Si a lo anterior agregamos la cooperación entre ambas especies, entonces el resultado que arroja el modelo matemático es que hay un éxito rotundo en materia de biología de poblaciones, ya que ambas poblaciones crecen ilimitadamente. Ver Figura 3.9 b).

En otras palabras, cada especie en ausencia de la otra, crece de forma logística, por lo tanto a largo plazo su crecimiento es acotado, y la población converge hacia el equilibrio logístico. Pero si ambas especies cooperan entre sí, entonces las dos poblaciones crecen sin límite.

Otra conclusión es que si ambas poblaciones fueran muy pequeñas en un momento dado, a largo plazo ambas especies crecerán infinitamente. Es claro que este resultado está muy idealizado, pues el modelo matemático sólo incluye algunos factores de la realidad.



a) Caso $\beta\gamma > 1$. Estos valores implican poblaciones pequeñas, pero con la ayuda mutua, ambas poblaciones convergen a un equilibrio estable. Dibujo obtenido con valores $\beta = 2$, $\gamma = 2$.



b) Caso $\beta\gamma \leq 1$. Parámetros con estas magnitudes se asocian con poblaciones grandes, si además agregamos la cooperación entre ambas especies, el resultado es que sus poblaciones crecen ilimitadamente. Dibujo obtenido con valores $\beta = 0.5$ y $\gamma = 0.5$.

Figura 3.9. Dinámica global del modelo de cooperación entre especies. Dibujos obtenidos por integración numérica usando el método de Runge-Kutta de orden cuatro.

Conclusiones generales

Al concluir este trabajo, ha sido muy gratificante observar cómo, efectivamente, la teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales ordinarias sí permite describir el comportamiento de las soluciones, a pesar de la imposibilidad de poder hallar las soluciones explícitas del modelo matemático.

Inclusive, con las herramientas de esta teoría, creada por Henri Poincaré a finales del siglo XIX, fue posible establecer los rangos de valores de los parámetros para los que un retrato fase tiene esencialmente las mismas propiedades. Es más, en todos los modelos matemáticos fue posible establecer una clasificación completa de retratos fase cualitativamente diferentes.

En cuanto al uso de métodos numéricos para resolver ecuaciones diferenciales, pudimos observar que, cuando los cálculos están cerca de la división sobre cero (esto surgió en la búsqueda de un modelo con ciclo límite), las conclusiones pueden ser evidentemente erróneas. Lo que vimos fueron dos trayectorias intersecándose y violando el Teorema de Existencia y Unicidad. Entonces lo mejor es que los métodos numéricos y la teoría cualitativa se apoyen mutuamente.

Desde el punto de vista biológico, lo anterior nos permitió conocer con claridad el comportamiento global de las poblaciones de ambas especies del ecosistema. En general, pudimos determinar como se comportan a corto, mediano y largo plazo. En algunos casos sus comportamientos eran cíclicos, en otros su destino fatal era su extinción.

En particular, fue muy gratificante observar cómo algunos resultados no sólo eran muy poco predecibles, sino sorprendentes. Por ejemplo, en el modelo de Lotka-Volterra para un sistema de dos especies de peces, uno en calidad de presa y el otro como depredador, un resultado sorprendente fue el conocido como Principio de Volterra. Este consiste en disminuir la población de presas por efecto de la pesca que realizan los seres humanos. Esta disminución, por el contrario, provoca que aumente su promedio a lo largo de un ciclo.

Después del modelo de Lotka-Volterra, cuando se introdujo el efecto logístico en la presa, lo que significa problemas internos en su crecimiento, pudimos comprender las consecuencias de la magnitud del parámetro logístico. Valores pequeños significan pocos problemas internos en la presa, lo que genera poblaciones grandes y alimento suficiente para el depredador, alcanzando así un equilibrio estable entre ambas especies. Por lo contrario, si el efecto logístico es grande, entonces la población de la presa es pequeña esto implica problemas de alimentación para el depredador provocando su extinción.

También pudimos observar que introducir el efecto logístico en el depredador no provocó cambios con respecto al modelo anterior, las conclusiones fueron las mismas. Desde

la perspectiva de un trabajo ya concluido, se entiende que esto era razonable de advertir, pues el depredador decrece exponencialmente en ausencia de la presa, y si ahora se agregan más problemas internos con el efecto logístico, entonces todo es perder para esta especie cuando no hay presas, y por eso la situación es la misma es los dos modelos con término logístico en la presa o en ambas especies.

Compilación de resultados obtenidos en esta tesis

Modelo	Comportamiento	Conclusiones biológicas
Lotka-Volterra	Órbitas periódicas concéntricas. Figura 2.7.	Hay comportamiento cíclico. Ninguna especie domina sobre la otra, y no se extinguen.
Depredador-Presa con crecimiento logístico para la presa	$\gamma < 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge hacia el equilibrio P_2 . Figura 2.17 a1) y a2).	Ambas especies tienden hacia un equilibrio estable, es decir, a largo plazo ambas poblaciones tienden a mantener números constantes.
	$\gamma \geq 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_3 . Figura 2.17 b) y c).	El depredador se extingue y la presa tiende hacia su equilibrio logístico.
Depredador-Presa con crecimiento logístico para ambas especies	$\gamma < 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge hacia el equilibrio P_4 . Figura 2.19 b).	Ambas especies tienden hacia un equilibrio estable.
	$\gamma \geq 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_3 .	El depredador se extingue y la presa tiende hacia su equilibrio logístico.
Depredador-Presa con ciclo límite	P_3 existe. Hay dos opciones: 1. Existe un ciclo límite con P_3 en el centro. Figura 2.26 a2). 2. P_3 es atractor global de $\mathbb{R}_+^2$. Figura 2.26 b2).	1. Ambas especies convergen a un equilibrio estable o bien oscilan hacia un comportamiento periódico. 2. Ambas especies convergen hacia un equilibrio estable.
	P_3 no existe. Entonces P_2 es un atractor global de $\mathbb{R}_+^2$.	El depredador se extingue y la presa converge hacia su equilibrio logístico.

Modelo	Comportamiento	Conclusiones biológicas
Competencia entre especies	$\gamma < 1$ y $\beta < 1$. El flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_2 y P_3 . Figura 3.4 a).	Una especie se extingue y otra converge hacia su equilibrio logístico.
	$\gamma > 1$ y $\beta > 1$. El flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge a P_4 . Figura 3.4 b).	Ambas especies convergen hacia un equilibrio estable.
	$\gamma > 1$ y $\beta < 1$. Todo el flujo converge a P_2 . Figura 3.4 c) y d).	La especie 1 se extingue y la especie 2 converge hacia su equilibrio logístico.
Cooperación entre especies	$\beta\gamma > 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ converge hacia P_4 . Figura 3.9 a).	Ambas poblaciones convergen hacia un equilibrio estable.
	$\beta\gamma \leq 1$. Todo el flujo de $\mathbb{R}_+^2$ diverge hacia el infinito. Figura 3.9 b).	Ambas poblaciones crecen ilimitadamente.

Anexo

Para este trabajo de tesis se utilizó el lenguaje de programación en Python para realizar la integración numérica de las ecuaciones diferenciales ordinarias con el método de Runge-Kutta de orden cuatro, el cual maneja uno de los más altos grados de precisión numérica. Lo anterior permite mostrar las gráficas de las soluciones, y con esto podemos observar el comportamiento entre ambas especies.

Modelo de Lotka-Volterra.

Este código integra numéricamente el sistema de ecuaciones diferenciales (2.6) y genera la gráfica de la Figura 2.7.

```
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt

a=1

# En este bloque se integran las ecuaciones diferenciales con el algoritmo
# de Runge-Kutta de orden cuatro.

def f(t, x, y):
    return x*(1-y)

def g(t, x, y):
    return a*y*(-1+x)

def runge_kutta_3var(t0, x0, y0, h, n):
    t_values = [t0]
    x_values = [x0]
    y_values = [y0]

    for i in range(n):
        t = t_values[-1]
        x = x_values[-1]
        y = y_values[-1]

        k1_x = f(t, x, y)
        k1_y = g(t, x, y)

        k2_x = f(t + (h/2), x + (h/2) * k1_x, y + (h/2) * k1_y)
```

```

k2_y = g(t + (h/2), x + (h/2)* k1_x, y + (h/2)* k1_y)

k3_x = f(t + (h/2), x + (h/2)* k2_x, y + (h/2)* k2_y)
k3_y = g(t + (h/2), x + (h/2)* k2_x, y + (h/2)* k2_y)

k4_x = f(t + h, x + h * k3_x, y + h * k3_y)
k4_y = g(t + h, x + h * k3_x, y + h * k3_y)

x_new = x + (h/6) * (k1_x + 2 * k2_x + 2 * k3_x + k4_x)
y_new = y + (h/6) * (k1_y + 2 * k2_y + 2 * k3_y + k4_y)
t_new = t + h

t_values.append(t_new)
x_values.append(x_new)
y_values.append(y_new)

return t_values, x_values, y_values

t0 = 0
x0_1 = 0.4
y0_1 = 1
x0_2 = 0.5
y0_2 = 0.29
x0_3 = 0.9
y0_3 = 0.13
h = 0.1

n=100

t1, x1, y1 = runge_kutta_3var(t0, x0_1, y0_1, h, n)
t2, x2, y2 = runge_kutta_3var(t0, x0_2, y0_2, h, n)
t3, x3, y3 = runge_kutta_3var(t0, x0_3, y0_3, h, n)

# En lo que sigue se genera el campo de direcciones del retrato fase.

vector_origin_x, vector_origin_y = np.meshgrid(np.linspace(-0.5, 4, 20), np
    .linspace(-0.5, 4, 20))

def df(x, y):
    return x*(1-y)

def dg(x, y):
    return a*y*(-1+x)

dprey, dpredator = df(vector_origin_x, vector_origin_y), dg(
    vector_origin_x, vector_origin_y)

normalisation = np.sqrt(dprey**2 + dpredator**2)

```

```
plt.figure(figsize=(20, 15))

plt.quiver(vector_origin_x, vector_origin_y, dpredator/normalisation,
           dpredator/normalisation, angles='xy', color="black")
plt.xlim(-0.06, 4)
plt.ylim(-0.06, 4)
plt.plot(x1, y1, color="black", linewidth=2)
plt.plot(x2, y2, color="black", linewidth=2)
plt.plot(x3, y3, color="black", linewidth=2)
plt.xticks(fontsize=20)
plt.yticks(fontsize=20)
plt.xlabel("Presa", fontsize=35)
plt.ylabel("Depredador", fontsize=35)
plt.show()
```

Nota. Todos los códigos utilizados en los demás modelos son esencialmente los mismos, y sólo cambia el sistema de ecuaciones diferenciales que se resuelve.

Bibliografía

- [1] Arnold, V. I. (1992). *Ordinary Differential Equations (Universitext)*. Springer.
- [2] Bacaër, N. (2011). *Short History of Mathematical Population Dynamics*. Springer London, Limited.
- [3] Brauer, F., & Castillo-Chavez, C. (2012). *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Springer New York.
- [4] Braun, M. (1983). *Differential Equations and Their Applications*. Springer.
- [5] Blanchard, P., Devaney, R. L, Hall, G. R.(1999). *Ecuaciones Diferenciales*. International Thomson Editores.
- [6] Cervantes, C. (2015). El maravilloso mundo de las bacterias. *Saber más*, (21), 10–16. <https://sabermais.umich.mx/formato-pdf.html?download=14:numero-21&start=40>
- [7] Delshams i Valdés, A. (2004). Poincaré, Creador de los Métodos todavía Modernos en las Ecuaciones Diferenciales y en la Mecánica Celeste. *Arbor*, CLXXVIII(704), 669–689. <https://doi.org/10.3989/arbor.2004.i704.555>
- [8] Díaz, O. (1996). Modelos no Lineales en Dinámica de Poblaciones [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. <https://hdl.handle.net/20.500.14330/TES01000235084>
- [9] Hofbauer, J. (1998). *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press.
- [10] Jiménez, O. (2021). El Mapeo Logístico en el Modelado Matemático [Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de la Ciudad de México]. https://uacm.edu.mx/Portals/20/Titulacion/CatalogoTrabajosRecepcionales/2023/Catalogo_Tesis-TR_LIC_CCyT_DIC2023.pdf
- [11] Lotka, A. J. (1920). *Undamped Oscillations Derived from the Law of Mass Action*. *Journal of the American Chemical Society*, 42(8), 1595-1599.
- [12] Perko, L. (2001). *Differential Equations and Dynamical Systems*. Springer New York.
- [13] Robinson, C. (1999). *Dynamical Systems: Stability, Symbolic Dynamics, and Chaos* (2a ed.). CRC Press.

Bibliografía

- [14] Sagan, C. (1999). *Miles de Millones*. Ediciones B.
- [15] Sternberg, S. (2010). *Dynamical Systems*. Dover Publications.