

MODELOS TIPO VOLTERRA Y
EL PRINCIPIO ECOLOGICO
DE LOS
FACTORES LIMITANTES

HÉCTOR ALONSO ECHAVARRÍA HERAS
TESIS PROFESIONAL PARA OBTENER
EL TÍTULO DE MATEMÁTICO.

MÉXICO D.F., MARZO DE 1979



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

C O N T E N I D O

	PAG.
INTRODUCCION	I
CAPITULO 1	
1.1 UN MODELO PARA UNA ÚNICA POBLACIÓN.....	1
1.2 SOBRE EL SIGNIFICADO ECOLÓGICO DEL FACTOR EXTERIOR $E(t)$	15
CAPITULO 2	
2.1 UN MODELO GENERALIZADO DE UNA INTERACCIÓN DEPREDADOR-PRESA.....	20
2.2 UN CASO PARTICULAR MUY IMPORTANTE.....	23
CAPITULO 3	
3.1 JUSTIFICANDO LA NECESIDAD DE UNA GENERALIZACIÓN.....	43
3.2 ESTUDIO DETALLADO DEL MODELO GENERALIZADO.....	47
PUNTOS DE EQUILIBRIO.....	50
CLASIFICACIÓN DE TRAYECTORIAS.....	51
DESCRIPCIÓN DE LAS TRAYECTORIAS DE LOS EJEMPLOS ESPECÍFICOS...	62
3.3 ALGUNAS CONSIDERACIONES ADICIONALES.....	64
APENDICE 1	76
APENDICE 2	82
APENDICE 3	87
APENDICE 4	94
APENDICE 5	102
APENDICE 6	120

INTRODUCCION

El objetivo del presente trabajo es cubrir el primer paso para el tratamiento de modelos matemáticos de crecimiento de poblaciones, basados en principios Ecológicos de validez general.

Este primer intento, discute la aplicación de las ideas de -- Liebig-Polyetaev, al desarrollo de un modelo constituido en base al planteado por Lotka-Volterra, para interpretar la interacción tipo de predador-presa.

En el Capítulo 1 intentamos ilustrar de una manera simple, la idea central, tomando para ello el caso de una única población. En el Capítulo 2 aparece la discusión del modelo clásico de Lotka-Volterra arriba citado, y se dan los primeros elementos de su modificación usando el principio de los Factores Limitantes de Liebig, preparando así el estudio general del modelo transformado, el cual aparece en el Capítulo 3.

No realizamos aquí el estudio de la estabilidad estructural del modelo desarrollado. Dicho estudio se hace necesario por lo que forma parte de nuestro ulterior plan de trabajo.

Por otra parte en un contexto puramente ecológico, es menester también, interpretar y analizar con más rigor los ejemplos y los resultados obtenidos.

El presente trabajo se elaboró en el Departamento de Biomatemáticas de la Escuela Superior de Ecología Marina de la Universidad Autónoma de Guerrero. Es nuestra intención, aspirar a que este trabajo sirva como material de estudio para los alumnos de la mencionada es-

cuela que estén interesados en el desarrollo de tópicos de la matemática aplicada a la Ecología.

Por último quisiera agradecer al Departamento de Matemáticas el haberme comisionado a la E.S.E.M., y muy especialmente a todos -- sus miembros que han apoyado las diversas actividades desarrolladas bajo el auspicio del Convenio de Colaboración E.S.E.M.-Fac. de Ciencias, UNAM.

México D.F.

Primavera de 1979.

Héctor E. Heras.

CAPITULO I .

1.1 UN MODELO PARA UNA UNICA POBLACION.

Trataremos de introducir en este trabajo una modalidad que toma en cuenta la existencia de factores limitantes que gobiernan el desarrollo de un proceso biológico. Tomaremos como objeto de estudio el proceso de crecimiento de poblaciones. En este primer capítulo consideraremos el caso de una única población. En los capítulos dos y tres extenderemos la metodología usada aquí, y consideraremos el caso de dos poblaciones que coexisten en una interacción del tipo depredador-presa.

Analicemos primeramente, los modelos más sencillos de crecimiento de poblaciones. Denotemos mediante $x(t)$ la medida cuantitativa de una población al tiempo t . Por $x(t)$ podría entenderse, por ejemplo, la biomasa de todos los animales en una región, o bien, su número si este es adecuadamente grande y cambia en forma continua¹.

¹ Si la medida cuantitativa de la población se toma como la biomasa, esta biomasa se referirá al peso de todos los elementos de la población. Este número se expresa en gramos/hectárea ó Kcal/Ha ó $g\ cm^2$. Una pregunta que surge inmediatamente - después de esta aclaración, es si en realidad, esa biomasa o equivalentemente el número de animales, varía continuamente. La respuesta es que no es así. Sin embargo cuando queremos construir un modelo matemático usando ecuaciones diferenciales tenemos que tomar en cuenta la continuidad y derivabilidad de sus soluciones. Estas soluciones continuas que emanan de la formulación matemática, en el mejor de los casos, coinciden puntualmente con el proceso real (dentro de un margen de error aceptable), en el cual el número de pobladores o la biomasa son cantidades discretas.

Estudiemos pues, una población que para su acción vital utiliza una fuente exterior de energía $E(t)$, por ejemplo, bacterias en una solución alimenticia o en un ecosistema, los productores primarios² utilizan la energía solar para elaborar fotosintéticamente carbohidratos. Los herbívoros, utilizan a los autótrofos como fuente de energía y los carnívoros utilizan a los herbívoros o a otros carnívoros como fuente energética o de alimentación.

Supongamos ahora que en un intervalo de longitud h , ocurre un cambio en la población de magnitud

$$x(t+h) - x(t)$$

y supongamos además que dicho cambio ocurre bajo la acción de dos procesos opuestos: uno de nacimiento de los individuos y otro de muerte natural.

Bajo estas hipótesis, podríamos representar la rapidez de cambio de la biomasa, o del número de pobladores, según sea el caso, utilizando la ecuación

$$\dot{x}(t) = k_1 P_1(t) - k_2 P_2(t) \quad (1.1)$$

donde " $\dot{}$ " significa $\frac{d}{dt}$, P_1 es la intensidad del proceso de nacimiento, y P_2 la intensidad del proceso de muerte natural, con k_1 y k_2 constantes positivas.

Supongamos que la fuente externa de energía para la población, es decir, $E(t)$ factor limitante, es tal que al tiempo t satisface las necesidades vitales de todos los individuos de la población, -

² También llamados autótrofos o simplemente productores. Son todos aquellos organismos capaces de convertir la energía radiante procedente del Sol en energía química (elaboración de compuestos de carbono como la glucosa).

por ejemplo, si cada individuo de una población de herbívoros consume un promedio de ω kg de alimento y si dicha población tuviese N individuos al tiempo t , entonces una fuente energética de valor $N\omega$ podría satisfacer las necesidades vitales de la población. Para facilitar los razonamientos supondremos que $E(t)$ y $x(t)$ las podemos medir con las mismas unidades y por tanto comparárlas directamente. En el caso en que el número de individuos fuera menor que la magnitud de la fuente de energía $E(t)$, entonces no faltará alimento para los individuos de la población y se podrá considerar que la intensidad del proceso de nacimientos dependerá del número de individuos $x(t)$, en cada instante t del tiempo. Si por el contrario, $x(t)$ es mayor que $E(t)$, entonces, sólo un número de individuos igual a $E(t)$ podrá alimentarse normalmente y la intensidad del proceso de nacimiento P_1 será regida por $E(t)$, en resumen

$$P_1(t) = \min \{ x(t), E(t) \} .$$

La operación de mínimo se extiende a todos los valores de t considerados en un cierto intervalo, digamos del tipo $[0, T]$, donde T puede ser finito o infinito y el intervalo en T puede ser cerrado o abierto.

Por lo que respecta a la intensidad del proceso de muerte natural P_2 , supondremos que ésta es proporcional al número de individuos $x(t)$ de la población. Es decir

$$P_2(t) = x(t) .$$

(Aquí consideramos que la constante de proporcionalidad es igual a uno por simplicidad).

Con esas consideraciones en mente, podríamos ahora escribir la ecuación (1.1) como

$$\dot{x}(t) = \begin{cases} k_1 x(t) - k_2 x(t), & \text{si } x(t) \leq E(t) \\ k_1 E(t) - k_2 x(t), & \text{si } x(t) > E(t) \end{cases} \quad (1.2)$$

Obsérvese que las expresiones del segundo miembro de (1.2) son funciones continuas, en virtud de que tanto $x(t)$ como $E(t)$ podemos suponerlas como funciones continuas del tiempo.

Al resolver la ecuación (1.2) (véase el apéndice 1) tomando la hipótesis de que para $t = 0$ conocemos el número inicial de individuos de la población x_0 , obtendremos:

$$x(t) = \begin{cases} x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, & \text{si } x(t) \leq E \\ x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t E(\tau) e^{-k_2(t - \tau)} d\tau, & \text{si } x(t) > E \end{cases} \quad (1.3)$$

(véase el apéndice 1).

Lo que realmente debería interesarnos al estudiar estos problemas, cuyos modelos matemáticos quedan dados a través de ecuaciones diferenciales, es el comportamiento de las trayectorias (curvas solución) de dichas ecuaciones, al variar los valores de los parámetros y funciones que entran en la ecuación. Las ecuaciones como -- (1.2) que pueden resolverse analíticamente son realmente excepcionales. La mayoría de las ecuaciones diferenciales no se pueden integrar. En consecuencia, de esto, se han establecido métodos cualitativos que permiten sin conocer las soluciones, estudiar como se comportan.

Consideremos de nuevo la ecuación (1.2). El caso particular más simple de esta ecuación ocurre cuando $E(t)$ es constante, o sea

$$E(t) = E(\text{constante})$$

En este caso la solución (1.3) toma la forma:

$$x(t) = \begin{cases} x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, & \text{si } x(t) \leq E \\ x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E (1 - e^{-k_2 t}), & \text{si } x(t) > E \end{cases} \quad (1.4)$$

(véase el apéndice 1)

Una vez establecida la solución (1.4) para el caso de (1.2) en el cual $E(t) = E$ con E constante, hagamos algunas consideraciones sobre la misma:

Es fácil concluir, primeramente, del significado del segundo miembro de (1.4), que los coeficientes k_1 y k_2 son positivos puesto que $x(t) > 0 \forall t$. Sin embargo, lo que realmente nos interesa es el valor de su diferencia. Analicemos pues, los siguientes casos:

CASO A) Supongamos que $k_1 < k_2$. Entonces se tendrá que el exponente $k_1 - k_2$ es negativo, es decir, $k_1 - k_2 < 0$, y además

$$\frac{k_1}{k_2} E < E$$

Bajo estas hipótesis, en relación con x_0 puede ocurrir lo siguiente:

Subcaso i) Supongamos que la población inicial $x(0) = x_0$ es menor o igual que E . Entonces, de la primera ecuación que aparece en (1.4)

tendremos que al principio del proceso,

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$$

y en virtud de que $k_1 - k_2 < 0$, tendremos que $x(t) < x_0$, por lo tanto, el tamaño de la población $x(t)$ no sobrepasará el valor E , es decir, $x(t) < E$. Esto significa que $x(t)$ obedecerá siempre la ecuación

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, \quad (1.5)$$

por otra parte

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

(véase apéndice 2);

en vista de esto, podemos concluir que la población se aniquila y su desaparición ocurre de acuerdo a una ley exponencial. Véase la Figura 1.

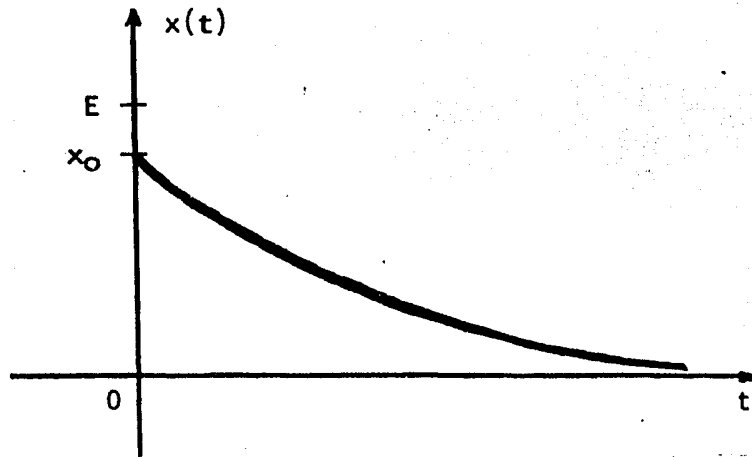


Fig. 1.1 Para $x_0 < E$, la población se extingue siguiendo una ley exponencial, siempre que $k_1 < k_2$.

Subcaso ii) Supongamos ahora que $x_0 > E$. En este caso, al principio del proceso, la magnitud de la población será descrita por la se-

gunda ecuación en (1.4), esto es, por

$$x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E (1 - e^{-k_2 t}) \quad (1.6)$$

Para empezar el estudio del comportamiento de esta solución, verifiquemos el carácter creciente o decreciente de la misma. Obten_{gamos} pues, la derivada de la magnitud de la población:

$$\dot{x}(t) = (-k_2 x_0 + k_1 E) e^{-k_2 t}$$

como $e^{-k_2 t} > 0$ para todo $t \in \mathbb{R}^+$, el signo de $\dot{x}(t)$ quedará fijado por el factor,

$$- k_2 x_0 + k_1 E ;$$

obsérvese que

$$x_0 > E ;$$

esto implica que

$$- k_2 x_0 < - k_2 E$$

y consecuentemente

$$- k_2 x_0 + k_1 E < (k_1 - k_2) E$$

como $E > 0$ y $k_1 < k_2$ se concluye que

$$- k_2 x_0 + k_1 E < 0 ,$$

por lo tanto,

$$\dot{x}(t) < 0 .$$

Luego entonces, la magnitud de la población es una función de

Con \mathbb{R}^+ denotaremos al conjunto de los reales positivos.

creciente (véase el apéndice A3). Por otro lado, es muy fácil comprobar de la ecuación (1.6) que:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{k_1}{k_2} E .$$

Esto significa, que las trayectorias de (1.6) tienen una asíntota horizontal $(k_1/k_2)E$, pero, recordemos que $x(t)$, se rige por (1.6) solamente cuando $x(t) > E$ y observemos que debido a que $k_1 < k_2$ entonces $k_1E < k_2E$, o sea que $(k_1/k_2)E < E$, por lo tanto, el valor límite de $x(t)$ cuando $t \rightarrow \infty$ es menor que E . Luego entonces, $x(t)$ decrecerá de acuerdo con (1.6) hasta alcanzar el valor E , y a partir de ese momento, la dinámica de $x(t)$ se regirá según (1.5) y por lo tanto, disminuirá asintóticamente hacia el valor cero de acuerdo a una ley exponencial (véase la Figura 2).

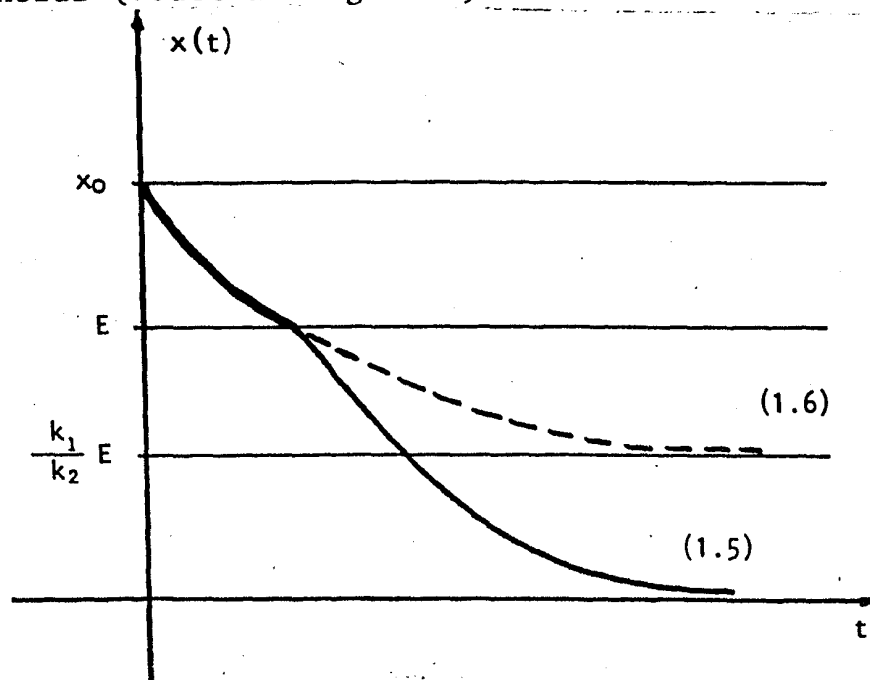


Fig.1.2 Al cruzar la línea horizontal $x = E$, la trayectoria $x(t)$ deja de regirse por la ecuación (1.6) (línea punteada) que la llevaría al valor límite k_1/k_2E al tender t a infinito, y se rige por (1.5) tendiendo asintóticamente a cero a medida que t tiende a infinito.

En resumen, el caso A): $k_1 < k_2$ implica la desaparición de la población, independientemente del valor inicial de la población x_0 (independientemente de que x_0 sea mayor, igual o menor que E).

CASO B) Investiguemos ahora, el caso en el cual $k_1 > k_2$. En este caso tendremos:

$$k_1 E > k_2 E \quad \text{y} \quad k_1 - k_2 > 0 ,$$

o sea que

$$\frac{k_1 E}{k_2} > E .$$

Si comparamos E con x_0 podríamos hacer los análisis siguientes:

Subcaso i) $x_0 > E$. En estas condiciones, el proceso se regirá durante un cierto tiempo inicial por la ecuación (1.6). Tomando el límite cuando t tiende a infinito, obtenemos

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \left\{ x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1 E}{k_2} (1 - e^{-k_2 t}) \right\} = \frac{k_1}{k_2} E .$$

Para completar nuestro análisis investiguemos el carácter creciente o decreciente de la solución. Para esto, debemos analizar el comportamiento de su derivada. Obtengamos pues $\dot{x}(t)$:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= \frac{d}{dt} \left\{ x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E (1 - e^{-k_2 t}) \right\} \\ &= (-k_2 x_0 + k_1 E) e^{-k_2 t} \end{aligned}$$

Analicemos primero donde la solución es creciente. Para esto se requiere que $\dot{x}(t) > 0$, se satisfaga (véase apéndice 3). En vista de que $e^{-k_2 t} > 0$ para cualquier valor de t , la desigualdad

$$(k_1 E - k_2 x_0) > 0 \quad (1.7)$$

implica necesariamente que $\dot{x}(t) > 0$. La desigualdad (1.7) se cumple para

$$k_1 E > k_2 x_0$$

o sea, para

$$\frac{k_1 E}{k_2} > x_0,$$

pero por hipótesis $x_0 > E$. Entonces $x(t)$ será creciente en el dominio

$$E < x_0 < \frac{k_1}{k_2} E.$$

Este resultado lo ilustramos en la siguiente gráfica:

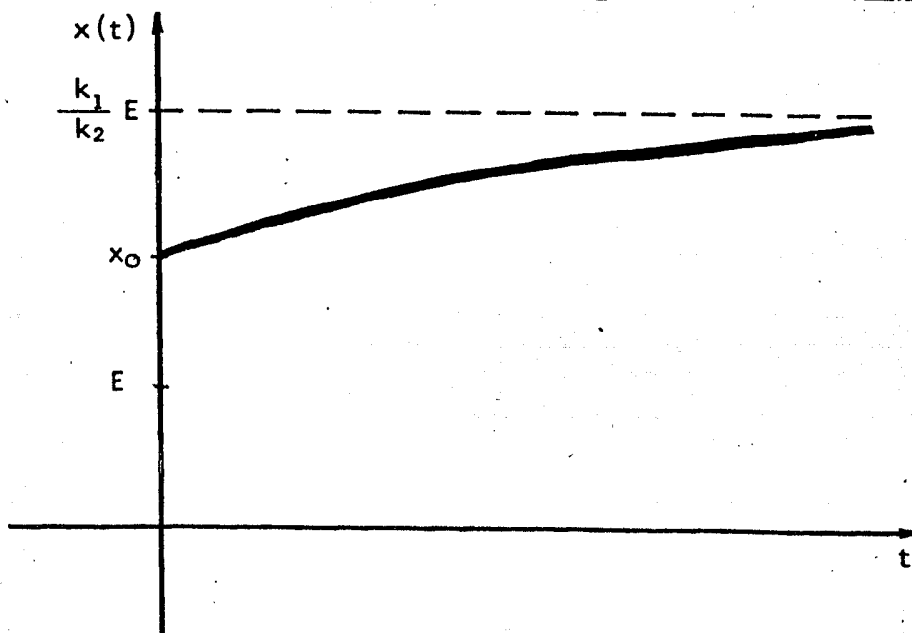


Fig. 1.3 $x(t)$ es creciente para $E < x_0 < \frac{k_1}{k_2} E$.

Analícemos ahora donde la solución $x(t)$ es decreciente. De modo similar, $x(t)$ será decreciente cuando se satisfaga la desigualdad

$$k_1 E - k_2 x_0 < 0 .$$

Resolviendo la inecuación, obtenemos

$$x_0 > \frac{k_1}{k_2} E ,$$

es decir $x(t)$ será decreciente siempre que

$$E < \frac{k_1}{k_2} E < x_0 .$$

Este resultado puede ilustrarse mediante la siguiente gráfica.

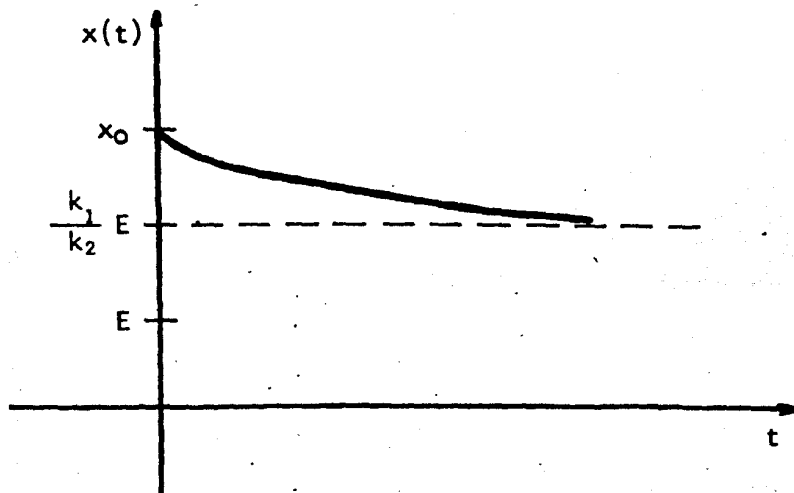


Fig. 1.4 $x(t)$ es decreciente para $E < \frac{k_1}{k_2} E < x_0$, siempre que $k_1 - k_2 > 0$.

Subcaso ii) Supongamos ahora que $x_0 \leq E$. En estas condiciones, el proceso se regirá por (1.5) $x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$. En esta solución aparece el exponente $(k_1 - k_2)$ que como sabemos desde el inicio de esta parte de nuestra discusión es positivo, es decir $k_1 - k_2 > 0$.

Analicemos ahora el comportamiento de la solución. Como $x_0 < E$ y $\frac{k_1 E}{k_2} > E$, la solución $x(t)$ crecerá exponencialmente hasta alcanzar el valor E . Pero, a partir de ese valor $x(t)$ se rige de acuerdo con (1.6) $x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E (1 - e^{-k_2 t})$ y tendrá asintóticamente a $\frac{k_1}{k_2} E$. Esto resulta del subcaso i) arriba analizado.

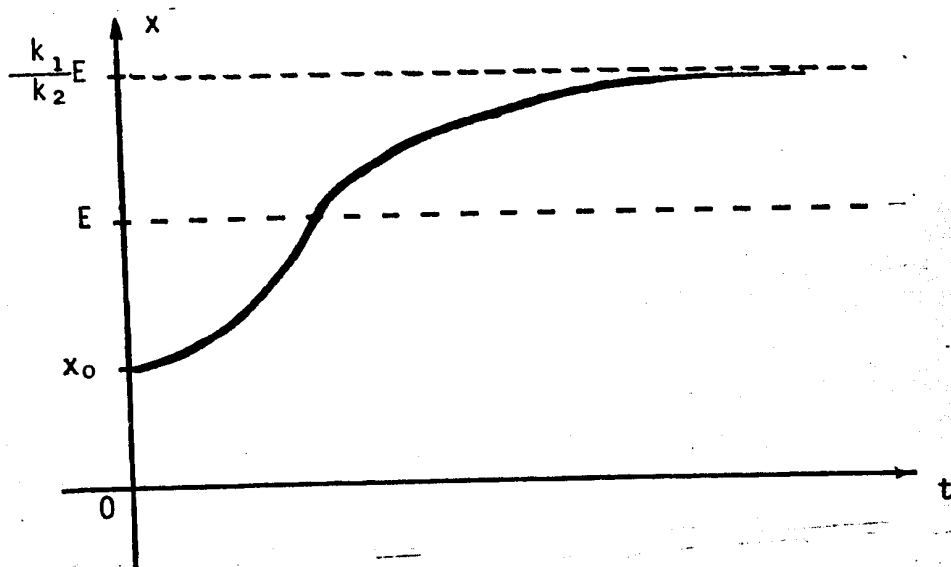


Fig. 1.5 Comportamiento de la solución para $x_0 < E$.

Resumiendo el caso B): Si $k_1 > k_2$ y $x_0 \neq 0$, entonces el tamaño de la población $x(t)$ tiende a $\frac{k_1}{k_2} E$. Si se tiene que $x_0 < \frac{k_1}{k_2} E$, $x(t)$ será monótona creciente tendiendo a $\frac{k_1}{k_2} E$. Si en cambio $x_0 > \frac{k_1}{k_2} E$, $x(t)$ será monótona decreciente con $\frac{k_1}{k_2} E$ como asíntota. Como consecuencia de esto, $x(t) = \frac{k_1}{k_2} E$ representa un cierto estado de equilibrio del sistema, determinado por los procesos internos de desarrollo (k_1 y k_2) así como por el factor exterior E .

CASO C) Analicemos ahora el comportamiento de $x(t)$ para $k_1 = k_2$.

De nuevo, al comparar x_0 respecto de E , obtenemos:

i) Supongamos que $x_0 < E$. Como ya sabemos para este caso el comportamiento de $x(t)$ se regirá por (1.5). Entonces

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t} = x_0 e^{0 \cdot t} = x_0$$

es decir, la solución $x(t)$ permanece constante, esto es

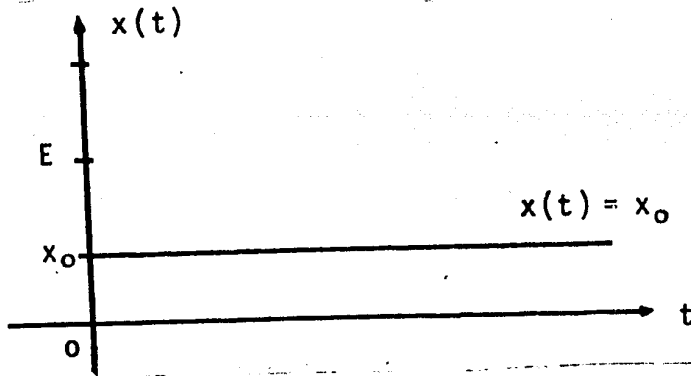


Fig. 1.6 para $x_0 < E$ y $k_1 = k_2$, $x(t)$ es una función constante.

ii) Estudiemos ahora el caso cuando $x_0 > E$. La forma explícita de $x(t)$ será:

$$(1.8) \quad x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + E(1 - e^{-k_2 t})$$

y su límite cuando t tiende a infinito

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{-k_2 t} + \lim_{t \rightarrow \infty} E(1 - e^{-k_2 t}) = E,$$

es decir, como $x_0 > E$ y el $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = E$, entonces $x(t)$ es decreciente y decrece siguiendo una ley exponencial en virtud de (1.8). Para aclarar esto obtengamos la derivada de $x(t)$,

$$\dot{x}(t) = [-k_2x_0 + (-E)(-k_2)] e^{-k_2t} = [k_2E - k_2x_0] e^{-k_2t},$$

pero, por hipótesis, $k_2 > 0$ y $E < x_0$, ambas condiciones implican que:

$$k_2E - k_2x_0 < 0$$

y consecuentemente

$$\dot{x}(t) < 0.$$

Con esto, hemos demostrado que las soluciones para el caso -- $k_1 = k_2$ y $x_0 > E$ tienen la forma que aparece en la gráfica de la Figura 1.7

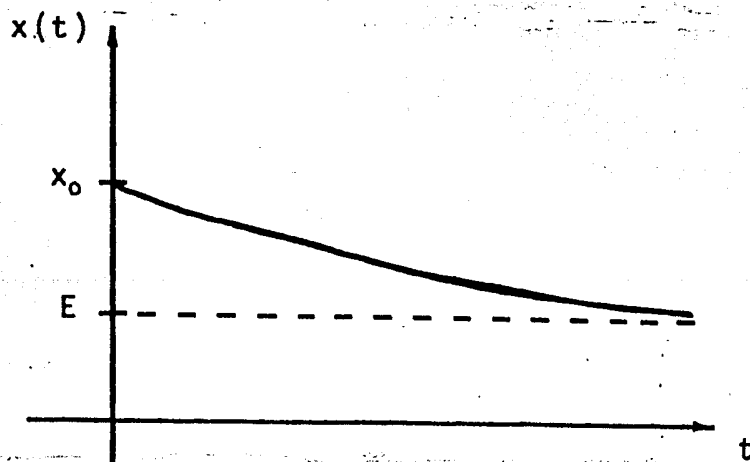


Fig. 1.7 El comportamiento de la solución $x(t)$ para $k_1 = k_2$ y $x_0 > E$.

Resumiendo, el caso $k_1 = k_2$ tiene un comportamiento extraño pues si la magnitud de la población inicial $x_0 < E$, entonces el número de pobladores no cambia y si $x_0 > E$, entonces $x(t)$ decrece exponencialmente hasta E .

Desde el punto de vista físico* este caso es de poco interés y usualmente no se analiza. Corresponde a un estado del sistema que

* Desde el punto de vista de las posibles aplicaciones.

es marcadamente inestable. La estabilidad a la cual nos referimos - en este contexto (estabilidad respecto de los coeficientes), significa que el comportamiento del sistema no debería cambiar cualitativamente si alguno de los coeficientes son alterados aún con magnitudes pequeñas. Resulta evidente después de analizar las gráficas de las Figuras 1.6 y 1.7 que al variar x_0 en el intervalo $[E - \epsilon, E + \epsilon]$ con $\epsilon > 0$ y arbitrario, se obtendrán soluciones cualitativamente diferentes.

Si un sistema es inestable, respecto de la variación de sus -- coeficientes puede inferirse que el caso práctico está descrito en forma poco afortunada (sistema estructuralmente inestable).

1.2 SOBRE EL SIGNIFICADO ECOLOGICO DEL FACTOR EXTERIOR $E(t)$.

Antes de concluir el primer capítulo hagamos algunas consideraciones teóricas sobre el factor energía $E(t)$.

Dicho factor podemos identificarlo en primera instancia con el Sol que es la fuente de energía más importante, o con la biomasa de los autótrofos (plantas con clorofila o sin ella), o con la biomasa de los consumidores primarios (herbívoros) o secundarios (carnívoros), etc., dependiendo de cual sea la población que estemos analizando.

Las plantas verdes, por ejemplo, captan la energía luminosa y la almacenan como energía química. Esta nueva forma de energía se difunde a través de los diferentes niveles tróficos¹ del ecosistema.

¹ Niveles de alimentación, autótrofos, herbívoros, carnívoros y reductores.

Las transformaciones de energía en el ecosistema no son eficientes¹ al 100%, es de esperarse que de la energía original que proviene -- del Sol sólo se asimila una parte por las plantas. Consecuentemente la energía que pueden obtener los carnívoros se reduce porque los herbívoros pueden almacenar solamente un porcentaje de la energía que obtienen al alimentarse con las plantas, y así sucesivamente a través de cada nivel trófico. Esto implica la existencia de un flujo energético decreciente en relación con los niveles tróficos sucesivos. Cabe además agregar que ese flujo de energía es siempre unidireccional. Es decir, la energía que ha utilizado algún elemento de un nivel trófico no puede ser utilizada por otro individuo de un nivel trófico superior. [12]

Los ecosistemas naturales se hayan normalmente en equilibrio. Ello significa que cada nivel trófico explota al inmediatamente inferior, es decir, se alimenta de él, pero lo hace de modo tal que los individuos de este no disminuyen progresivamente hasta extinguirse sino que se mantienen aproximadamente constantes. Esta propiedad es explicable en base a los mecanismos de autorregulación que los ecosistemas poseen. La explotación a la que hemos hecho referencia consiste en el consumo de una cantidad de materia; es decir, de energía que por unidad de tiempo es igual a la que produce el nivel explotado. De este modo la biomasa de este permanecerá -- constante. Si se examina un periodo de tiempo suficientemente largo, se encuentra que el promedio de la cantidad de animales de cualquier

¹ Una justificación a esta afirmación puede encontrarse en el segundo principio de la termodinámica que establece que no se producirá ningún proceso que implique una transformación de energía, a menos que haya una degradación de energía desde una forma concentrada a una forma dispersa.

especie particular o en cualquier región particular es aproximadamente constante; podemos por lo tanto suponer que el mundo ecológico se haya en estado de equilibrio.

Sin embargo, si consideramos una escala de tiempo del orden de los 500 millones de años, podría esperarse que los lentos cambios químicos en la corteza terrestre habrían de tener suficiente magnitud como para desbaratar las condiciones evolutivas del estado de equilibrio.[14] [13]

Si establecemos un estudio local, es decir, en periodos de tiempo excesivamente cortos, nuestras observaciones pueden conducirnos a estimaciones engañosas de las condiciones para el estado de equilibrio, sobre la base de perturbaciones menores en los animales o en su medio. Este tipo de observaciones normalmente se denominan "observaciones en tiempo fisiológico". Las observaciones realizadas durante periodos de tiempo del orden de diez veces lo que dura una generación se denominan "observaciones en tiempo ecológico". Son estas últimas observaciones las que nos permiten esperar que las poblaciones se mantengan en un estado de equilibrio.[14]

Las fluctuaciones estacionales y cambios anuales en el medio físico relacionados con ciclos meteorológicos de corta duración, se producen en casi todos los ecosistemas pero la estructura completa y la composición de las especies de comunidades estables tiende a pesar de ello, a continuar en equilibrio. Si la producción de biomasa vegetal (producción autotrófica) y la utilización heterotrófica (consumo de la producción autotrófica por los animales, por ejemplo) no son iguales, la materia orgánica fluctuaría, es decir, se acumu-

lará o se agotará. Como resultado de esto, podemos esperar que la comunidad cambie por el proceso de sucesión ecológica¹. Esta sucesión puede marchar desde una situación extremadamente autotrófica o extremadamente heterotrófica, y a través de cambios o fluctuaciones llegar al establecimiento de un estado de equilibrio. [12]

En base a todo lo anterior, podemos suponer que nuestro factor exterior $E(t)$, permanece en primera instancia como una magnitud acotada. En segundo lugar, debido a que los cambios de la sucesión ecológica ocurren lentamente hasta constituirse en estados de equilibrio, podemos suponer que la función $E(t)$ cambia suavemente y que al tender el tiempo hacia infinito esta permanece suficientemente cercana a un valor constante. Estas hipótesis sobre $E(t)$ pueden expresarse como

$$(1.9) \quad 0 \leq E(t) < K_E ,$$

$$(1.10) \quad \left| \frac{dE}{dt} \right| \leq C$$

$$(1.11) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = E .$$

Resulta oportuno señalar que las restricciones (1.9), (1.10) y (1.11) que impusimos a $E(t)$ y que surgieron empíricamente al analizar el significado ecológico de $E(t)$, pueden obtenerse también de un análisis puramente matemático del modelo propuesto. Desde este

¹

Proceso de cambios ordenados de la comunidad, que es motivado por la modificación del ambiente físico que la misma comunidad genera y que culmina en el establecimiento de un ecosistema tan estable como sea biológicamente posible sobre el lugar en cuestión.

punto de vista dichas restricciones surgen de un modo natural al --
tratar de aplicar el modelo a una situación concreta.

Para concluir, hagamos el siguiente análisis:

En primer lugar, una conclusión que puede ser motivada de los casos anteriores es que para valores de t suficientemente grandes - la magnitud de la población $x(t)$ difiere de su estado de equilibrio $(\frac{k_1}{k_2} E)$ en una magnitud acotada, siempre que $E(t)$ cambie suavemente con el tiempo. Es decir, siempre que su derivada sea acotada.

Además, otra conclusión importante que podemos obtener es que independientemente de la forma que tenga $E(t)$ en su definición ecológica, siempre que $k_1 < k_2$, la población se extinguirá. Esta afirmación implica que la supervivencia de una población no queda determinada por factores exteriores ($E(t)$), sino por características interiores como la correlación entre los procesos de nacimiento y muerte. La demostración de estas dos importantes conclusiones aparece en el apéndice 4.

CAPITULO 2 .

2.1 UN MODELO GENERALIZADO DE UNA INTERACCION DEPREDADOR-PRESA.

En el capítulo 1, examinamos el comportamiento del número de individuos $x(t)$ de una población dada al tiempo t suponiendo que los procesos que determinan tal comportamiento dependían de un único factor exterior $E(t)$. Por ejemplo, la intensidad del proceso de nacimientos P_1 quedó determinada por la expresión:

$$P_1(t) = \min \{x(t), E(t)\} ,$$

es decir, la intensidad del proceso de nacimientos se limita en ese caso por un único factor exterior $E(t)$. A ese factor exterior podríamos llamarle *factor limitante*.

Puede parecer muy natural que el número de los factores exteriores que determinan la intensidad de algún proceso, sea en general grande. Pero resulta también bastante natural suponer que de todos los factores que determinan la intensidad de algún proceso particular, solo uno de ellos sea limitante para un tiempo t dado. Es decir, un aumento en ese factor aumenta la intensidad del proceso mientras que un aumento en los factores restantes no implica aumento en la intensidad del proceso.

La idea de la limitación de la intensidad de un proceso por algún factor fue formulada en 1840 por el alemán *Justus Von Liebig*, en lo que se conoce como ley del mínimo o principio de *Liebig*¹.

¹ Esta ley establece que el crecimiento de un vegetal depende del nutriente que tiene en menor cantidad. Es decir, un organismo requiere diversos nutrientes y si recibe muy poco de alguno de ellos, se limitará el desarrollo del organismo sin importar la abundancia de los otros nutrientes necesarios. Esta ley es de *validez universal en Ecología*.

A los sistemas cuyo comportamiento se rige por el principio de Liebig se les llama L-sistemas. El sistema considerado en (1.1) es un L-sistema muy sencillo.

Consideremos ahora un L-sistema más complicado. Supongamos que ahora tenemos dos poblaciones. Una de presas y otra de depredadores. En lo sucesivo nos referiremos a ellas como presas y depredadores, respectivamente.

Las dos poblaciones en el transcurso del tiempo manifestarán una abundancia de individuos que dependerá de la intensidad de los siguientes procesos:

- i) nacimiento de presas (P_1)
- ii) muerte natural de presas (P_2)
- iii) nacimiento de depredadores (P_3)
- iv) muerte natural de depredadores (P_4)
- v) consumo de presas por el depredador (P_5)

Podemos suponer que la intensidad de los procesos considerados depende de los más variados factores. Por ejemplo, para el proceso de devoración de presas por los depredadores los factores a considerar podrían ser, la cantidad de presas por cada depredador, las condiciones climáticas que influyen en la capacidad de las presas para no tener contacto con los depredadores, etc.

Consideremos por otra parte que la intensidad del proceso de reproducción de las presas P_1 está limitada por el número de presas x , o bien, por cierto factor exterior E (igual que el caso más sencillo ya analizado en el capítulo 1). La intensidad del proceso de

reproducción de los depredadores P_3 , estará limitado en nuestro modelo por el número de individuos de la población y (de depredadores), o bien, por el alimento logrado, esto es, por el número de presas devoradas, lo cual puede expresarse mediante λxy que corresponde en cierta proporción (λ) al número de posibles encuentros entre presas y depredadores, o bien, finalmente, por cierto factor externo F (análogo del factor exterior E para las presas).

La intensidad del proceso de consumo o disminución de las presas debido a que el depredador las utiliza para su alimentación, lo consideramos también dependiente de los mismos factores que el proceso de reproducción de los depredadores.

Finalmente, la intensidad de los procesos de muerte natural de las presas P_2 y de los depredadores P_4 , supondremos que quedan determinados únicamente por la población de presas x y la de depredadores y .

Habiendo hecho todas estas consideraciones la rapidez de cambio del número de pobladores $x(t)$ y $y(t)$ al tiempo t , podría quedar expresada por cada una de las ecuaciones del sistema

$$(2.1) \quad \begin{cases} \dot{x} = k_1 P_1 - k_2 P_2 - k_3 P_3 \\ \dot{y} = l_3 P_3 - l_4 P_4 \end{cases}$$

donde $\dot{} \equiv \frac{d}{dt}$ (derivada respecto al tiempo)

k_1, k_2, k_3, l_3, l_4 ciertas constantes de proporcionalidad.

$P_1 = \min \{ x, E \}$ (intensidad del proceso que da original número de nacimientos de presas).

$P_2 = x$ (intensidad del proceso que genera el número de muertes de presas).

$P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \}$ (intensidad del proceso que da el número de nacimiento de depredadores).

$P_4 = y$ (intensidad del proceso que establece el número de muertes de depredadores).

donde E y F son factores exteriores, λ una constante positiva.

Dependiendo de las relaciones entre los coeficientes $k_1, k_2, k_3, l_3, l_4, \lambda$, de E y F , el comportamiento del sistema (2.1), es decir, sus trayectorias pueden diferir sustancialmente, al igual que en el modelo elemental del capítulo 1.

2.2 UN CASO PARTICULAR MUY IMPORTANTE.

Antes de hacer el estudio detallado y completo (capítulo 3) del sistema (2.1), a manera de ejemplo, consideremos el caso que nos genera como caso particular el sistema de ecuaciones diferenciales que estudió Volterra (1925), o sea el caso que describe la interacción de dos poblaciones, una presa y otra depredadora, sin considerar ningún factor exterior. Dicho sistema es el siguiente:

$$(2.1 a) \quad \begin{aligned} \dot{x} &= \alpha x - \eta xy \\ \dot{y} &= \mu xy - \beta y \quad (\text{donde } \alpha, \eta, \mu, \beta, \text{ son constantes positivas}) \end{aligned}$$

Identificando las constantes: α como $k_1 - k_2$, η como $k_3 \lambda$, μ como λl_3 , y β como l_4 obtenemos substituyendo:

$$(2.2) \quad \begin{aligned} \dot{x} &= (k_1 - k_2)x - k_3 \lambda xy \\ \dot{y} &= \lambda l_3 xy - l_4 y, \end{aligned}$$

que también se puede escribir como:

$$\dot{x} = k_1(x) - k_2(x) - k_3(\lambda xy)$$

$$\dot{y} = l_3(\lambda xy) - l_4 y ,$$

Si $k_1 > k_2$, $l_3 > l_4$, $E > \frac{1}{\lambda}$, $P_1 = x$, $P_3 = \lambda xy$ obtenemos (2.2) como caso particular de (2.1). El suponer $P_1 = x$ y $P_2 = \lambda xy$ nos lleva a establecer las desigualdades

$$x < E, \quad \lambda xy < y, \quad \lambda xy < F .$$

que pueden escribirse también como

$$x < E, \quad x < \frac{1}{\lambda}, \quad y < \frac{F}{\lambda x}$$

considerando la condición adicional $E > 1/\lambda$ podemos representar gráficamente el conjunto de puntos (x,y) que satisfacen las desigualdades anteriores. Dicha representación gráfica aparece en la siguiente figura:

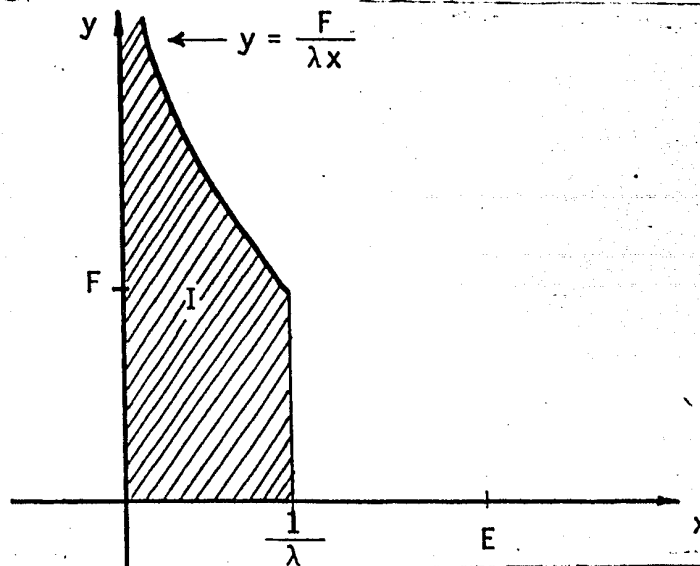


Fig. 2.1 Los puntos (x,y) que se encuentran en la región delimitada

da por los ejes x y y , la recta $x = 1/\lambda$ y la hipérbola $y = F/\lambda x$ son los puntos para los cuales es válido el sistema (2.2) .

Podemos decir, en otros términos, que la región I quedará determinada por aquella situación o estado de la interacción entre el depredador y su presa para la cual el número de presas es menor que la fuente exterior de energía, y que la intensidad del proceso de nacimiento para el depredador quedará limitada por una proporción del número de encuentros entre el depredador y la presa, o sea λxy .

Resumiendo; para la región I se tiene:

$$P_1 = \min \{ x, E \} = x$$

$$P_2 = x$$

$$P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \} = \lambda xy$$

$$P_4 = y .$$

Resulta evidente que al escoger P_1 y P_3 de manera distinta obtendremos otras regiones diferentes a la que aparece en la figura 2.1. Por ejemplo el caso en el cual $P_1 = x$ y $P_3 = y$ implica que deben cumplirse las desigualdades

$$x < E, \quad y < F, \quad y < \lambda xy$$

Análogamente las desigualdades anteriores nos permiten obtener una región de puntos (x, y) que las satisfacen. Ilustramos gráficamente dicha región en la siguiente figura:

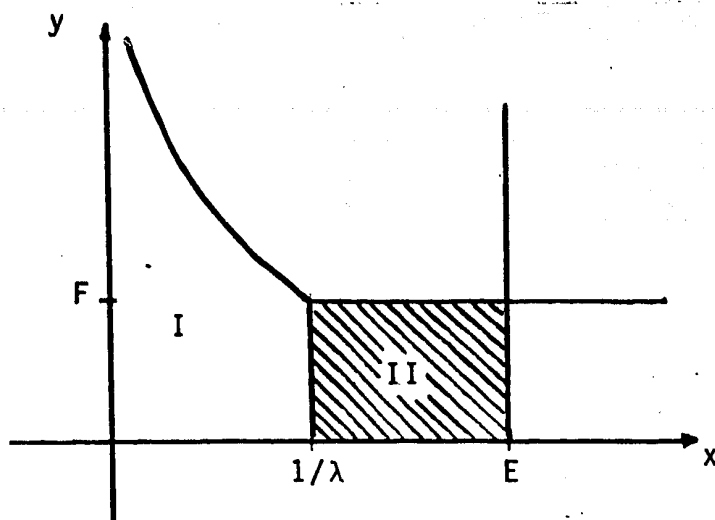


Fig. 2.2 Región determinada por las relaciones $x < E$, $y < F$, $y < \lambda xy$.

En general, como $x \geq 0$ y $y \geq 0$, nos restringiremos a trabajar en el primer cuadrante. Recordemos que en el capítulo 1, el primer cuadrante quedaba dividido en dos regiones, o sea $x(t) < E$ y $x(t) > E$ y que en cada región se tenía un comportamiento diferente para las soluciones de la ecuación diferencial. Aquí, el primer cuadrante quedará dividido en cinco regiones las cuales aparecen en la siguiente figura:

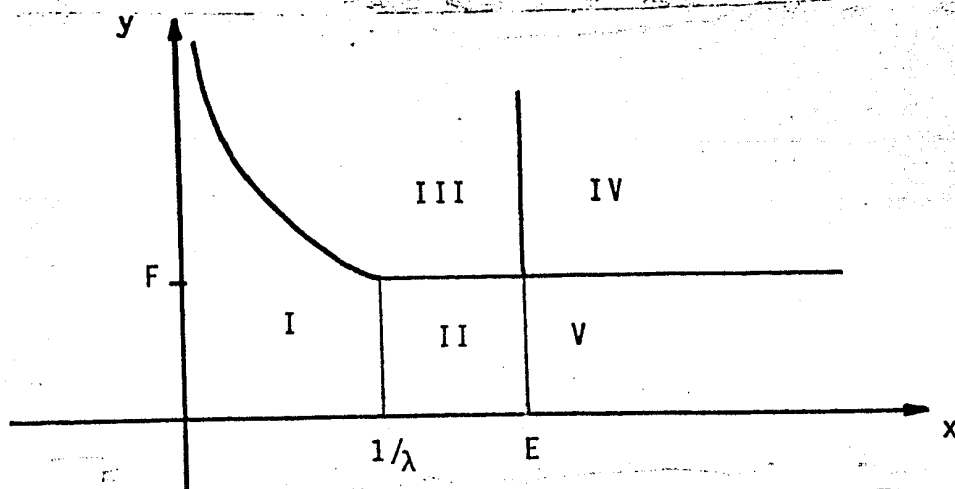


Fig. 2.3 Las cinco posibles regiones en las que queda dividido el primer cuadrante, en el caso en el cual $E > 1/\lambda$.

Analizaremos ahora el sistema (2.2) que como dijimos al inicio de esta sección, corresponde al sistema estudiado por Volterra en el espacio fase (x,y) . En el modelo que estamos analizando éste último solo tiene validez en la región I del primer cuadrante; para las regiones II, III, IV y V, deberemos de establecer los sistemas correspondientes. Para facilitar el trabajo de analizar las trayectorias de (2.2), consideremos que dicho sistema tiene validez en el espacio fase (x,y) y después, restrinjámonos a la región I del mismo.

Para iniciar el análisis de las trayectorias de (2.2) en el espacio fase (x,y) investiguemos primeramente la existencia de puntos críticos. Como sabemos, los puntos críticos se obtienen haciendo $\dot{x}=0$, $\dot{y}=0$ en el sistema (2.2) así,

$$(2.3) \quad \begin{aligned} y \quad \dot{x} &= (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy = 0 \\ \dot{y} &= \lambda l_3 xy - l_4 y = 0 \end{aligned}$$

implican que

$$\begin{aligned} (k_1 - k_2)x &= \lambda k_3 xy \\ y \quad \lambda l_3 xy &= l_4 y \end{aligned}$$

de donde obtenemos que las coordenadas del punto de equilibrio son

$$(2.4) \quad \begin{aligned} y_0 &= \frac{(k_1 - k_2)}{\lambda k_3} \\ x_0 &= \frac{l_4}{\lambda l_3} \end{aligned}$$

Una vez que hemos localizado el punto de equilibrio (x_0, y_0) , investiguemos el comportamiento de las soluciones alrededor del mismo.

Para ello, podríamos utilizar el resultado debido a Lyapunov (ver -- apéndice 5).

Obtengamos pues la parte lineal de las expansiones en serie de Taylor para las ecuaciones del sistema (2.2) alrededor del punto de equilibrio.

Para facilitar el procedimiento, introduzcamos las siguientes notaciones:

Sean

$$F(x,y) = (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy ,$$

$$G(x,y) = \lambda l_3 xy - l_4 y ,$$

Así, se puede abreviar la escritura del sistema (2.2) y representarlo simplemente como:

$$(2.3) \quad \begin{aligned} \dot{x} &= F(x,y) \\ \dot{y} &= G(x,y) \end{aligned}$$

Utilizando la notación que aparece en (2.3) las partes lineales de la expansión en serie de Taylor del sistema (2.2) (véase apéndice 5) alrededor del punto de equilibrio (x_0, y_0) se expresarán como:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= F(x,y) + \frac{1}{1!} \left[(x - x_0) \frac{\partial F}{\partial x}(x,y) \Big|_{(x_0, y_0)} + (y - y_0) \frac{\partial F}{\partial y}(x,y) \Big|_{(x_0, y_0)} \right] + \dots \\ &+ \dots \\ \dot{y} &= G(x,y) + \frac{1}{1!} \left[(y - y_0) \frac{\partial G}{\partial y} \Big|_{(x_0, y_0)} + (x - x_0) \frac{\partial G}{\partial x} \Big|_{(x_0, y_0)} \right] + \dots \end{aligned}$$

Desarrollando obtenemos

$$\dot{x} = 0 + (x - x_0) [(k_1 - k_2) - \lambda k_3 y_0] + (y - y_0) [-\lambda k_3 x_0] + \dots$$

$$\dot{y} = 0 + (y - y_0) [\lambda l_3 x_0 - l_4] + (x - x_0) [\lambda l_3 y_0] + \dots$$

y simplificando, tomando en cuenta los valores de x_0 y y_0 que son:

$$x_0 = \frac{l_4}{\lambda l_3} , \quad y_0 = \frac{(k_1 - k_2)}{\lambda k_3}$$

obtenemos finalmente que el sistema linearizado resulta ser

$$(2.4) \quad \begin{cases} \dot{x} = -\lambda k_3 x_0 (y - y_0) + \dots \\ \dot{y} = \lambda l_3 y_0 (x - x_0) + \dots \end{cases}$$

De acuerdo con Lyapunov (ver apéndice 5) necesitamos ahora obtener los valores propios del sistema linearizado (2.4) y una vez que los conozcamos podremos investigar la naturaleza del punto de equilibrio (x_0, y_0) .

Como sabemos, los valores propios del sistema (2.4) son las raíces de la ecuación

$$(2.5) \quad \det \begin{bmatrix} -\omega & -\lambda k_3 x_0 \\ \lambda l_3 y_0 & -\omega \end{bmatrix} = 0$$

La ecuación (2.5) puede expresarse equivalentemente como

$$\omega^2 + x^2 l_3 k_3 x_0 y_0 = 0 ,$$

y así, los valores propios buscados serán

$$(2.6) \quad \omega = \pm i\lambda\sqrt{k_3 l_3 x_0 y_0} ,$$

la expresión que aparece en (2.6) puede simplificarse recordando los valores de x_0 y y_0 a saber:

$$x_0 = \frac{l_4}{l_3}$$

$$y_0 = \frac{(k_1 - k_2)}{k_3}$$

después de substituir esos valores en (2.6) obtenemos

$$\omega = \pm i\lambda\sqrt{k_3 l_3 \frac{l_4}{\lambda l_3} \cdot \frac{(k_1 - k_2)}{\lambda k_3}}$$

y simplificando esta última expresión finalmente tendremos

$$(2.7) \quad \omega = \pm i\sqrt{l_4(k_1 - k_2)}$$

Como puede verse en el resultado en (2.7) los valores propios $\omega_1 = i\sqrt{l_4(k_1 - k_2)}$ y $\omega_2 = -i\sqrt{l_4(k_1 - k_2)}$ son magnitudes puramente imaginarias. Consecuentemente, de acuerdo con el resultado de Lyapunov (véase el apéndice 5) el punto de equilibrio (x_0, y_0) es un "centro" para el sistema linearizado (2.4). Esto implica que el punto de equilibrio (x_0, y_0) sea un "centro" o un "foco" para el sistema original, es decir para el sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy \\ \dot{y} = l_3 xy - l_4 y \end{cases}$$

El resultado expresado en (2.7) no nos da la información completa - respecto a la estabilidad del sistema. Trabajaremos con este sistema

para obtener más información respecto de las curvas solución. Dividiendo la primera ecuación entre la segunda obtenemos

$$(2.8) \quad \frac{\dot{x}}{y} = \frac{dx}{dy} = \frac{(k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy}{\lambda l_3 xy - l_4 y} ,$$

dividiendo ahora el numerador y el denominador de la fracción que aparece en (2.8) por xy obtendremos:

$$\frac{dx}{dy} = \frac{\frac{(k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy}{xy}}{\frac{\lambda l_3 xy - l_4 y}{xy}} = \frac{\left(\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3\right)}{\left(\lambda l_3 - \frac{l_4}{x}\right)}$$

separando variables tendremos la ecuación

$$\left(\lambda l_3 - \frac{l_4}{x}\right) dx = \left(\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3\right) dy ,$$

e integrándola se establece la relación:

$$(2.9) \quad (k_1 - k_2) \ln y - \lambda k_3 y = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c ,$$

donde c es un número real arbitrario.

La relación (2.9) establece implícitamente las curvas solución del sistema. Toda curva solución es un conjunto de puntos (x_1, y_2) que satisfacen la relación (2.9). Aunque la relación expresada en (2.9) sea muy complicada, existe un método gráfico bastante sencillo para localizar cada una de las curvas solución.

Introduzcamos inicialmente la variable

$$z = (k_1 - k_2) \ln y - \lambda k_3 y = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c ,$$

construyamos en seguida, las gráficas de las relaciones

$$(2.10) \quad z(y) = (k_1 - k_2) \ln y - \lambda k_3 y$$

y

$$(2.11) \quad z(x) = -\lambda_4 \ln x + \lambda_1 x + c$$

Construyamos primero la gráfica de (2.10). Analicemos para ello el comportamiento de la derivada:

$$(2.10') \quad \frac{dz(y)}{dy} = \frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3$$

Tendremos un punto crítico cuando

$$\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3 = 0$$

es decir en

$$y = \frac{(k_1 - k_2)}{\lambda k_3}$$

Recordemos que este valor corresponde a la coordenada y_{20} del punto de equilibrio del sistema (2.2). Investiguemos ahora el carácter creciente o decreciente de la derivada

$$\frac{dz(y)}{dy} > 0, \text{ si:}$$

$$\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3 > 0,$$

es decir, si

$$y < \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$

Luego entonces la función será creciente para $(-\infty, \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3})$.

$$\frac{dz}{dy} < 0, \text{ si:}$$

$$\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3 < 0$$

es decir, si

$$y > \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$

por lo tanto la función será decreciente para $\frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3} < y < \infty$.

Por último, investiguemos la existencia de puntos de inflexión. Para ello, es necesario que obtengamos la segunda derivada de $z(y)$ respecto de y , así, .

$$\frac{d^2z}{dy^2} = \frac{d}{dy} \left(\frac{k_1 - k_2}{y} - \lambda k_3 \right) = - \frac{k_1 - k_2}{(y)^2} < 0,$$

de este resultado concluimos que el punto crítico obtenido anteriormente es un máximo para la función. Además, dado que la segunda derivada es diferente de cero para todo valor de y , concluimos que la gráfica de la función $z = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y$, no presenta puntos de inflexión. Con la información obtenida en los análisis anteriores podemos ver que la gráfica de la función es una curva suave, la cual aparece en la fig. 2.1

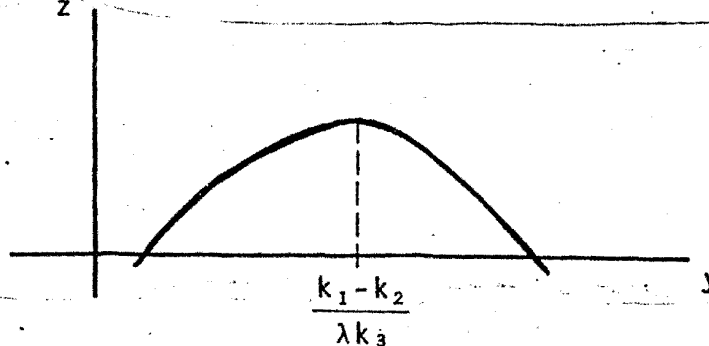


Fig. 2.4 Gráfica de la función $z(y) = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y$.

De un modo análogo podemos hacer el análisis del comportamiento de la derivada de la función $z(x) = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c$. La derivada es:

$$\frac{dz}{dx} = -\frac{l_4}{x} + \lambda l_3$$

y la derivada se anulará para

$$\lambda l_3 = \frac{l_4}{x}$$

es decir, para

$$x = \frac{l_4}{\lambda l_3}$$

que es el mismo valor obtenido para la coordenada x_1 del punto de equilibrio del sistema (2.2).

La función $z(x) = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c$ será creciente para $x > \frac{l_4}{\lambda l_3}$ y decreciente para $x < \frac{l_4}{\lambda l_3}$. La segunda derivada de esta función resulta ser:

$$\frac{d}{dx} \left(-\frac{dz}{dx} \right) = \frac{l_4}{(x)^2} > 0,$$

por lo tanto, el punto crítico obtenido representa un mínimo y la gráfica de la función no tiene puntos de inflexión, como puede verse en la fig. 2.2

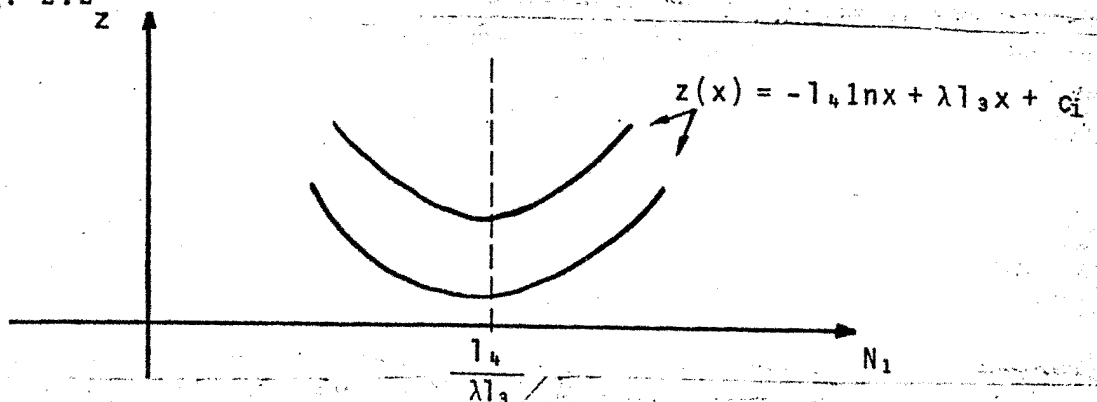


Fig. 2.5 La gráfica de la función $z(x) = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c$ para valores distintos de c .

Ahora, usando el método de los cuatro cuadrantes podemos encontrar gráficamente la familia de curvas dadas por la relación (2.9). Coloquemos en el segundo cuadrante la gráfica de la función $z(y) = (k_1 - k_2)\ln x - \lambda k_3 y$, y en el cuarto cuadrante la gráfica de $z(x) = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + c_i$ como se muestra en la fig. 2.3 .

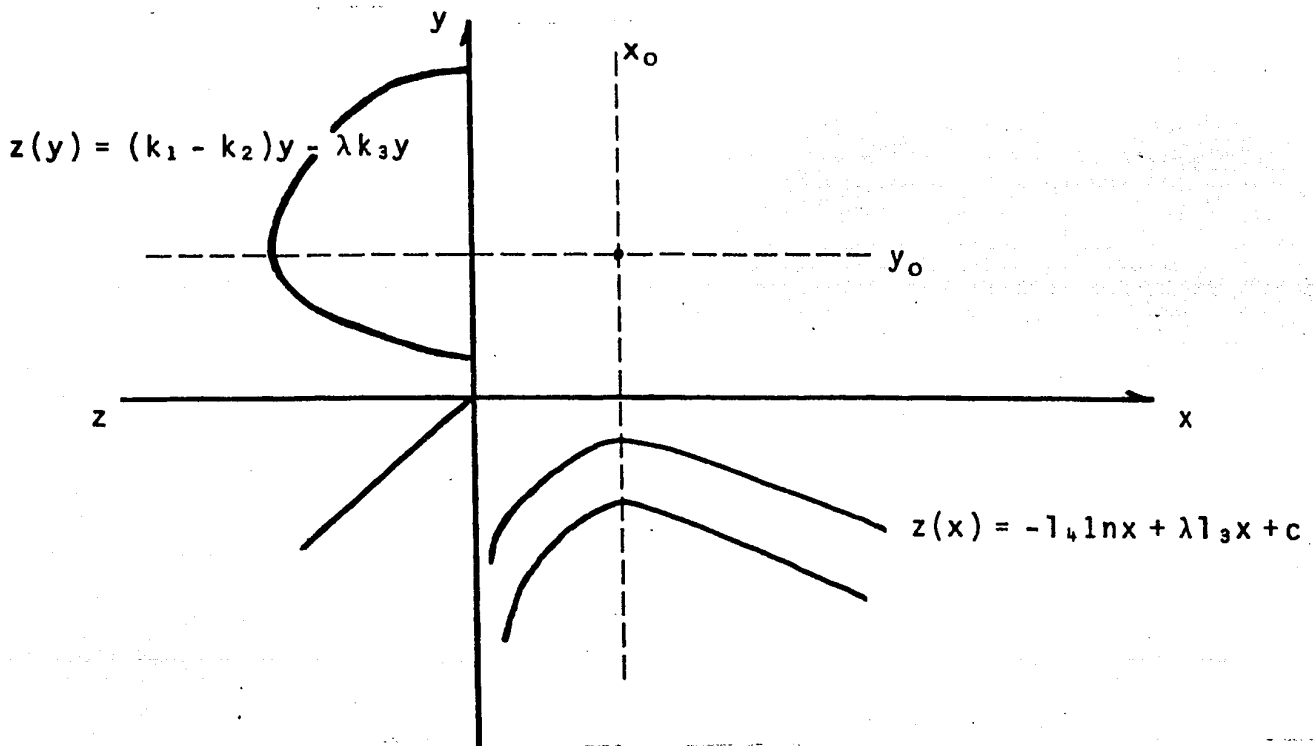


Fig. 2.6 Las gráficas de $z = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y$ y $z = (-\ln x)l_4 + \lambda l_3 x + c$ aparecen en el segundo y cuarto cuadrante respectivamente.

A continuación, localicemos gráficamente todos los puntos (x,y) que satisfacen la relación

$$z = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y = -l_4 \ln x + \lambda l_3 x + 0 ,$$

de la siguiente manera:

Valiéndonos de la recta de pendiente 1 que aparece en el tercer cuadrante localicemos el punto (x,y) en el primer cuadrante. A partir de la recta que aparece en el tercer cuadrante tracemos líneas

paralelas a los ejes zx y zy hasta intersectar las gráficas de $z(y) = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y$ y $z(x) = -\lambda_4 \ln x + \lambda \lambda_3 x + c$, para algún c , como se muestra en la fig. 2.4

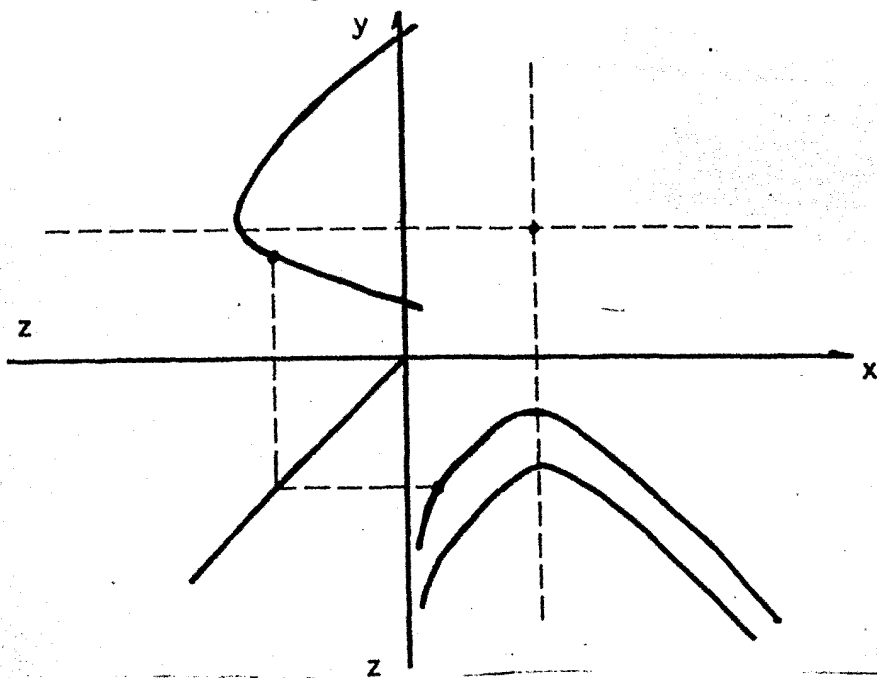


Fig. 2.7 A partir de la recta a 45° que aparece en el tercer cuadrante se trazan rectas paralelas a los ejes hasta intersectar en el segundo cuadrante la gráfica de $z(y) = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y$ y en el cuarto cuadrante la de $z = -\lambda_4 \ln x + \lambda \lambda_3 x + c$ para un c fijo.

A continuación desde los puntos de intersección, tracemos rectas paralelas a los ejes zx y zy y localicemos el punto en el cual estas nuevas rectas se intersectan. Este punto aparecerá en el primer cuadrante (ver figura 2.5) y sus coordenadas (x, y) , satisfacen la relación

$$z = -\lambda_4 \ln x + \lambda \lambda_3 x + c = (k_1 - k_2)\ln y - \lambda k_3 y \quad \text{para un } c \text{ fijo.}$$

Por lo tanto, este punto se localizará sobre una curva solución del sistema (2.2). Esta curva solución corresponde a una de todas las curvas que podemos obtener al variar la constante c de la familia

de curvas dada por la relación (2.9).

Si repetimos este procedimiento se pueden localizar cuantos puntos queramos y, para cada c fija, podemos construir una curva cerrada (ver figura (2.6)). De esta manera, geométicamente se muestra -- que las trayectorias del sistema (2.2) son órbitas cerradas (fig.2.7).

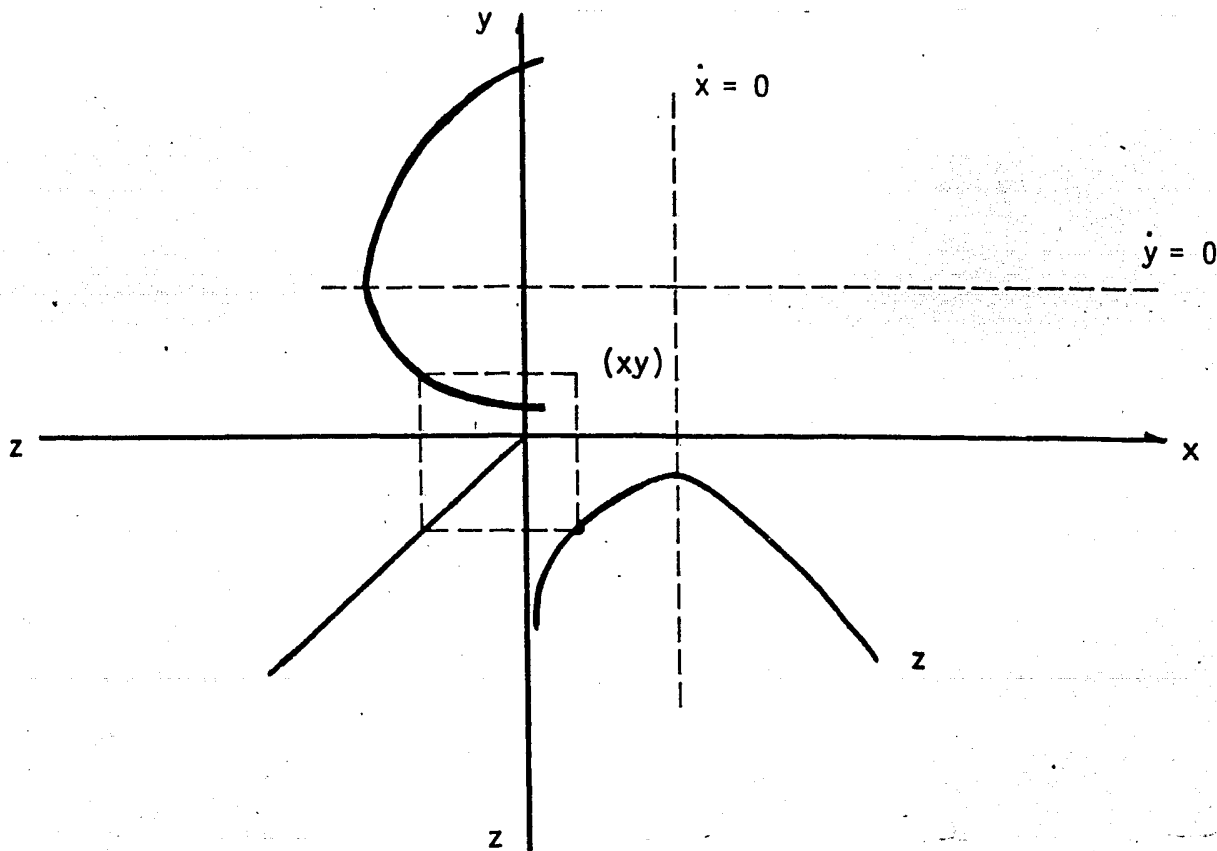


Fig. 2.8 desde los puntos de intersección de las rectas paralelas a los ejes yz y xz que parten de la recta a 45° localizada en el tercer cuadrante con las gráficas de $z(x) = -l_4 \ln x + \lambda l_3 + c$ y $z(y) = (k_1 - k_2) \ln y - \lambda k_3 y$, se trazan nuevas rectas paralelas a los ejes xz y yz. La intersección de estas nuevas rectas marca un punto de coordenadas (x, y) que satisface la relación $z = -l_4 \ln x + \lambda l_3 + c = (k_1 - k_2) \ln y - \lambda k_3 y$ para un c fijo, y por ende se encuentra sobre una trayectoria del sistema (2.2).

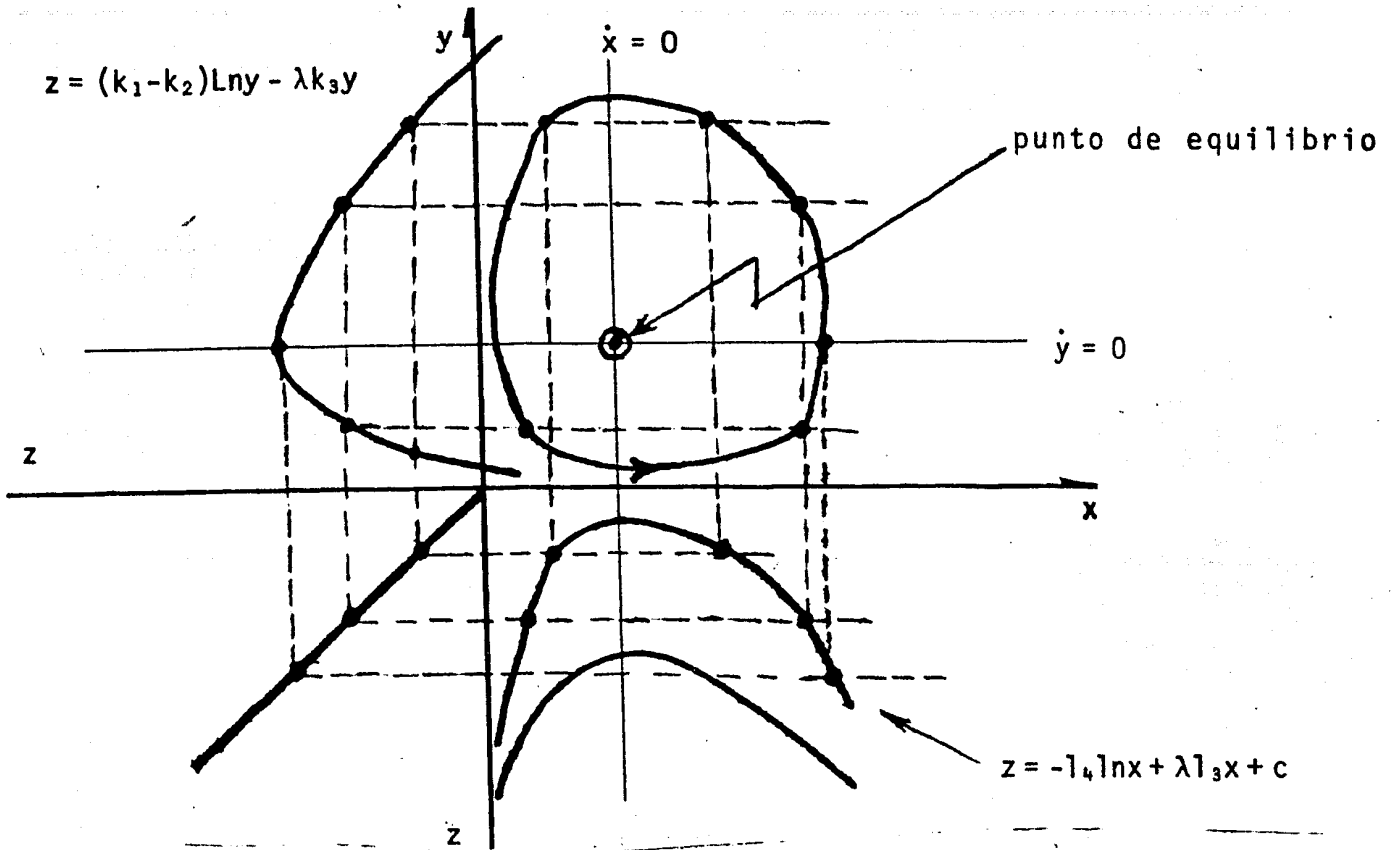


Fig. 2.9 Al repetir varias veces el procedimiento que aparece en la fig. 2.5 obtenemos para un c fijo una curva cerrada que representa una trayectoria del sistema 2.2

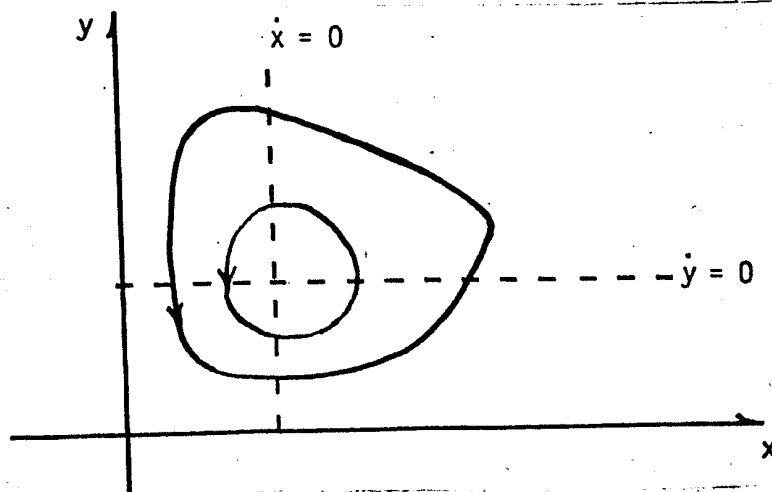


Fig. 2.10 Las trayectorias del sistema 2.2 son órbitas cerradas. A menudo se les llama elipses de Volterra.

El método gráfico usado para determinar la forma de las trayectorias nos permite concluir además que el sentido de las mismas es contrario a las manecillas del reloj. Es fácil ver que al aumentar el valor de z los puntos sobre las trayectorias se moverán en un sentido inverso al del movimiento de las manecillas de un reloj. Una manera analítica de concluir este resultado se logra estudiando el comportamiento de las derivadas que aparecen en el sistema (2.2). Investiguemos pues en qué regiones se cumplen las siguientes desigualdades:

$$\dot{x} > 0, \dot{x} < 0$$

$$\dot{y} > 0, \dot{y} < 0.$$

Investiguemos primero donde

$$\dot{x} > 0 \quad \text{y} \quad \dot{x} < 0$$

como sabemos

$$\dot{x} > 0 \Leftrightarrow (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy > 0$$

$$\Leftrightarrow (k_1 - k_2) > \lambda k_3 y \quad (\text{dado que } x > 0).$$

$$\Leftrightarrow y < \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$

y

$$\dot{x} < 0 \Leftrightarrow (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy < 0$$

$$\Leftrightarrow (k_1 - k_2) < \lambda k_3 y$$

$$\Leftrightarrow y > \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$

Análogamente;

$$\dot{y} > 0 \Leftrightarrow \lambda l_3 xy - l_4 y > 0$$

$$\Leftrightarrow \lambda l_3 x > l_4 \quad (\text{dado que } y > 0)$$

$$\Leftrightarrow x > \frac{l_4}{\lambda l_3}$$

y

$$\begin{aligned} \dot{y} < 0 &\Leftrightarrow \lambda l_3 x y - l_4 y < 0 \\ &\Leftrightarrow \lambda l_3 x < l_4 \\ &\Leftrightarrow x < \frac{l_4}{\lambda l_3} \end{aligned}$$

Con esa información podemos construir la tabla siguiente:

	subregión	\dot{x}	\dot{y}
a	$x < \frac{l_4}{\lambda l_3} ; y < \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$	$\dot{x} > 0$	$\dot{y} < 0$
b	$x > \frac{l_4}{\lambda l_3} ; y < \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$	$\dot{x} > 0$	$\dot{y} > 0$
c	$x > \frac{l_4}{\lambda l_3} ; y > \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$	$\dot{x} < 0$	$\dot{y} > 0$
d	$x < \frac{l_4}{\lambda l_3} ; y > \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$	$\dot{x} < 0$	$\dot{y} > 0$

Tabla 2.1 El comportamiento de las derivadas de x y y .

Para finalizar nuestro análisis, construyamos la gráfica que aparece en la fig. 2.11. Las flechas que aparecen en cada subregión indican el sentido de las trayectorias de (2.2).

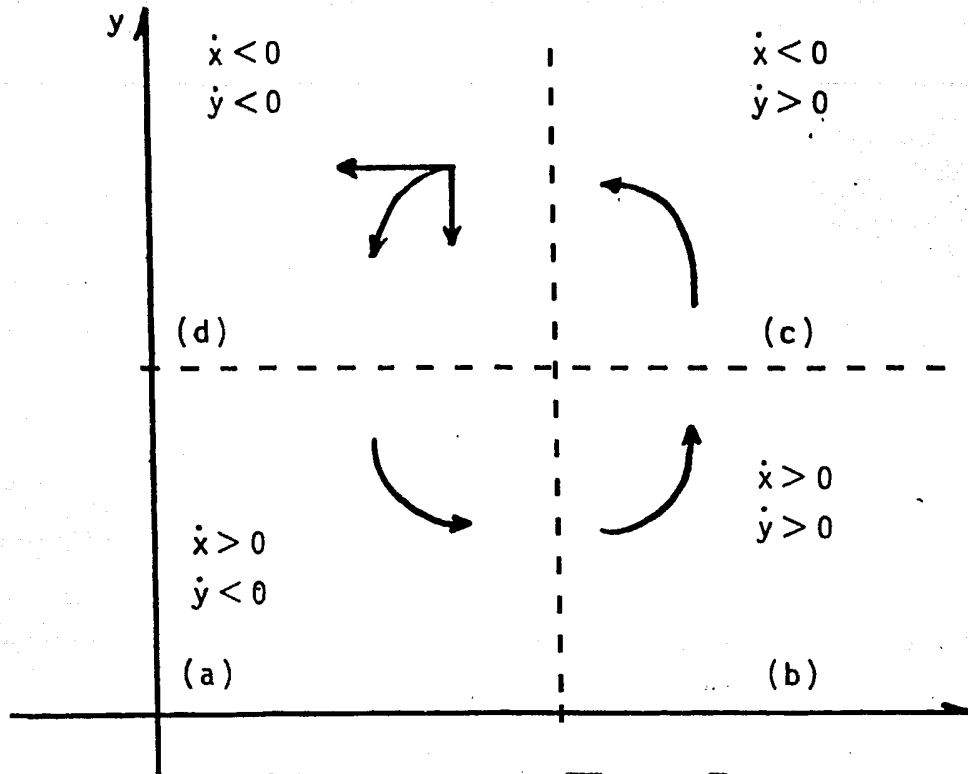


Fig. 2.11 El sentido de las trayectorias es opuesto al de las manecillas del reloj.

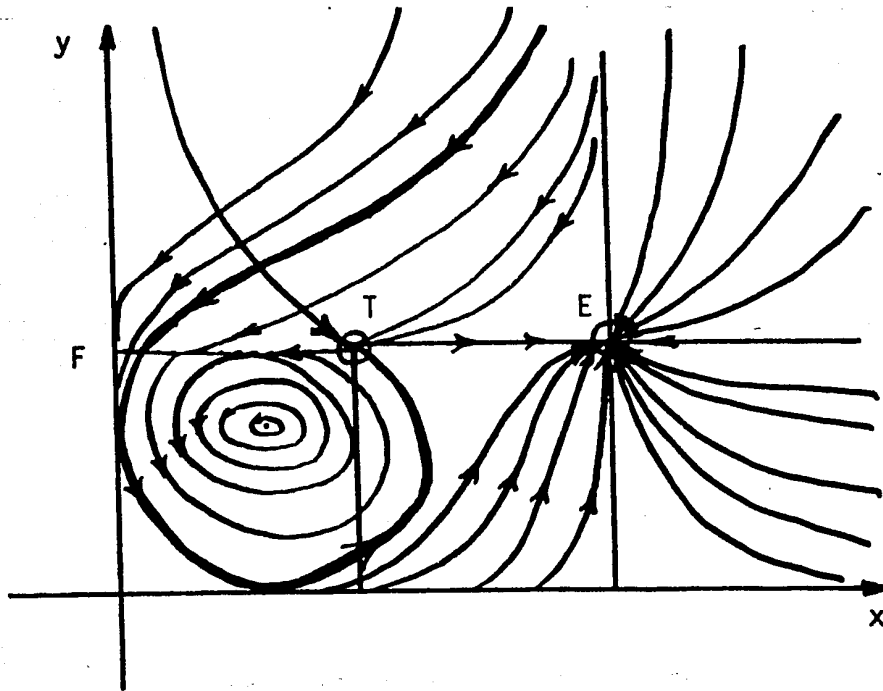
Es fácil ver que los ejes x, y son también trayectorias para el sistema (2.1). Resulta claro además, que no existen ciclos límites y que el punto de equilibrio (x_0, y_0) resulta ser un punto de equilibrio estable.

En vista de esto, el sistema Lotka-Volterra no es estructuralmente estable. Por lo tanto, resulta ser inadecuado para la descripción matemática de los sistemas depredador presa.

Pero con el enfoque que introducimos en la primera sección de este capítulo, el sistema Lotka-Volterra queda descrito como el comportamiento parcial del sistema original (2.1). Como dijimos, de un modo análogo podemos hacer el análisis del comportamiento de las trayectorias del sistema (2.1) en las demás regiones II, III, IV y V.

vectorias del sistema (2.1) en las demás regiones II, III, IV y V. Este análisis lo haremos de un modo global en el capítulo siguiente.

Podemos adelantar que como resultado del análisis de todas las regiones obtenemos el siguiente comportamiento



CAPITULO 3 .

3.1 JUSTIFICANDO LA NECESIDAD DE UNA GENERALIZACIÓN.

El modelo Volterra (Lotka y d'Ancona)(1935) y los modelos posteriores de biocenosis¹ se basan en hipótesis suficientemente estrechas de modo tal que en la práctica se dificulta su aplicación.

El intento que introducimos en la primera sección del Capítulo 2 y que aquí estudiaremos con más detalle, está basado en el trabajo de clasificación de estos modelos propuesto en [4]. Esta modalidad pretende yuxtaponer en un solo modelo, mejor dicho en un sistema de modelos, una serie de diferentes hipótesis con la finalidad de dar a dicho modelo una flexibilidad y una diversidad funcional tales que - la posible aplicabilidad del modelo aumenta.

En el trabajo de Volterra se estudian las variaciones del número de presas x y depredadores y bajo las siguientes hipótesis:

- 1) La natalidad de las presas es proporcional a su magnitud presente, por lo tanto, podríamos representarla como el número ax , con a un real positivo.
- 2) Por lo que toca al índice de mortalidad de las presas, éste se debe parcialmente a muerte natural siendo esta componente proporcional al número de presas y por lo tanto podría representarse como bx , con b una constante positiva. También se debe parcialmente a la destrucción del número de presas a --

¹

Conjunto de organismos, animales y vegetales de diferente especie que viven en comunidad, condicionándose mutuamente y ocupando un territorio definido o biotopo. Estas comunidades comprenden organismos productores, consumidores, reductores y transformadores.

causa de la acción del depredador. Esta destrucción puede su ponerse proporcional al número de encuentros entre las pre--sas y los depredadores. Por consiguiente, esta segunda compo--nente para el índice de mortalidad la podemos expresar como el número ηxy con η constante positiva.

- 3) La natalidad del depredador es proporcional a la cantidad del alimento disponible que logra conseguir, por lo tanto, podría representarse como μxy con μ un real positivo.
- 4) Por último, la mortalidad del depredador es proporcional a - su número y podríamos estimarlo como βy .

Tomando en consideración las hipótesis anteriores se puede escri--bir el modelo de Volterra como el sistema

$$(3.1) \quad \begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \eta xy \\ \dot{y} = \mu xy - \beta y \end{cases} \quad (\text{donde } \alpha = a - b) .$$

Para dar sentido al planteamiento del sistema 3.1 se requiere - que x y y , como ya hemos dicho, sean elementos del conjunto de los - números reales. Sin embargo (véase nota al pie de la pág:43) el núme--ro de miembros de una población se expresa en números enteros. Lue--go entonces x y y podrían interpretarse como la biomasa de la pobla--ción, o de otro modo, como magnitudes ideales que debido al sistema (3.1) forman trayectorias continuas que pasan a través de los puntos discretos que corresponden al proceso real.

Sin embargo, la validez del modelo no puede aceptarse de modo - general. Para valores de x suficientemente grandes, es decir, cuando

el número de presas es muy grande y el número de depredadores y , adecuadamente pequeño, las predicciones del sistema (3.1) no corresponden a la cantidad de presas devoradas por el depredador, dado que el apetito del depredador es limitado. De ahí la necesidad de modificar las hipótesis que sustentan al modelo, a fin de establecer una generalización del mismo.

Como hemos visto en el capítulo anterior, las soluciones del sistema (3.1) forman ciclos cerrados, acotados en el primer cuadrante. Ciclos estables, pero no asintóticamente estables como vimos anteriormente el punto de coordenadas (x_0, y_0) donde

$$x_0 = \frac{\alpha}{\eta}, \quad y_0 = \frac{\beta}{\mu} \quad (\text{véase página 27}).$$

es un punto de equilibrio que corresponde al ciclo "cero" del sistema (3.1).

En este contexto resulta más natural la introducción del modelo

(3.2)

$$\begin{cases} \dot{x} = k_1 P_1 - k_2 P_2 - k_3 P_3 \\ \dot{y} = l_3 P_3 - l_4 P_4 \end{cases}$$

donde P_1 representa la intensidad del proceso de nacimiento de presas, P_2 la intensidad del proceso de muerte de presas, P_3 la intensidad del proceso de nacimiento de depredadores y P_4 la intensidad del proceso de muerte de los depredadores

$$P_1 = \min \{ x, E \}$$

$$P_2 = x$$

$$P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \}$$

$$P_4 = y$$

$k_1, k_2, k_3, l_3, l_4, \lambda$ constantes, E y F factores exteriores.

Observemos que en el modelo representado por (3.2) podemos escoger a P_1 de dos maneras diferentes, más exactamente la intensidad del proceso de nacimiento de presas P_1 queda limitado o bien por el número de presas, o bien por cierto factor exterior E y P_3 queda limitado o bien por el número de depredadores y , o bien por la cantidad de alimento (λxy) , o bien por algún factor exterior F semejante a E .

Esto nos permite localizar seis regiones diferentes y en cada una de ellas tendrá validez un caso particular del modelo determinado por una única combinación de los dos procesos P_1 y P_3 . Denotemos mediante $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_4, \mathcal{K}_5, \mathcal{K}_6$, a las seis regiones posibles; entonces para cada región \mathcal{K}_i con $i = 1, 2, \dots, 6$ quedará determinado un sistema particular de ecuaciones diferenciales, a saber:

$$(3.3) \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{K}_1: P_1 = x, \quad P_3 = y ; \\ \mathcal{K}_2: P_1 = x, \quad P_3 = \lambda xy ; \\ \mathcal{K}_3: P_1 = x, \quad P_3 = F ; \\ \mathcal{K}_4: P_1 = E, \quad P_3 = y ; \\ \mathcal{K}_5: P_1 = E, \quad P_3 = \lambda xy ; \\ \mathcal{K}_6: P_1 = E, \quad P_3 = F ; \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \dot{x}_1 = (k_1 - k_2)x - k_3 y \\ \dot{y}_1 = (\ell_3 - \ell_4)y \\ \dot{x}_2 = (k_1 - k_2)x - k_3 \lambda xy \\ \dot{y}_2 = \ell_3 \lambda xy - \ell_4 y \\ \dot{x}_3 = (k_1 - k_2)x - k_3 F \\ \dot{y}_3 = \ell_3 F - \ell_4 y \\ \dot{x}_4 = k_1 E - k_2 x - k_3 y \\ \dot{y}_4 = (\ell_3 - \ell_4)y \\ \dot{x}_5 = k_1 E - k_2 x - k_3 \lambda xy \\ \dot{y}_5 = \ell_3 \lambda xy - \ell_4 y \\ \dot{x}_6 = k_1 E - k_2 x - k_3 F \\ \dot{y}_6 = \ell_3 F - \ell_4 y . \end{array} \right.$$

3.2 ESTUDIO DETALLADO DEL MODELO GENERALIZADO.

Como ya dijimos en el Capítulo 2, nos restringiremos a considerar únicamente $x \geq 0$ y $y \geq 0$. Entonces el primer cuadrante del plano (x,y) quedará dividido en regiones, y cada una de ellas admitirá solo determinados pares ordenados (x,y) . En lo sucesivo nos referiremos a cada par ordenado (x,y) como a un estado del sistema.

La pertenencia o no de un estado del sistema, o sea (x,y) a una región \mathcal{K}_i , $i=1,2,\dots,6$ se infiere de la veracidad o no de la conjunción de cuatro predicados A_1, A_2, A_3 y A_4 (o de su negación):

$$(3.4) \quad \left\{ \begin{array}{l} A_1 \equiv (x < E) \\ A_2 \equiv (y < F) \\ A_3 \equiv (y < \lambda xy) \equiv (\frac{1}{\lambda} < x) \\ A_4 \equiv (\lambda xy < F) . \end{array} \right.$$

Para las regiones $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \dots, \mathcal{K}_6$ se cumplen las siguientes conjunciones de los predicados señalados en (3.4)

$$(3.5) \quad \left\{ \begin{array}{l} A_1 \wedge A_2 \wedge A_3 \equiv 1 \\ A_1 \wedge \bar{A}_3 \wedge A_4 \equiv 1 \\ A_1 \wedge \bar{A}_2 \wedge \bar{A}_4 \equiv 1 \\ \bar{A}_1 \wedge A_2 \wedge A_3 \equiv 1 \\ \bar{A}_1 \wedge \bar{A}_3 \wedge A_4 \equiv 1 \\ \bar{A}_1 \wedge \bar{A}_2 \wedge \bar{A}_4 \equiv 1 . \end{array} \right.$$

Donde el valor 1 corresponde a la veracidad de la proposición y 0 a su falsedad.

La conjunción $A_1 \wedge A_3$ para \mathcal{H}_1 conlleva a que

$$(3.5a) \quad \frac{1}{\lambda} < x < E \Rightarrow \lambda E > 1 \Rightarrow E > \frac{1}{\lambda}$$

La conjunción \bar{A}_1 y \bar{A}_3 para \mathcal{H}_5 significa que:

$$(3.5b) \quad \frac{1}{\lambda} > x > E \Rightarrow \lambda E < 1 \Rightarrow E < \frac{1}{\lambda}$$

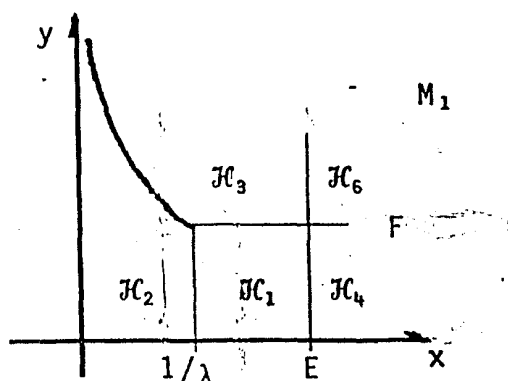
Dado que λ y E son constantes, entonces es evidente de (3.5a) que las regiones \mathcal{H}_1 y \mathcal{H}_5 en el modelo (3.2) no pueden aparecer simultáneamente. Esto significa que una vez especificados los valores numéricos de los parámetros el modelo puede ser de uno de los dos tipos siguientes:

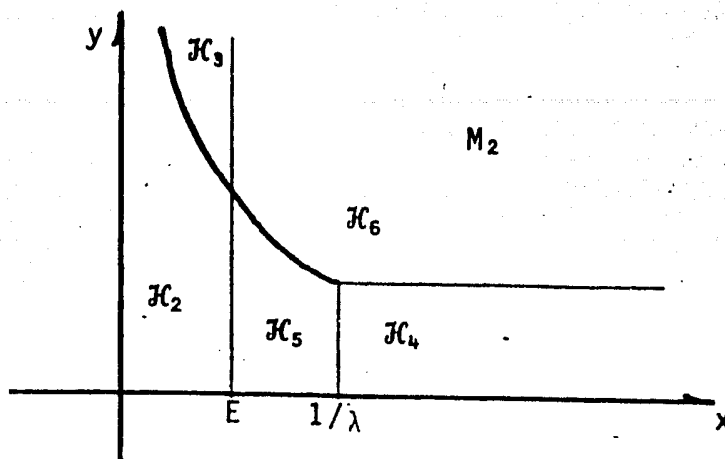
TIPO M_1 , donde se cumple la relación (3.5a). Aquí aparecerá la región \mathcal{H}_1 pero estará ausente la región \mathcal{H}_5 .

TIPO M_2 , donde se cumple la relación (3.5b). En este caso se tendrá la región \mathcal{H}_5 pero no aparecerá la región \mathcal{H}_1 .

Ambos tipos de modelos poseen 5 de las 6 regiones posibles.

El caso $\lambda E = 1$ de hecho no aparece en los modelos (forma por así decirlo un conjunto de medida cero) pues ambas regiones \mathcal{H}_1 y \mathcal{H}_5 degeneran en una sola línea, frontera entre las regiones \mathcal{H}_2 y \mathcal{H}_4 . Por lo tanto aquí y en lo sucesivo las desigualdades $\lambda E > 1$ y $\lambda E < 1$ serán estrictas. Esto puede ilustrarse en las siguientes figuras:





Observemos que la región \mathcal{H}_2 corresponde al modelo de Volterra - de acuerdo con la descripción

$$\mathcal{H}_2: P_1 = x, P_3 = \lambda xy ; \quad \begin{cases} \dot{x}_2 = (k_1 - k_2)x - k_3 \lambda xy \\ \dot{y}_2 = l_3 \lambda xy - l_4 y \end{cases}$$

que junto con las demás regiones, aparecen en (3.3).

Es por esto que se afirmaba que el modelo (3.2):

$$\begin{cases} \dot{x} = k_1 P_1 - k_2 P_2 - k_3 P_3 \\ \dot{y} = l_3 P_3 - l_4 P_4 \end{cases}$$

donde

$$\begin{cases} P_1 = \min \{ x, E \} \\ P_2 = x \\ P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \} \\ P_4 = y \\ k_1, k_2, k_3, l_3, l_4, \lambda \text{ constantes y } E \text{ y } F \text{ factores exteriores} \end{cases}$$

es una ampliación o generalización del modelo (3.1) de Volterra:

$$(3.1) \quad \begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \eta xy \\ \dot{y} = \mu xy - \beta y \end{cases} \quad (\alpha = a - b)$$

parte de cuyo estudio lo realizamos en detalle (lo que ocurría en I) del Capítulo 2.

PUNTOS DE EQUILIBRIO

Las regiones $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \mathcal{K}_4, \mathcal{K}_5$ tienen por una de sus fronteras a segmentos de los ejes de coordenadas. De los sistemas de ecuaciones para las distintas regiones que aparecen en (3.3) obtenemos directamente que para $x = 0$ en la región \mathcal{K}_2 y para $y = 0$ en las regiones $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \mathcal{K}_4, \mathcal{K}_5$ se tiene que la derivada de la coordenada respectiva es igual a cero. Por lo tanto las trayectorias del sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = k_1 P_1 - k_2 P_2 - k_3 P_3 \\ \dot{y} = \ell_3 P_3 - \ell_4 P_4 \end{cases},$$

(donde P_1, P_2, P_3, P_4 están dados como ya sabemos por (3.2)) con puntos en el primer cuadrante ($x \geq 0, y \geq 0$) y solo tales trayectorias nos interesan, nunca abandonan el primer cuadrante.

Las regiones $\mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_5, \mathcal{K}_6$, tienen puntos de equilibrio que no están en los ejes coordenados. Las coordenadas de tales puntos pueden obtenerse para cada región haciendo $\dot{x}_i = 0, \dot{y}_i = 0$, para $i = 2, 3, 5, 6$ (el índice señala la región) es decir

$$\mathcal{K}_2 : \begin{cases} \dot{x}_2 = (k_1 - k_2)x - k_3 \lambda x_2 y_2 = 0 \\ \dot{y}_2 = \ell_3 \lambda x_2 y_2 - \ell_4 y_2 = 0 \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_3 : \begin{cases} \dot{x}_3 = (k_1 - k_2)x_3 - k_3 F = 0 \\ \dot{y}_3 = \ell_3 F - \ell_4 y_3 = 0 \end{cases}$$

$$\mathcal{H}_5: \begin{cases} \dot{x}_5 = k_1 E - k_2 x_5 - k_3 \lambda x_5 y_5 \\ \dot{y}_5 = l_3 \lambda x_5 y_5 - l_4 y_5 \end{cases}$$

$$\mathcal{H}_6: \begin{cases} \dot{x}_6 = k_1 E - k_2 x_6 - k_3 F = 0 \\ \dot{y}_6 = l_3 F - l_4 y_6 = 0 \end{cases}$$

resolviendo obtenemos para cada región los siguientes puntos de equilibrio:

$$(3.6) \quad \left\{ \begin{array}{l} \mathcal{H}_2 : x_{20} = \frac{l_4}{\lambda l_3}, \quad y_{20} = \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3} \\ \mathcal{H}_3 : x_{30} = \frac{k_3 F}{k_1 - k_2}, \quad y_{30} = \frac{k_3 F}{l_4} \\ \mathcal{H}_5 : x_{50} = \frac{l_4}{\lambda l_3}, \quad y_{50} = \frac{k_1 E \lambda k_3 - k_2 l_4}{\lambda k_3 l_4} \\ \mathcal{H}_6 : x_{60} = \frac{k_1 E - k_3 F}{k_2}, \quad y_{60} = \frac{l_3 F}{l_4} \end{array} \right.$$

Cada uno de estos puntos puede pertenecer o no a su región. Esto depende de los valores de los parámetros del sistema (3.2).

CLASIFICACION DE TRAYECTORIAS

En el modelo (3.2) se tienen 8 parámetros numéricos que representaremos a través del vector $A = \{k_1, k_2, k_3, l_3, l_4, \lambda, E, F\}$. En el espacio de tales parámetros se tendrá que A es un vector de componentes positivas y esto lo podemos denotar como $A \geq 0$. En términos de las componentes de A , las trayectorias toman diversas formas.

Queda aún sin resolver, el problema de la clasificación de los tipos de trayectorias de los modelos lo cual resulta fundamental desde el punto de vista de las posibles aplicaciones.

Aquí será dada una clasificación [4] que al parecer del autor - Polyetayev es la más natural. Es evidente que la clasificación mencionada puede realizarse de maneras distintas según diferentes criterios.

Como base de la clasificación dada en [4] se postulan los criterios o predicados siguientes:

1) La presencia de trayectorias que intersecten la frontera entre las regiones vecinas se denotará mediante el predicado B_ℓ . En caso de que $B_\ell \equiv 1$ se tendrá presencia y si $\bar{B}_\ell \equiv 1$, entonces habrá ausencia de trayectoria que intersecte la frontera entre las regiones vecinas \mathcal{K}_t y \mathcal{K}_j donde $t, j = 1, 2, \dots, 6$. Entonces $B_\ell \equiv B_{\mathcal{K}_t \mathcal{K}_j}$ indicará la existencia o no, de una trayectoria que intersecte las regiones vecinas \mathcal{K}_t y \mathcal{K}_j en la dirección de la primera a la segunda. Es evidente que ante la existencia de seis fronteras tendremos un total de 12 -- predicados B_ℓ , es decir, $\ell = 1, 2, 3, \dots, 12$.

2) Mediante los valores del predicado Ω_k , investigaremos la pertenencia de los puntos (x_{k_0}, y_{k_0}) a las regiones $\mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_5$ y \mathcal{K}_6 . Si el punto (x_{k_0}, y_{k_0}) pertenece a una región entonces $\Omega_k \equiv 1$, si pertenece en cambio a una región vecina entonces $\bar{\Omega}_k \equiv 1$; de este modo, habrá tres criterios para los modelos del tipo M_1 pues estos sólo pueden tener a las regiones $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_4, \mathcal{K}_6$ de las cuales solo $\mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_6$ generan puntos de equilibrio que pueden pertenecer o no, a las mismas. Además tendremos cuatro criterios para los modelos del tipo M_2 que involucran a las regiones $\mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_5, \mathcal{K}_6$ que generan puntos de equilibrio que pueden pertenecer o no a las mismas.

Cada uno de los predicados B_ℓ y Ω_k se escriben en forma de desigualdad, respecto de los parámetros del modelo.

Construyamos las clases de modelos:

$$M_s = \{M_{ks}\} \quad k, s \in \{1, 2, \dots, N\}$$

de modo tal que para todos los modelos pertenecientes a una clase se cumplan invariablemente unos mismos predicados $\{B_{\Omega}, \Omega_k\}$. Los modelos M_{kS} que pertenecen a una misma clase M_S se diferencian unos de otros en los valores de las componentes del Vector A, no obstante que los modelos de una misma clase tienen por vectores A, a aquellos cuyos valores pertenecen a cierta región común del espacio de parámetros $\{A\}_S \in R_+^n$.

Finalmente, si los predicados B_{Ω} y Ω_k fueran mutuamente independientes, entonces el número N de clases de modelos se pueden calcular fácilmente y serían $N = 2^v$, donde v es el número de predicados. En particular $v_1 = 15$ para los modelos del tipo M_1 y $v_2 = 16$ para los del tipo M_2 . Pero como realmente los predicados no son independientes, entonces el cálculo del número de clases de modelos se complica.

Las desigualdades correspondientes a los predicados B_{Ω} quedan determinadas por el signo del producto escalar N_{12} de la normal a la frontera entre las regiones \mathcal{K}_1 y \mathcal{K}_2 (tomando en cuenta la dirección de la normal de \mathcal{K}_1 a \mathcal{K}_2) y el vector tangente T a la trayectoria en el punto de intersección de las fronteras: $B_{\mathcal{K}_1 \mathcal{K}_2} \equiv \langle T \cdot N_{12} \rangle$.

Los predicados Ω_k corresponden a grupos de desigualdades, que se obtienen de las condiciones de ubicación del punto de equilibrio (x_{k0}, y_{k0}) en las fronteras de las regiones \mathcal{K}_k .

Al escribir todos los predicados en forma explícita (en forma de desigualdades respecto de las componentes del vector A) muchas de las desigualdades se repiten en las expresiones de los diferentes predicados. Debido a esto introduciremos el conjunto auxiliar de predicados $\{C_r\}$ para los tipo M_1 , y $\{D_r\}$ para los M_2 , a través de los cuales se

puede expresar lo que nos interesa de las propiedades de las clases de modelos, o sea, de los predicados B_l y Ω_k . A continuación enumeraremos los C_r y D_r :

Modelos tipo M_1 ; bloque auxiliar $\{C_r\}$:

(3.7)

$$\left\{ \begin{array}{l} C_0 \equiv (\lambda E > 1) ; \\ C_1 \equiv (k_1 > k_2) ; \\ C_2 \equiv (k_1 > k_2 + k_3 \ F/E) ; \\ C_3 \equiv (k_1 > k_2 + k_3 \ \lambda F) ; \\ C_4 \equiv (k_1 > k_2 + k_3 \ \lambda F b_3/b_4) ; \\ C_5 \equiv (k_1 + l_3 > k_2 + l_4 + \lambda k_3 F) ; \\ C_6 \equiv (l_3 > l_4) . \end{array} \right.$$

Modelos tipo M_1 ; predicados básicos (B_l, Ω_k):

$$B_{23} \equiv C_5$$

$$B_{13} \equiv C_6$$

$$B_{12} \equiv \bar{C}_3$$

$$B_{14} \equiv C_1$$

$$B_{36} \equiv C_2$$

$$B_{46} \equiv C_6$$

$$B_{32} \equiv 1$$

$$B_{31} \equiv \bar{C}_6$$

$$B_{21} \equiv C_1$$

$$B_{41} \equiv \bar{C}_2$$

$$B_{63} \equiv \bar{C}_2$$

$$B_{64} \equiv \bar{C}_6$$

$$\Omega_2 \equiv C_1 \wedge \bar{C}_4 \wedge \bar{C}_6,$$

$$\Omega_3 \equiv C_1 \wedge C_3 \wedge C_4,$$

$$\Omega_6 \equiv C_2 \wedge C_6.$$

Modelos tipo M_2 ; bloque auxiliar de predicados $\{D_r\}$:

$$(3.8) \quad \left\{ \begin{array}{l} D_0 \equiv (\lambda E < 1) \\ D_1 \equiv (k_1 > k_2) \\ D_2 \equiv (k_1 > k_2 + k_3 F/E) \\ D_3 \equiv (k_1 > k_2 / \lambda E) \\ D_4 \equiv (k_1 > k_2 + k_3 \lambda F + \ell_3 / \ell_4) \\ D_5 \equiv (k_1 > k_2 / \lambda E + k_3 F/E) \\ D_6 \equiv (k_1 > k_2 \ell_4 / \lambda E \ell_3) \\ D_7 \equiv (k_1 > k_3 F(1 + \lambda \ell_3) / E) \\ D_8 \equiv (k_1 + \lambda E \ell_3 > k_2 + \ell_4 + k_3 F/E) \\ D_9 \equiv (k_1 \lambda E + \ell_3 > k_2 + \ell_4 + k_3 \lambda F) \\ D_{10} \equiv (\ell_3 > \ell_4) \\ D_{11} \equiv (\ell_3 > \ell_4 / \lambda E) \\ D_{12} \equiv (k_1 > k_2 \ell_4 / \lambda E \ell_3 + k_3 F/E) \end{array} \right.$$

Modelos tipo M_2 ; predicados básicos (B_{Ω}, Ω_k)

$$(3.9) \quad \left\{ \begin{array}{ll} B_{23} \equiv D_8, & B_{32} \equiv 1 \quad (\text{siempre se cumple}) \\ B_{56} \equiv D_8 \vee D_9, & B_{65} \equiv \bar{D}_8 \vee \bar{D}_9 \\ B_{36} \equiv D_2, & B_{63} \equiv \bar{D}_2 \\ B_{46} \equiv D_{10}, & B_{64} \equiv \bar{D}_{10} \\ B_{25} \equiv D_1, & B_{52} \equiv \bar{D}_2 \\ B_{45} \equiv \bar{D}_5, & B_{54} \equiv D_3 \\ \\ \Omega_2 \equiv D_1 \wedge \bar{D}_4 \wedge D_{11}, & \Omega_5 \equiv D_6 \wedge \bar{D}_7 \wedge D_{10} \wedge \bar{D}_{11} \\ \Omega_3 \equiv D_1 \wedge D_2 \wedge \bar{D}_4, & \Omega_6 \equiv D_2 \wedge D_{10} \end{array} \right.$$

Los modelos tipo M_2 resultan ser más polifacéticos respecto -- del número de criterios auxiliares (12 criterios D_r) que los modelos tipo M_1 (6 criterios C_r). Más adelante, comprobaremos que M_2 es también más numeroso en cuanto a la cantidad de clases de modelos.

Mostraremos en un ejemplo el método para la definición de las -- desigualdades (3.7) y (3.8), que corresponden a los predicados C_r , -- D_r , (B_l, Ω_k) . Establezcamos las condiciones de existencia de la tra-- yectoria que pasa la frontera de la región \mathcal{K}_2 rumbo a la región \mathcal{K}_3 . Para M_2 : $B_{23} \equiv D_8$; (3.9), (3.8).

Para la región \mathcal{K}_2 se cumplen los predicados que aparecen en -- (3.5) $A_1 \wedge \bar{A}_3 \wedge A_4$ y para \mathcal{K}_3 : $A_1 \wedge \bar{A}_2 \wedge \bar{A}_4$. Para la frontera de las re-- giones (los predicados A_4, \bar{A}_4) resulta ser la curva dada por $\lambda xy = F$. La normal a esta frontera (dirigida de \mathcal{K}_2 a \mathcal{K}_3) queda dada por el -- vector no normalizado

$$N_{23} = (F, \lambda x^2) .$$

La tangente a la trayectoria del modelo en \mathcal{K}_2 queda dada por el vec-- tor $T_2 = (\dot{x}_2, \dot{y}_2)$, el cual debido a la condición $\lambda xy = F$ (en el punto de intersección de la frontera) es igual al vector tangente en \mathcal{K}_3 , -- esto es, $T_3 = (\dot{x}_3, \dot{y}_3) = T_2 = T$. Entonces la condición impuesta a la -- trayectoria de \mathcal{K}_2 a \mathcal{K}_3 se escribe como $\langle N_{23}, T \rangle > 0$. Transcribiendo las expresiones correspondientes obtenemos:

$$(a) \quad \langle N_{23}, T \rangle = (a_1 - a_2 - b_4)x + \lambda b_3 x^2 - a_3 F > 0$$

que deberá cumplirse bajo la hipótesis de que

$$0 < x \leq \min \left\{ \frac{1}{\lambda}, E \right\} ;$$

esta es la condición para que x pertenezca a las regiones \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_3 , - precisamente en su frontera.

De la forma en que está dada la condición (a): $\langle N_{23}, T \rangle > 0$, podemos concluir que la parte izquierda de la desigualdad es monótona creciente al crecer x . Por lo tanto para que exista al menos una trayectoria de \mathcal{K}_2 a \mathcal{K}_3 , se necesita tomar en (a) el valor máximo de x , que para M_1 es igual a $1/\lambda$ y para M_2 es E .

Haciendo en (a) $x = \frac{1}{\lambda}$ obtenemos para los modelos tipo M_1 :

$$B_{23} = \langle N_{23}, T \rangle = \frac{(k_1 - k_2 - \ell_4)}{\lambda} + \frac{\ell_3}{\lambda} - a_3 F > 0$$

o sea

$$B_{23} \equiv (k_1 + \ell_3 > k_2 + \ell_4 + \lambda k_3 F) \stackrel{(3.7)}{\equiv} C_5$$

y haciendo en (a) $x = E$ obtenemos B_{23} para los modelos tipo M_2 en la forma

$$B_{23} \equiv (k_1 + \lambda E \ell_3 > k_2 + \ell_4 + k_3 F/E) \stackrel{(3.8)}{\equiv} D_8$$

Estas serían pues las condiciones que se impondrían a las trayectorias que van de la región \mathcal{K}_2 a la \mathcal{K}_3 .

La condición Ω_2 , por ejemplo se obtiene para los modelos tipo M_1 , si consideramos que el punto de equilibrio (x_{20}, y_{20}) de (3.6) se encuentra a la izquierda de la frontera derecha de la región \mathcal{K}_2 , o sea:

$$(x_{20} < \frac{1}{\lambda}) \equiv (\ell_3 > \ell_4) \equiv C_6$$

arriba del eje horizontal, es decir:

$$(y_{20} > 0) \equiv (k_1 > k_2) \equiv C_1$$

y abajo de la frontera $\lambda xy = F$:

$$(y_{20} < F/\lambda x) \equiv (k_1 < k_2 + k_3 \lambda F \ell_3 / \ell_4) \equiv \bar{C}_4$$

finalmente tendremos que $\Omega_2 = C_1 \wedge \bar{C}_4 \wedge C_6$.

Los predicados restantes se obtienen en forma análoga.

EJEMPLOS ESPECIFICOS

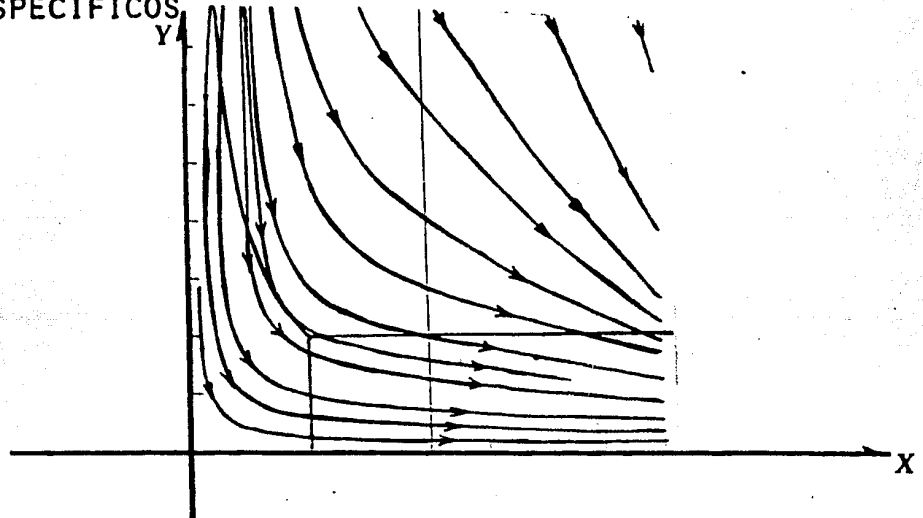


Fig. 3.4 Ejemplo 1. Trayectoria del modelo tipo M_1 para $k_1 = 3$, $k_2 = 1$, $k_3 = 1$, $\ell_3 = 1$, $\ell_4 = 1.5$, $\lambda = 0.1$, $E = 20$, $F = 10$.

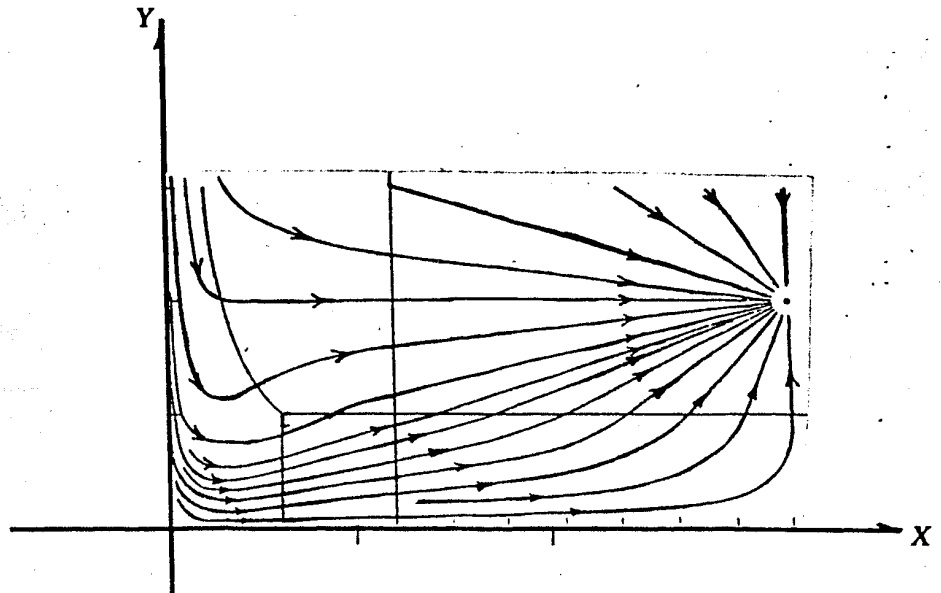


Fig. 3.5 Ejemplo 2. Trayectorias de modelos tipo M_1 , para $k_1 = 3$, $k_2 = 1$, $k_3 = 0.5$, $\ell_3 = 2$, $\ell_4 = 1$, $\lambda = 0.1$, $E = 20$, $F = 10$.

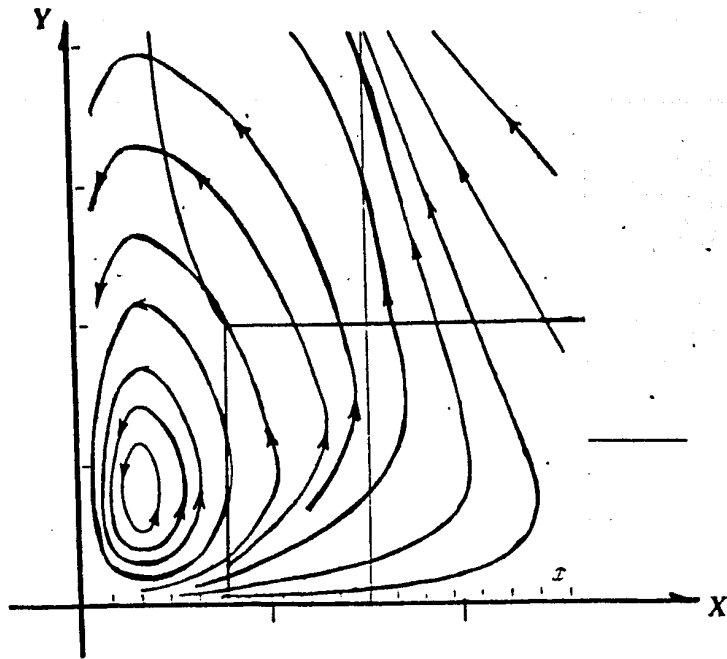


Fig. 3.6 Ejemplo 3. Trayectorias de modelos tipo M_1 para $k_1 = 2$, $k_2 = 1$, $k_3 = 1.2$, $l_4 = 0.8$, $\lambda = 2$, $E = 1$, $F = 10$.

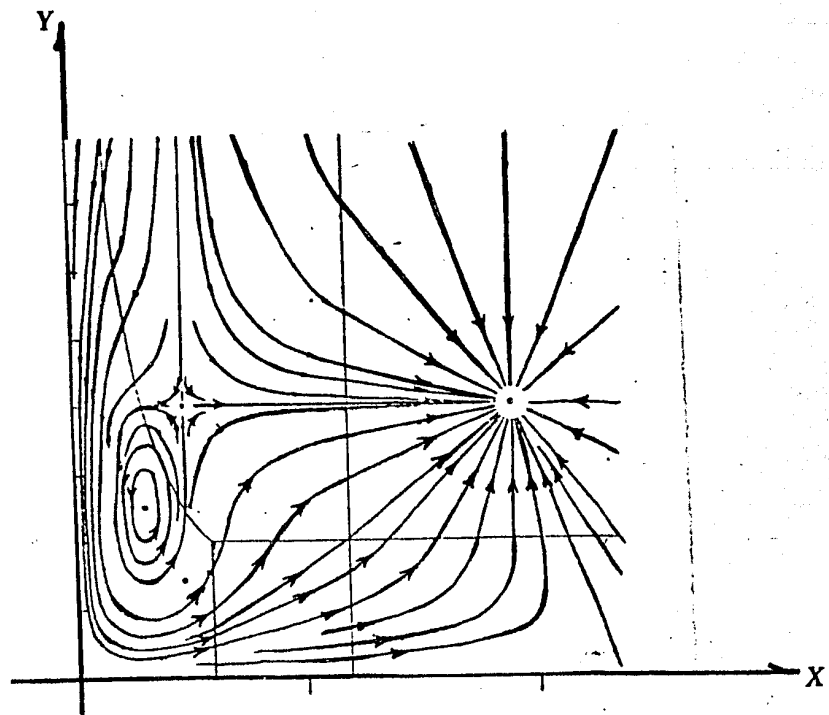


Fig. 3.7 Ejemplo 4. Trayectorias de modelos tipo M_1 para $k_1 = 2$, $k_2 = 1$, $k_3 = 0.8$, $l_3 = 2$, $l_4 = 1$, $\lambda = 0.1$, $E = 20$, $F = 10$.

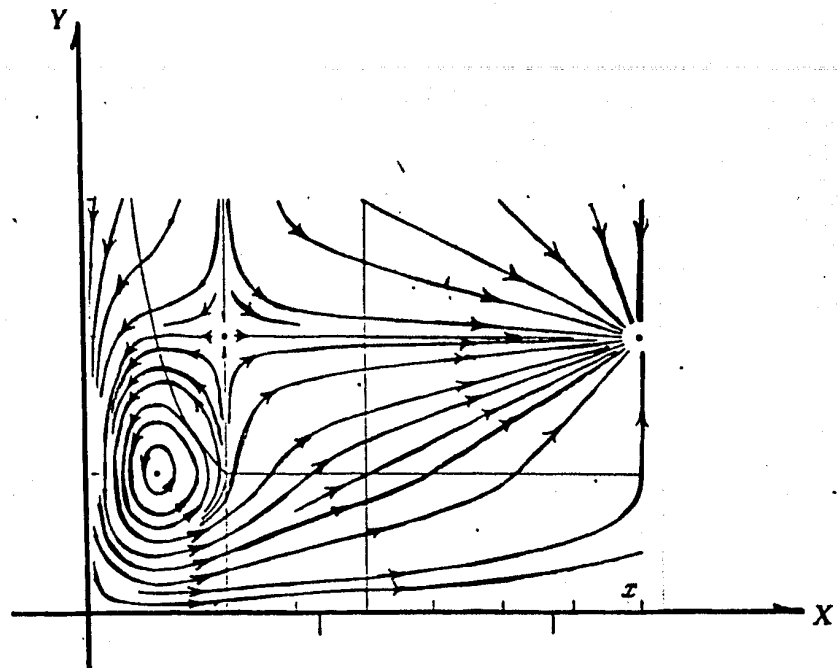


Fig. 3.8 Ejemplo 5. Trayectorias de modelos tipo M_1 , para $k_1 = 3$, $k_2 = 1$, $k_3 = 2$, $l_3 = 2$, $l_4 = 1$, $\lambda = 0.1$, $E = 20$, $F = 10$.

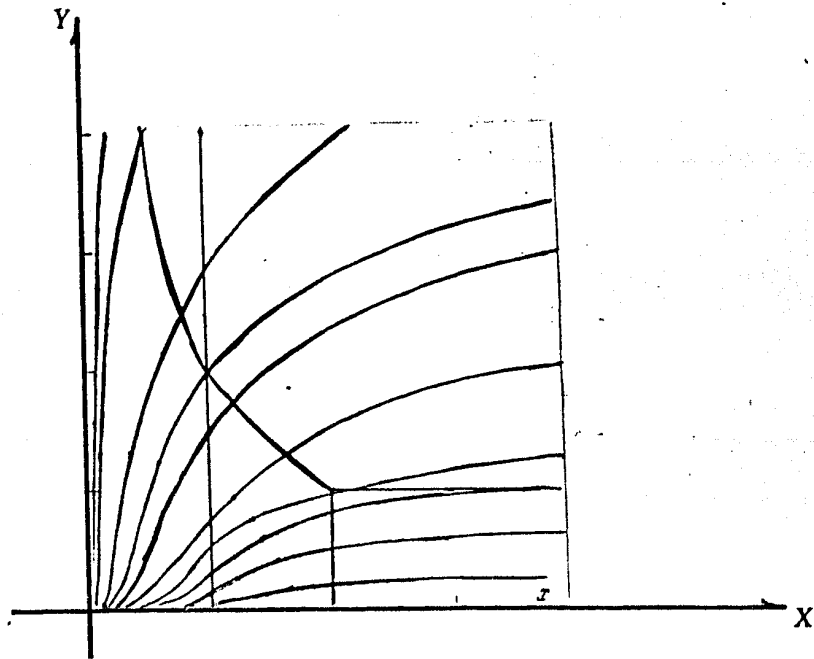


Fig. 3.9 Ejemplo 6. Trayectorias de modelos tipo M_2 , $k_1 = 1.5$, $k_2 = 2$, $k_3 = 2.5$, $l_3 = 2$, $l_4 = 3$, $\lambda = 0.05$, $E = 10$, $F = 10$.

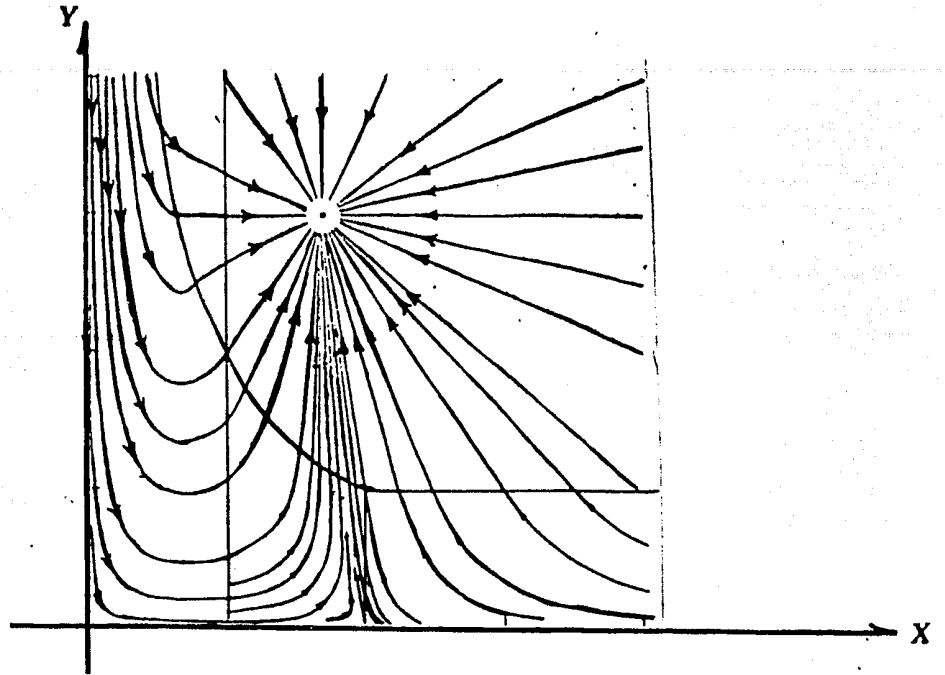


Fig. 3.10 Ejemplo 7. Trayectorias de modelos tipo M_2 para $k_1 = 2$, $k_2 = 1$, $k_3 = 0.3$, $l_3 = 3$, $l_4 = 1$, $\lambda = 0.05$, $E = 10$, $F = 10$.

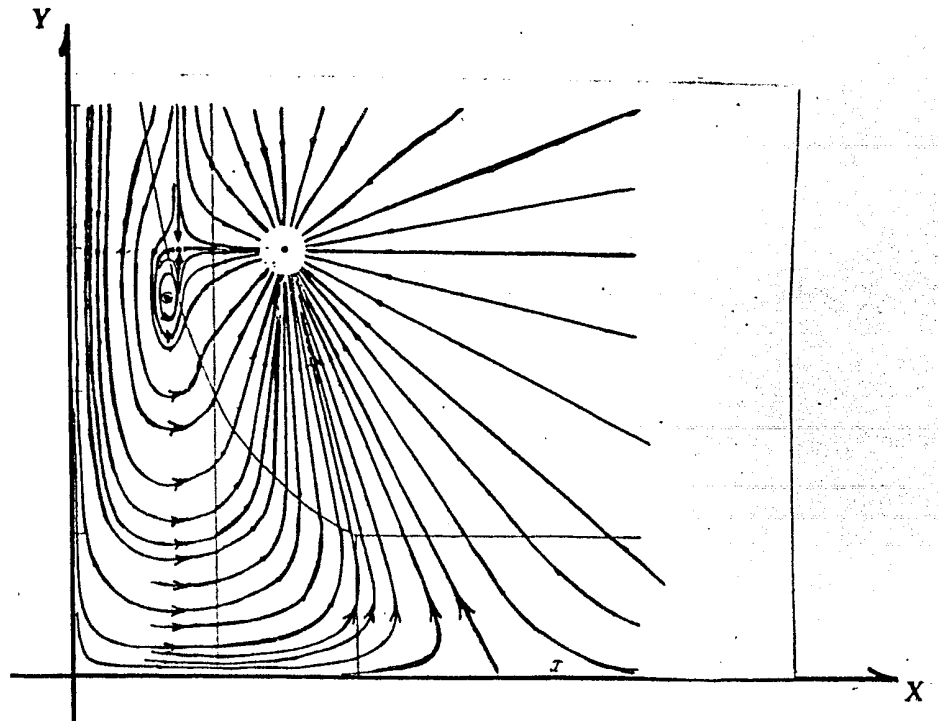


Fig. 3.11 Ejemplo 8. Trayectorias de modelo tipo M_2 para $k_1 = 3$, $k_2 = 1$, $k_3 = 1.5$, $l_3 = 3$, $E = 10$, $F = 10$.

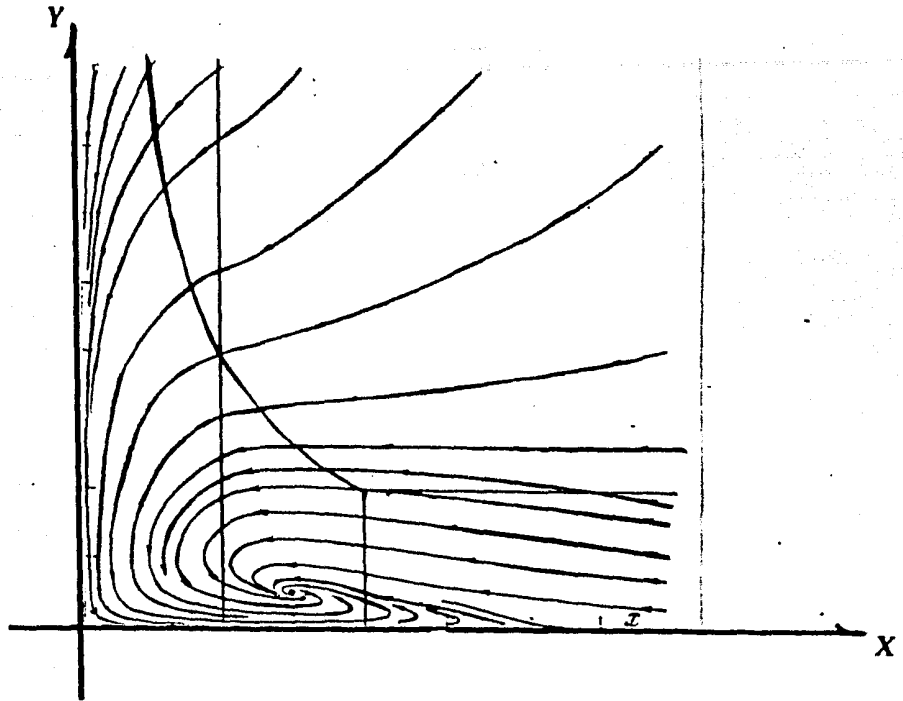


Fig. 3.12 Ejemplo 9. Trayectorias de modelos tipo M_2 para $k_1 = 1.5$, $k_2 = 0.5$, $k_3 = 4$, $\ell_3 = 2$, $\ell_4 = 1.5$, $\lambda = 0.05$, $E = 10$, $F = 10$.

DESCRIPCION DE LAS TRAYECTORIAS DE LOS EJEMPLOS ESPECIFICOS.

En las figuras 3.4-3.12 se ilustran trayectorias para ciertos modelos. Los valores de los parámetros se señalan en los encabezados de cada figura.

Los modelos cuyas trayectorias aparecen en las figuras 3.4-3.8 pertenecen al tipo M_1 . La biocenosis representada por el modelo de la figura 3.4 es de "extinción" el número de depredadores disminuye con el tiempo. No existen puntos estables que no pertenezcan a los ejes coordenados (distribuidos fuera de "sus" regiones).

Las figuras 3.5-3.9 representan modelos de biocenosis de "no extinción". En la figura 3.5 se tiene un punto (solución) estable en la región \mathcal{K}_6 , al cual se aproximan asintóticamente todas las trayectorias; en este modelo los ciclos no aparecen. Por el contra

rio, en la figura 3.6 todas las trayectorias son cíclicas, en la región \mathcal{K}_2 se tiene un punto de equilibrio y ciclos tipo Volterra, una parte de los cuales son interrumpidos por las fronteras de \mathcal{K}_2 , no obstante que se cierran dichos ciclos fuera de esta región, de nuevo entran a la misma región \mathcal{K}_2 (no forzosamente conectando con la misma curva!).

En las figuras 3.7, 3.8 se presentan las trayectorias de dos diferentes modelos de una misma clase. En ambas se tienen tres puntos de equilibrio y coinciden las direcciones de las trayectorias al intersectar las fronteras. Sin embargo, las formas de las trayectorias y la disposición de los puntos de equilibrio son diferentes. En particular, se cierran diferente los ciclos de Volterra fuera de la región \mathcal{K}_2 ; mientras que en la figura 3.7 las trayectorias de ciclos de Volterra, interrumpidas por las fronteras y continuadas por trayectorias de \mathcal{K}_3 , llegan de nuevo a \mathcal{K}_2 a conectarse con la misma trayectoria, en la figura 3.8 esto no ocurre y dichas trayectorias llegan a conectarse con otro ciclo exterior respecto del original. De este modelo las trayectorias de la figura 3.8 forman espirales que se desenvuelven con un número finito de vueltas y terminan con una rama que tiende al punto de equilibrio estable en la región \mathcal{K}_6 .

Son posibles algunos modelos con trayectorias que forman espirales envolventes con infinitas vueltas, que tienden al ciclo de Volterra desde el exterior y son tangentes a las fronteras de la región \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_3 . Este ciclo resulta ser estable dentro de la región \mathcal{K}_2 y asíntoticamente estables para las trayectorias que salen de los límites de la región \mathcal{K}_2 . Bajo estas condiciones los ciclos que pertenecen totalmente a \mathcal{K}_2 permanecen como ciclos de Volterra.

Los modelos cuyas trayectorias aparecen en las figuras 3.9-3.12 pertenecen al tipo M_2 . La biocenosis representada por el modelo de la figura 3.9 es de "extinción" para las dos poblaciones. Las figuras 3.10-3.12, representan biocenosis de "no extinción". En la figura 3.11 aparecen tres puntos de equilibrio en \mathcal{K}_2 , \mathcal{K}_3 , \mathcal{K}_6 . En la figura 3.10 aparece uno solo en la región \mathcal{K}_6 . Además, en esta misma figura 3.10 todos los "ciclos de Volterra" son no cerrados y todas las trayectorias salen a un punto estable. En la figura 3.11 parte de los ciclos se cierran en el interior de \mathcal{K}_2 , o bien en \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_3 . El modelo representado en la figura 3.12, tiene un único punto estable en \mathcal{K}_5 . Observemos como la existencia de puntos de equilibrio en \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_5 en los modelos tipo M_2 es alternativa. En otras palabras, la existencia de puntos de equilibrio en ambas regiones a la vez es imposible, lo cual es consecuencia del tipo de condiciones de existencia para este tipo de puntos: Ω_2 y Ω_5 de (3.9).

Las trayectorias de la figura 3.12 tienden a un punto de equilibrio con espirales envolventes (oscilaciones amortiguadas).

Las ilustraciones de las figuras 3.4-3.12, no agotan todas las posibles clases de modelos. El conjunto de clases de modelos como se desprende de las estimaciones de su número hechas arriba es muy grande, incluso para el modelo primitivo que se analizó.

3.3 ALGUNAS CONSIDERACIONES ADICIONALES.

La generalización del modelo de Volterra dada en (3.2) puede ser modificada de tal modo que podamos escribirla como:

(3.10)

$$\begin{cases} \dot{x} = \beta_{x_1} P_1 - \beta_{x_2} P_2 - \beta_{x_3} P_3 \\ \dot{y} = \beta_{y_3} P_3 - \beta_{y_4} P_4 \end{cases}$$

donde las "betas" β_{x_i} son coeficientes positivos y cada P_j , como ya hemos dicho desde el capítulo 2, son variables que caracterizan la intensidad de los distintos procesos que intervienen generando cambios en el número de pobladores y que las hemos definido como:

- P_1 : Representa la intensidad del proceso que genera el número de nacimientos en la población de presas.
- P_2 : Denota la intensidad del proceso que causa el número de muertes naturales en la población de presas.
- P_3 : Simboliza la intensidad del proceso que determina el número de presas devoradas por el depredador.
- P_4 : Señala la intensidad del proceso que provoca el número de muertes naturales en la población depredadora.

Consideraremos adicionalmente que los procesos mencionados, cuyo número podríamos aumentar, transcurren en promedio, respecto del tiempo, como ocurre el proceso de una reacción química. Cada proceso utiliza ciertas componentes de entrada y produce otras de salida. Bajo estas condiciones, si la intensidad del j -ésimo proceso, es decir, P_j , es constante, entonces en promedio y por unidad de tiempo, dicho proceso utiliza y produce estrictamente determinada cantidad de cada componente. Además, en el transcurso del proceso intervienen pero no son consumidas (utilizadas) las componentes básicas (por ejemplo, la biomasa, el territorio, etc.) con un papel parecido al de los catalizadores en una reacción química. Las unidades de medida de las intensidades de los procesos dados por P_j pueden escogerse arbitrariamente.

te. Una vez escogidas las unidades de los P_j se fijan las constantes α_{ij} ($i \in \{1, 2, \dots, n\}$ el número de las componentes y $j \in \{1, 2, \dots, m\}$ el número del proceso) que expresan la cantidad de la componente i utilizada por el proceso j en una unidad de tiempo y correspondientemente también se fijan las constantes β_{ij} que entran en el sistema (3.10). Entonces ante la existencia al tiempo t de flujos de las componentes de entrada (o de las componentes básicas) en cantidades ω_{ij} , cada una de las cuales aseguraría una intensidad P_j de dimensión $\frac{\omega_{ij}}{\alpha_{ij}}$ unidades. Bajo la condición adicional de que el resto de las componentes de entrada y básicas aseguran una intensidad no menor, entonces, según el principio de Liebig* la intensidad real P_j al tiempo t es igual a

$$(3.11) \quad P_j = \min_i \left\{ \frac{\omega_{ij}}{\alpha_{ij}} \right\}$$

Las magnitudes de los flujos y de las componentes básicas ω_{ij} son funciones del estado del sistema $(x(t), y(t))$. También las intensidades P_j son funciones del estado del sistema. Las expresiones $\frac{\omega_{ij}}{\alpha_{ij}}$ que entran bajo el signo de mínimo en (3.3) y que para un cierto estado del sistema $(x(t), y(t))$ alcanzan dicho mínimo, se llaman "factores limitantes" de los procesos de índice j en el momento t .

La ecuación (3.11) es la representación formal del principio de los factores limitantes de Liebig. Los sistemas cuyo comportamiento se rige por el principio de Liebig son conocidos como "L-sistemas" como habíamos mencionado ya en el capítulo anterior.

Es natural que a lo largo del tiempo y al variar x y y , es decir, al variar el estado del sistema (3.10) los factores limitantes pue-

* Véase nota al pie de la página 20.

den variar. El conjunto de estados del sistema $\{(x,y)\}$ tales que para todos los P_j no varían los factores limitantes (o sea que, para cada j el mínimo se alcanza para un mismo $i = i_j$) se llama *región del sistema**. A cada región e asociaremos los índices \mathcal{H}_k . En la frontera de dos regiones, al menos para uno de los procesos j se cambia un factor limitante. Esto significa en particular que en todo punto de la frontera de las regiones \mathcal{H}_1 y \mathcal{H}_2 los valores de las expresiones $(\frac{\omega_{ij}}{\alpha_{ij}})_{\mathcal{H}_1}$ y $(\frac{\omega_{2j}}{\alpha_{2j}})_{\mathcal{H}_2}$ bajo el signo de mínimo en (3.11) que a su vez son factores limitantes para j en las regiones \mathcal{H}_1 y \mathcal{H}_2 , resultan ser iguales. De esto se sigue que \dot{x} y \dot{y} en (3.10) no admiten discontinuidades en las fronteras entre regiones y las trayectorias del sistema, por lo tanto, no tienen discontinuidades. Las curvas integrales del sistema (3.10) al intersectar algunas de las fronteras de las regiones permanecen lisas.

Teniendo en cuenta todas las observaciones anteriores, reconsideremos el sistema

$$(3.10) \quad \begin{cases} \dot{x} = \beta_{x1}P_1 - \beta_{x2}P_2 - \beta_{x3}P_3 \\ \dot{y} = \beta_{y3}P_3 - \beta_{y4}P_4 \end{cases}$$

y hagamos las P_j iguales a:

* En las páginas 24 y 26 caracterizamos a las regiones desde el punto de vista geométrico.

$$(3.12) \quad \left\{ \begin{array}{l} P_1 = \min \left\{ \frac{x}{\alpha_{x1}}, \frac{E}{\alpha_E} \right\} \\ P_2 = \frac{x}{\alpha_{x2}} \\ P_3 = \min \left\{ \frac{y}{\alpha_{y1}}, \frac{\lambda xy}{\alpha_\lambda}, \frac{F}{\alpha_F} \right\} \\ P_4 = y/\alpha_y, \end{array} \right.$$

donde E y F son constantes positivas y α_{x1} , α_E , α_{x2} , α_{y1} , α_λ , α_F y α_y , constantes que permiten obtener las unidades de cada P_j .

Las igualdades expresadas en (3.12) como ya se ha visto significan lo siguiente:

1) La intensidad del proceso de nacimiento de presas P_1 , queda limitada por la biomasa x de los individuos de la especie, o bien mediante cierta magnitud E que puede darse como función del tiempo y la posición (estado) del sistema (en (3.12) se ha considerado constante). E es un factor externo respecto de la población y es necesario para el desarrollo de la misma (por ejemplo, la cantidad de alimento por unidad de tiempo, el flujo de luz para las plantas, etc.). El factor exterior también, no necesariamente es único. Pueden aparecer bajo el signo de mínimo varios factores. En (3.12) para P_1 solo hemos incluido un solo factor constante como el *minimun minimorum* del medio ecológico.

2) A la intensidad del proceso de nacimientos del depredador P_3 , puede asociársele como factor limitante el número de depredadores $y(t)$ de dicha población, o bien el alimento debido a las presas devoradas por los depredadores (cuya magnitud es proporcional al "número

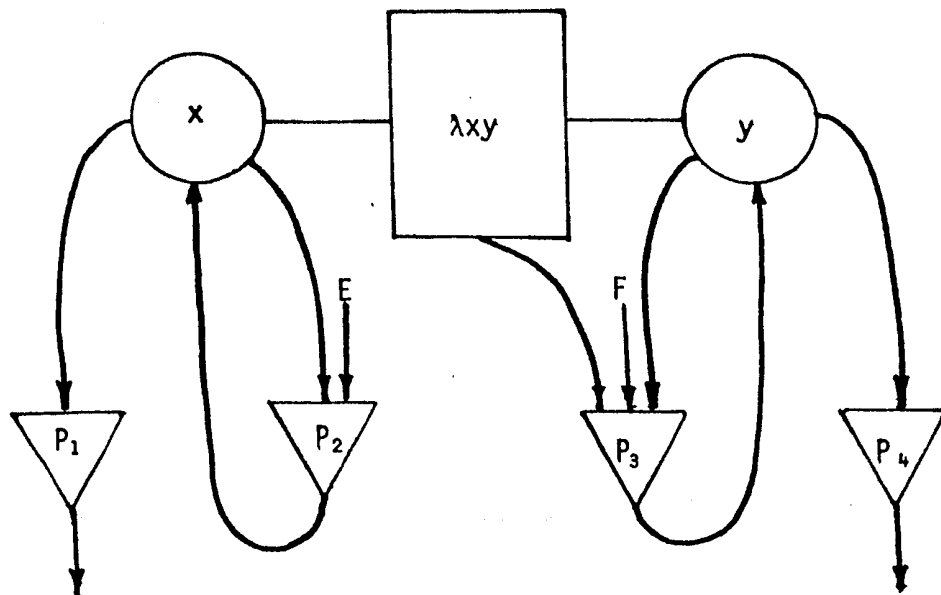
de contactos" entre el depredador y la presa $\lambda'xy$, como en el caso de Volterra), o bien queda limitado mediante algún otro factor exterior F (semejante a E de P_1).

3) Los procesos de muerte natural de las presas y de los depredadores que poseen intensidades P_2 y P_4 respectivamente, quedan determinados mediante el número de miembros de la población y por lo tanto el signo de mínimo puede omitirse.

Son posibles otras variantes para las expresiones de P_j , diferentes de las planteadas en (3.12). Tales expresiones deben quedar definidas por las hipótesis fundamentales que se piden al modelo. Por ejemplo, si consideramos a una cierta planta como la presa, y como factor limitante exterior aparece el flujo luminoso, entonces en P_1 el factor limitante E debería aparecer como $E_0 \cdot S$ donde E_0 es la luminosidad promedio y S la suma de la superficie de las plantas que absorben luz. En una primera aproximación puede proponerse $S = \sigma x^{2/3}$ donde x es la biomasa y σ una cierta constante.

Como complemento de (3.12) hay que dar además las constantes que definen las magnitudes de los flujos de salida de cada proceso por unidad de intensidad. Para P_1 , es el incremento de x por unidad de tiempo y por unidad de intensidad en una magnitud positiva β_{x1} ; para P_2 será el decremento de x (mortalidad) $-\beta_{x2} < 0$, para P_4 lo mismo respecto de y , esto es $(-\beta_{y4}) < 0$, y finalmente para P_3 tendremos dos flujos de salida: el incremento negativo de x , $(-\beta_{x3}) < 0$ y el incremento positivo de y , $\beta_{y3} > 0$. El valor de los flujos de salida es proporcional a la intensidad del proceso $\beta_{ij}P_j$.

Se puede resumir en el siguiente diagrama el funcionamiento del modelo.



Donde los círculos denotan las componentes reales ("recursos"), las flechas representan los flujos, los triángulos es donde se forman las funciones del estado del sistema, que potencialmente pueden llegar a ser factores limitantes.

El sistema de ecuaciones diferenciales (3.2) con la condición inicial (x_0, y_0) en el tiempo $t = 0$, tiene una única solución $(x(t), y(t))$. Para obtener una tal solución particular hay que substituir la condición inicial en las expresiones:

$$(3.12) \quad \left\{ \begin{array}{l} P_1 = \min \left\{ \frac{x}{\alpha_{x1}}, \frac{E}{\alpha_E} \right\} \\ P_2 = \frac{x}{\alpha_{x2}} \\ P_3 = \min \left\{ \frac{y}{\alpha_{y1}}, \frac{\lambda'xy}{\alpha_\lambda}, \frac{F}{\alpha_F} \right\} \\ P_4 = \frac{y}{\alpha_y} \end{array} \right.$$

Después, los resultados de los P_i se sustituyen en el sistema original.

$$(3.10) \quad \begin{cases} \dot{x} = \beta_{x1} P_1 - \beta_{x2} P_2 - \beta_{x3} P_3 \\ \dot{y} = \beta_{y3} P_3 - \beta_{y4} P_4, \end{cases}$$

De este modo, el sistema anterior se transforma en un sistema normal y autónomo de ecuaciones diferenciales, es decir en un sistema de -- ecuaciones diferenciales que no contiene explícitamente al tiempo en su parte derecha. La forma particular de dicho sistema dependerá de la región \mathcal{H}_k donde esté localizado el valor inicial (x_0, y_0) . El sistema normal de ecuaciones que se obtenga de esa manera, deberá ser -- integrado obteniéndose de ello que las trayectorias terminan (si la trayectoria intersecta la frontera de la región) en el punto de intersección $(x(t_1), y(t_1))$ con la frontera el cual lo señalamos mediante el instante t_1 . En t_1 , el punto (x_1, y_1) al menos para alguno de los procesos P_j cambia de factor limitante. Este nuevo factor limitante puede determinarse al substituir los valores $x(t_1 + \epsilon), y(t_1 + \epsilon)$, con $\epsilon < 0$ en las expresiones:

$$(3.12) \quad \begin{cases} P_1 = \min \left\{ \frac{x}{\alpha_{x1}}, \frac{E}{\alpha_E} \right\} \\ P_2 = \frac{x}{\alpha_{x2}} \\ P_3 = \min \left\{ \frac{y}{\alpha_{y1}}, \frac{xy}{\alpha_{\lambda}}, \frac{F}{\alpha_F} \right\} \\ P_4 = \frac{y}{\alpha_y} \end{cases}$$

Los nuevos valores de los P_j se substituyen de nuevo en el sistema original es decir en:

$$(3.10) \quad \begin{cases} \dot{x} = \beta_{x1}P_1 - \beta_{x2}P_2 - \beta_{x3}P_3 \\ \dot{y} = \beta_{y3}P_3 - \beta_{y4}P_4. \end{cases}$$

Así se obtendrá un nuevo sistema particular de ecuaciones diferenciales en la nueva región a la cual pasa ahora la trayectoria. -- Los valores (x_1, y_1) en $t = t_1$, sirven ahora de condiciones iniciales para la solución del nuevo sistema de ecuaciones diferenciales.

El método descrito para integrar el sistema de ecuaciones diferenciales dentro de una región con la repetición de cambio de valores de P_j en las fronteras de las regiones se continua hasta la obtención de la solución en cierto intervalo dado de tiempo $[0, T]$ con $0 \leq T < \infty$.

En virtud de que las unidades de medición de las magnitudes que entran en el sistema (3.10) y en las expresiones (3.12) se establecen a nuestro arbitrio, entonces las podemos escoger de modo que se simplifique la notación de nuestro modelo.

Las magnitudes x, y, E y F , en un caso particular podrían medirse en unidades $\alpha_{x1}, \alpha_{y1}, \alpha_E$ y α_F . Iguaemos ahora, $\frac{\lambda'xy}{\alpha\lambda}$ a λxy donde $\lambda = \frac{\lambda' \alpha_{x1} \alpha_{y1}}{\alpha\lambda}$, y denotemos $\beta_{x1} = k_1, \beta_{x3} = k_3, \beta_{y4} = \ell_4, \frac{\beta_{x2} \alpha_{x1}}{\alpha_{y2}} = k_2$, y, $\frac{\beta_{y3} \alpha_{y1}}{\alpha_{y2}} = k_3$. Entonces resulta claro que obtenemos el sistema -- (3.2) como un caso particular de (3.10).

Vale la pena a manera de conclusión el hacer algunas aclaraciones pertinentes respecto de la posible aplicación de los modelos matemáticos de la biocenosis del tipo analizado arriba, pero antes es pertinente hacer las siguientes aclaraciones respecto al surgimiento de los mismos.

En lo general, las descripciones de la biocenosis consisten normalmente en un listado de especies a menudo incompleta que sustenta una apreciación cuantitativa más o menos exacta de la importancia relativa de tales especies. De éstas descripciones no podemos obtener información respecto de las relaciones que unen a las distintas especies o de la dinámica de las poblaciones que forman el ecosistema -- (biocenosis).

Desde otro punto de vista, es posible identificar una serie de propiedades y características comunes a todos los ecosistemas de modo tal que podamos interpretarlos de una manera más cuantitativa. Podría suponerse por ejemplo, que los individuos que constituyen una determinada población pueden ser considerados como elementos equivalentes - indiferenciables entre sí del mismo modo que la Mecánica Estadística trata con los electrones, átomos y moléculas. De este modo, nos interesarían algunas propiedades promedio del conjunto de poblaciones -- que constituyen una comunidad, del mismo modo que cuando se estudia una mezcla de gases no nos preocupamos de localizar cada una de las moléculas presentes en un instante sino calcular las presiones parciales de cada gas en la mezcla. Fue ésta concepción sintética de -- los ecosistemas que se basa en analogías con la Física lo que permitió que se usaran los métodos matemáticos adecuados dentro de la teoría ecológica. Así, se han llegado a elaborar modelos como el que se

analiza en este trabajo, que están basados en el establecimiento de sistemas de ecuaciones diferenciales.

El establecimiento de tales analogías se fundamenta en un aparato teórico bastante complejo que se conoce como "Teoría General de Sistemas" (Bertalanffy, 1968). Según el autor de esta teoría, en el conjunto de fenómenos observables existen uniformidades estructurales que se manifiestan por rasgos isomórficos de orden en los diferentes niveles o reinos. Esto hace que existan, según dice el mismo autor, principios y leyes que se aplican a sistemas generalizados -- con independencia de su naturaleza particular, del tipo de elementos que los forman y de las relaciones o fuerzas existentes, entre dichos elementos. Un sistema según Bertalanffy, es un conjunto de partes que interactúan y que puede ser siempre descrito por un sistema de ecuaciones diferenciales, en las que la variación en una de las componentes del sistema es función de todas las demás componentes. Los ecosistemas según se ha estudiado pueden ser considerados como casos particulares de esta definición de sistemas y se les pueden aplicar en consecuencia las hipótesis de la mencionada "Teoría General de Sistemas".

Un modelo matemático es entonces, una interpretación rigurosa de la imagen o representación que tenemos acerca del ente estudiado (biocenosis) expuesto teóricamente, mediante hipótesis y concepciones -- científicas relativas a dicho ente.

El modelo permite sacar conclusiones de largo alcance de las hipótesis, que tienen el rango de demostraciones. Si la "fenomenología" del modelo (por ejemplo la cinética del número de elementos de una población que entra en la biocenosis) diverge de lo observado experi

mentalmente entonces las hipótesis son evidentemente incorrectas y -
deberán ser modificadas.

Un último comentario: resulta relevante el plantearse el "problema inverso" consistente en especificar hipótesis correctas y elementales acerca de la estructura de la biocenosis, basados en los datos de su funcionamiento (por ejemplo en base a la cinética del crecimiento de una población).

La solución de este problema también puede resolverse a través del modelo considerado, ya que el principio ecológico de los factores limitantes permite aglutinar en un solo modelo diferentes hipótesis particulares acerca de las condiciones que definen el desarrollo de la biocenosis.

De hecho, en el modelo construido, cada región representa un modelo, así por ejemplo el modelo tradicional de Volterra resulta quedar descrito por la región K_2 del modelo generalizado, más aún el modelo de cada región queda entrelazado con los modelos de las regiones vecinas formando con ellas un todo que es el modelo generalizado. Esta particularidad del sistema generalizado es precisamente lo que permite tener mayor flexibilidad y diversidad y permite tener una especie de "catálogo" de los casos particulares posibles.

Este "catálogo" puede ser utilizado como guía en el análisis de observaciones y experimentos para hallar un sistema adecuado de hipótesis.

APENDICE I

Obtendremos aquí la solución de la ecuación diferencial lineal ordinaria de primer orden:

$$(1) \quad \dot{x}(t) + k_2 x(t) = k_1 E(t)$$

Pero para el caso general, o sea para

$$(2) \quad \dot{x} + p(t)x = q(t) .$$

Para empezar, consideremos el teorema siguiente:

Si en la ecuación,

$$(3) \quad \frac{dx}{dt} = f(t,x),$$

la función $f(t,x)$ es continua en el rectángulo D del plano (t,x) definido por las desigualdades

$$t_0 - a \leq t \leq t_0 + a , \quad x_0 - b \leq x \leq x_0 + b ,$$

y además se cumple que la deriva parcial $\frac{\partial f}{\partial x}$ es una función continua de x y t en la región D ; entonces, existe una única solución $x = x(t)$ de la ecuación diferencial (3) que satisface la condición inicial $x(t_0) = x_0$. Esta solución queda definida en un cierto intervalo $|t - t_0| < h$ donde h es suficientemente pequeña.

El teorema anterior se conoce como el teorema de existencia y unicidad de la solución de la ecuación (3). Este teorema nos dice que bajo ciertas condiciones existe una única solución de la ecuación (3) que pasa por el punto $(t_0, x_0) \in D$. Respecto de las hipótesis del teo-

rema cabe hacer la siguiente observación:

La existencia de la solución de la ecuación $\frac{dx}{dt} = f(t,x)$ se podría asegurar solo suponiendo que la función $f(t,x)$ es continua. Sin embargo, la sola continuidad de esta función no es suficiente para asegurar la unicidad de la solución.

En base a lo anterior demos un vistazo a la ecuación que trataremos de resolver.

$$(1) \quad \dot{x}(t) = k_1 E(t) - k_2 x(t) .$$

Entonces, dado que $x(t)$ se busca como una función continua que tiene derivada (definición de solución) y k_1, k_2 son constantes, bastaría con suponer que $E(t)$ es una función continua, para garantizar la existencia de la solución que estamos buscando. Resulta que esta condición es también suficiente para la unicidad de la solución de la ecuación (1) con la condición inicial $x(t_0) = x_0$, ya que $\frac{\partial f}{\partial x} = -k_2$.

Una vez hecha esta aclaración, supongamos que $E(t)$ es continua en un cierto intervalo (a,b) . Entonces, tendremos una condición suficiente para la existencia y unicidad de la solución.

Demostremos a continuación un importante teorema para la ecuación lineal de primer orden:

Si conocemos una solución particular $x_p(t)$ de la ecuación original (2) esto es,

$$(4) \quad \dot{x}_p + p(t)x_p \equiv q(t)$$

entonces $x(t) = x_p(t) + z(t)$ será la solución general de (2) o sea que

$$(\dot{x}_p + \dot{z}) + p(t)(x_p + z) \equiv q(t)$$

agrupando,

$$(\dot{x}_p + p(t)x_p) + \dot{z} + p(t)z \equiv q(t)$$

de acuerdo con (4) obtenemos

$$q(t) + \dot{z} + p(t)z \equiv q(t)$$

por lo tanto si

$$\dot{z} + p(t)z \equiv 0$$

entonces la solución general de (2) quedará dada como

$$x(t) = x_p(t) + z(t)$$

donde $z(t)$ resulta ser la solución general de la ecuación homogénea correspondiente a (2).

De este resultado, necesitamos saber obtener la solución general de la ecuación homogénea correspondiente a (2) o sea la solución de

$$(5) \quad \dot{x} + p(t)x = 0$$

Recordemos que por solución entendemos a toda función derivable que satisfaga la ecuación. Para estas funciones, su derivada puede interpretarse como un cociente de diferenciales, o sea

$$dx = - p(t) x dt$$

de donde para x diferente de cero (solución no trivial);

$$\int \frac{dx}{x} = - \int p(t) dt$$

de ahí que

$$\ln|x| = - \int p(t)dt + C_1$$

exponenciando

$$|x| = e^{-\int p(t)dt} e^{C_1}$$

$$= C e^{-\int p(t)dt} \quad \text{con } C = e^{C_1} \text{ una constante positiva,}$$

por lo tanto $x(t) \geq 0$ para todo t , luego

$$(6) \quad x(t) = C e^{-\int p(t)dt} \quad [\text{soluci3n general de (5)}].$$

Ahora, debemos ser tambi3n capaces de hallar alguna soluci3n particular de la ecuaci3n original (2). Para ello puede utilizarse el llamado m3todo de variaci3n de par3metros. Este m3todo consiste en buscar la soluci3n de (2) en la misma forma que la soluci3n general (5) de la ecuaci3n homog3nea arriba obtenida, pero en lugar del real arbitrario C se propone una funci3n de t : $C(t)$, que habremos de determinar a partir de la condici3n consistente en que

$$(7) \quad x(t) = C(t) e^{-\int p(t)dt}$$

sea soluci3n de (2), es decir, a partir de que

$$\dot{C}(t)e^{-\int p(t)dt} - p(t)C(t)e^{-\int p(t)dt} + p(t)C(t)e^{-\int p(t)dt} \equiv q(t)$$

de donde

$$\dot{C}(t)e^{-\int_0^t p(t)dt} \equiv q(t),$$

y

$$\dot{C}(t) \equiv q(t)e^{\int p(t)dt},$$

$$\frac{dC}{dt} \equiv q(t)e^{\int p(t)dt}$$

integrando obtenemos

$$(8) \quad C(t) \equiv \int q(t) e^{\int p(t) dt} + K$$

donde K es un real arbitrario. Finalmente, sustituyendo (8) en (7) y tomando en calidad de integrales indefinidas a las integrales con límite superior variable \int_0^t con $t_0 = 0$ llegaremos a:

$$x(t) = e^{-\int_0^t p(\tau) d\tau} \int_0^t q(\tau) e^{\int_0^t p(\tau) d\tau} d\tau + K e^{-\int_0^t p(\tau) d\tau}$$

donde τ es una variable muda que usamos para enmarcar la dependencia de la solución respecto de t .

Obsérvese que el segundo sumando podría interpretarse como la solución general de la homogénea puesto que K es también un real arbitrario, y el primer sumando una solución particular de la ecuación original ya que para $K = 0$ la obtenemos como caso particular.

Finalmente, para determinar la solución de la ecuación lineal - que en particular nos interesa

$$(1) \quad \dot{x} + k_2 x = k_1 E(t) ,$$

debemos sustituir simplemente los valores de $p(t) = k_2$, $q(t) \equiv k_1 E(t)$ y la condición inicial $x(0) = x_0$ para llegar al resultado escrito en el texto; y que se obtiene siguiendo la secuencia:

$$\begin{aligned} x(t) &= e^{-\int_0^t k_2 d\tau} \cdot \int_0^t k_1 E(\tau) e^{\int_0^t k_2 d\tau} d\tau + K e^{-\int_0^t k_2 d\tau} \\ &= e^{-k_2 t} \cdot \int_0^t k_1 E(\tau) e^{+k_2 \tau} d\tau + K e^{-k_2 t} \\ &= K e^{-k_2 t} + \int_0^t k_1 E(\tau) e^{-k_2(t-\tau)} d\tau \end{aligned}$$

haciendo $t = 0$ y recordando que $x(0) = x_0$ obtenemos

$$x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + \int_0^t k_1 E(\tau) e^{-k_2(t-\tau)} d\tau$$

En el caso $E(t) = E$, es decir en el caso particular en el cual $E(t)$ es constante tendremos:

$$\begin{aligned} x(t) &= x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t E e^{-k_2(t-\tau)} d\tau \\ &= x_0 e^{-k_2 t} + k_1 E \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} d\tau \\ &= x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E \int_0^t k_2 e^{-k_2(t-\tau)} d\tau \\ &= x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E \left[e^{-k_2(t-\tau)} \right]_0^t \\ &= x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E \left[e^{-k_2(t-t)} - e^{-k_2(t-0)} \right] \\ &= x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E \left[1 - e^{-k_2 t} \right] \end{aligned}$$

Referencias: [20] .

APENDICE 2.

Demostraremos aquí la igualdad

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{(k_1 - k_2)t} = 0 \quad (k_1 < k_2)$$

Para ilustrar la situación antes de hacer la demostración rigurosa construyamos la gráfica de la función

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t} \quad (k_1 - k_2 < 0)$$

observemos que $k_1 < k_2$ implica que:

$$|k_1 - k_2| = -(k_1 - k_2) > 0$$

de donde

$$-|k_1 - k_2| = k_1 - k_2$$

así podemos escribir la función $x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$ como,

$$x(t) = x_0 e^{-|k_1 - k_2|t}$$

que es equivalente a

$$x(t) = \frac{x_0}{e^{|k_1 - k_2|t}}$$

Analícemos ahora el comportamiento de la función al variar t . Resulta evidente que para $t = 0$ la función toma el valor,

$$x(0) = \frac{x_0}{e^{|k_1 - k_2| \cdot 0}} = x_0$$

Supongamos ahora que t es positivo y que crece indefinidamente. Entonces para cada $t_2 > t_1$ se tendrá

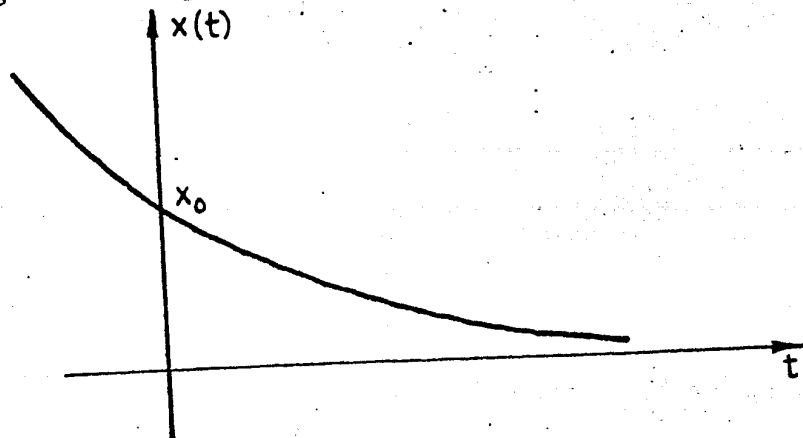
$$x(t_2) = \frac{x_0}{e^{|k_1-k_2|t_2}} < \frac{x_0}{e^{|k_1-k_2|t_1}} = x(t_1) ;$$

puesto que $e^{|k_1-k_2|t_2} > e^{|k_1-k_2|t_1}$ en virtud de que $|k_1-k_2|t_2 > |k_1-k_2|t_1$ y tanto $|k_1-k_2|t_2$ como $|k_1-k_2|t_1$ son números positivos, nos permite concluir que para $t \geq 0$ la función $x(t) = x_0 e^{(k_1-k_2)t}$ decrece desde el valor fijo x_0 tendiendo asintóticamente a cero a medida que t crezca.

Cuando $t < 0$; se tiene que $|t| = -t$ y entonces $t = -|t|$. Sustituyendo obtenemos para $x(t)$,

$$x(t) = \frac{x_0}{e^{-|k_2-k_1||t|}} = \frac{x_0}{e^{-(k_2-k_1)t}} = x_0 e^{(k_2-k_1)t} \quad (t < 0)$$

Resulta evidente que $x(t)$ crecerá más y más al variar t negativamente. Esta discusión nos permite construir la gráfica de $x(t)$ la cual aparece en la siguiente figura:



Para estar seguros de que esta es la forma de la gráfica de la función, basta ver que $\dot{x}(t) \neq 0$ para todo valor de t .

Resulta evidente pues, que la función tenderá a cero cuando t tome valores cada vez más grandes. En otras palabras, "el límite de la función $x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$ cuando t tiende a infinito es cero". Este resultado se expresa simbólicamente como lo hicimos al inicio de este apéndice, esto es,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{(k_1 - k_2)t} = 0 .$$

Para demostrarlo formalmente, recordemos la definición siguiente: "se dice que una función $f(t)$ tiene límite igual a cero con t tendiendo a infinito, cuando para toda $\epsilon > 0$ existe un número positivo tan grande como se quiera que en general depende de ϵ , esto es, $M(\epsilon) > 0$ de modo tal que siempre que t sea un número mayor que $M(\epsilon)$ entonces $f(t)$ se encuentre a una distancia de cero menor que ϵ . Simbólicamente:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f(t) = 0 \quad \text{si } \forall \epsilon > 0 \exists M(\epsilon) > 0 \cdot \rightarrow \cdot t > M(\epsilon) \Rightarrow |f(t)| < \epsilon .$$

Supongamos pues que nuestra función $x(t) = x_0 e^{(k_2 - k_1)t}$ se encuentra arbitrariamente cercana a cero. Esto lo podemos representar por la desigualdad,

$$|x_0 e^{(k_1 - k_2)t} - 0| < \epsilon$$

donde ϵ es un número positivo arbitrariamente pequeño. Lo que ahora nos interesa demostrar es que para cada ϵ que cumple con esa condición existe otro número $M(\epsilon)$ tal que siempre que

$$t > M(\epsilon) \quad \text{entonces} \quad |x_0 e^{(k_1 - k_2)t}| < \epsilon .$$

En busca del mencionado M supongamos que

$$|x_0 e^{(k_1 - k_2)t}| < \epsilon$$

entonces se tendrá que

$$|x_0| e^{(k_1 - k_2)t} < \epsilon$$

puesto que $e^{(k_1 - k_2)t}$ es siempre positivo. Luego,

$$e^{(k_1 - k_2)t} < \frac{\epsilon}{|x_0|}$$

Tomando logaritmos en ambas partes de la desigualdad obtenemos,

$$\text{Ln} \left[e^{(k_1 - k_2)t} \right] < \text{Ln} \frac{\epsilon}{|x_0|}$$

lo cual nos da

$$(k_1 - k_2)t < \text{Ln} \epsilon - \text{Ln} x_0$$

invirtiendo la desigualdad, es decir, multiplicándola en ambos lados por -1 obtenemos,

$$(k_2 - k_1)t > \text{Ln} |x_0| - \text{Ln} \epsilon$$

como $k_1 - k_2 < 0$ resulta que $k_2 - k_1 > 0$ y entonces

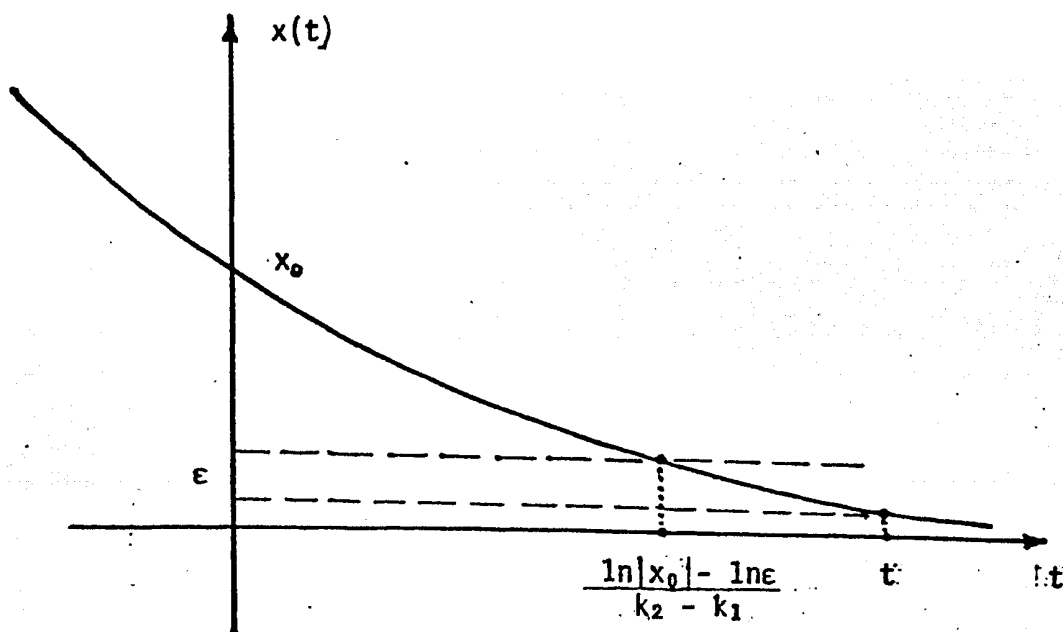
$$t > \frac{\text{Ln} |x_0| - \text{Ln} \epsilon}{k_2 - k_1}$$

Lo que hemos obtenido hasta aquí es que siempre que t sea mayor que un cierto valor $[\text{Ln} |x_0| - \text{Ln} \epsilon] / (k_2 - k_1) \stackrel{\text{not}}{=} M$ entonces se cumple que $|x_0 e^{(k_1 - k_2)t}| < \epsilon$. Esto puede verse regresándose ya que todas las proposiciones se obtienen de las anteriores como condiciones necesarias y suficientes.

Como hemos visto, si queremos que la función $x(t)$ se encuentre más próxima de cero que un número ϵ arbitrario, no importa lo pequeño que este sea se necesitará que t sea mayor que el número natural

$$[\ln |x_0| - \ln \epsilon / (k_1 - k_2)].$$

Este número será positivo siempre que $\ln |x| > \ln \epsilon$ o sea siempre que $|x_0| > \epsilon$ puesto que la función logaritmo natural es una función creciente. (Véase el apéndice 3). Esta condición no es una restricción importante puesto que $|x_0|$ es un número fijo, y a ϵ podemos tomarlo tan pequeño como queramos, si es que en efecto el límite de la función $x(t)$ cuando t tiende a infinito es cero. Gráficamente podemos ilustrar la situación de la siguiente manera:



Resulta claro que si escogemos al número $M(\epsilon)$ igual a $\ln |x_0| - \ln \epsilon / (k_2 - k_1)$ entonces se tendrá que $M(\epsilon) > 0$ y que además

$$t > M(\epsilon) \Rightarrow |x_0 e^{(k_1 - k_2)t}| < \epsilon$$

por lo tanto hemos demostrado en base a la definición de límite que el límite de la función $x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$ cuando t tiende a infinito es cero, es decir,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 e^{(k_1 - k_2)t} = 0$$

APENDICE 3 .

En este apéndice demostraremos que una función es creciente si $f'(t) > 0$ y decreciente si $f'(t) < 0$ para toda t perteneciente al dominio de la función $f(t)$. Para ello supondremos que la función $f(t)$ es derivable, es decir, que existe $f'(t)$ en cualquier punto del dominio de la función y usaremos algunas definiciones y teoremas.

DEFINICION 1.

a) Se dice que una función es creciente siempre que t_2 mayor que t_1 implique que $f(t_2)$ sea mayor que $f(t_1)$.

b) Se dice que una función se decreciente si sucede que t_2 mayor que t_1 implique que $f(t_2)$ sea menor que $f(t_1)$.

A continuación, ilustraremos ambas partes de la definición mediante sendas gráficas

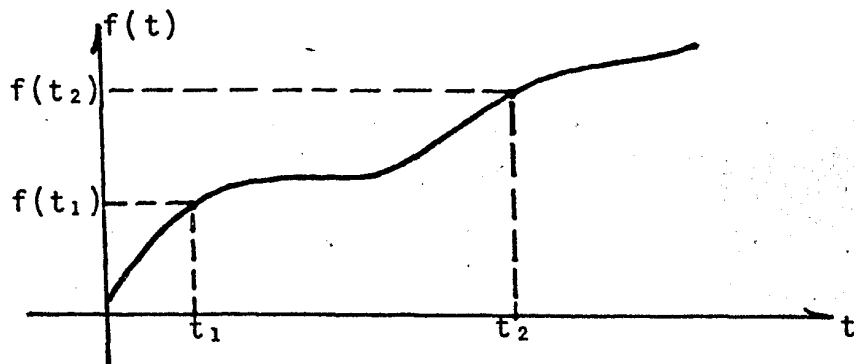


Figura 1. La gráfica de una función creciente. Obsérvese que $t_2 > t_1$ implica que $f(t_2) > f(t_1)$.

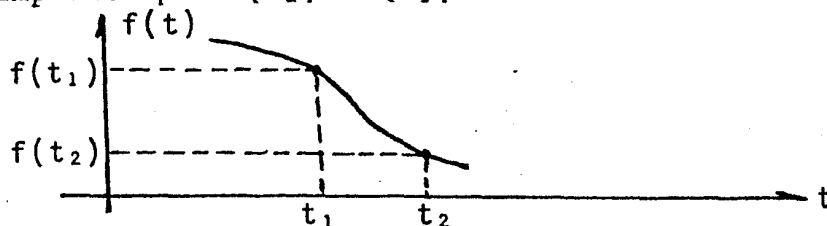


Figura 2. La gráfica de una función decreciente. Obsérvese que $t_2 > t_1$ implica que $f(t_2) < f(t_1)$.

DEFINICION 2.

Sea $f(t)$ una función, entonces $f'(t)$ (léase f prima de t) la derivada de $f(t)$ es una función con regla de correspondencia

$$f'(t) = \lim_{h \rightarrow \infty} \frac{f(t+h) - f(t)}{h}$$

que tiene como dominio el conjunto de todos los números del dominio de $f(t)$ para los que existe tal límite. Otra manera de denotar la derivada es usando los símbolos $\frac{df}{dt}$ y $\dot{f}(t)$. Siempre que la derivada exista en algún punto t diremos que la función $f(t)$ es derivable en ese punto.

Antes de continuar, discutiremos algunos aspectos importantes sobre la existencia de la derivada de una función $f(t)$. Como vimos en la definición anterior, la derivada de la función en el punto t podrá obtenerse siempre que exista el límite:

$$\lim_{h \rightarrow \infty} \frac{f(t+h) - f(t)}{h}$$

Para poder garantizar la existencia de ese límite son necesarias las siguientes dos condiciones:

- a) La función $f(t)$ debe de ser continua
- b) La función $f(t)$ no debe de tener picos.

Estas dos condiciones resultan claras después de la interpretación geométrica de la derivada. La derivada de una función $f(t)$ en el punto t del dominio de la función es la pendiente de la recta tangente (si esta existe) a la gráfica de la función en dicho punto. Este es el significado geométrico de la expresión:

$$f'(t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{f(t+h) - f(t)}{h}$$

Resulta claro pues que en un punto en el cual la función no es continua no podremos asignarle a la gráfica de la función una tangente única. Lo mismo si la gráfica de la función presenta picos. En esos picos, no se puede asignar una tangente a la gráfica de la función. A continuación proporcionamos dos figuras que representan respectivamente a las dos situaciones discutidas

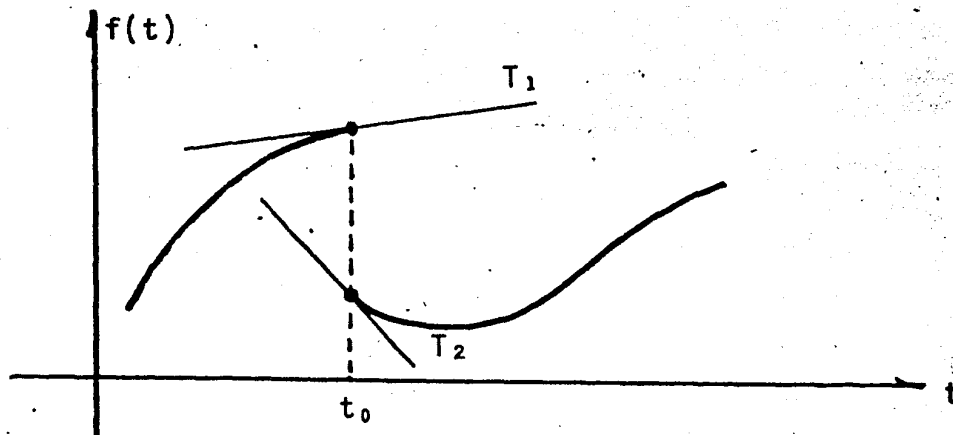


Figura 3. Representación gráfica de una función que no es continua en un punto t_0 . Obsérvese que si nos acercamos a t_0 por la izquierda se tendrá una recta tangente T_1 . Si nos acercamos a t_0 por la derecha se tendrá una tangente T_2 . En la figura se aprecia claramente que las pendientes de las tangentes son diferentes. Ello implica la existencia de dos valores para la derivada, lo cual es una contradicción, pues cuando existe el límite de una función este límite tiene que ser único.

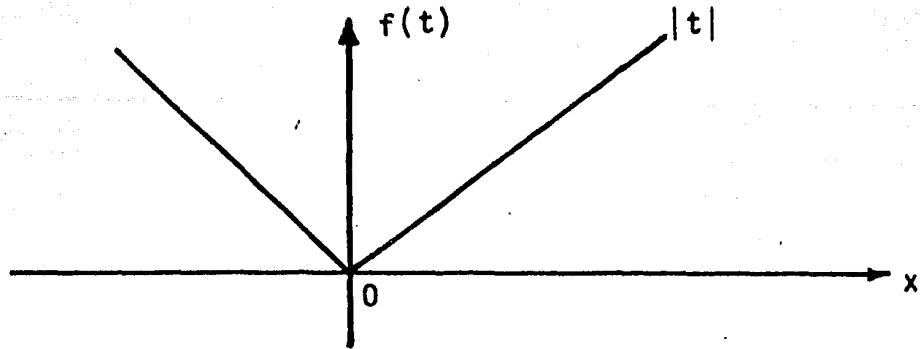


Figura 4. En la figura aparece la gráfica de la función $|t|$. Observe mos que la función tiene un "píco" para $t=0$. Es claro - que la función no es derivable en dicho punto. A pesar de que la función es continua en el mismo, nuevamente al acerarnos a cero por la derecha se obtendrá una tangente a la gráfica de la función que es distinta de la que asignaríamos al acercarnos a cero por la izquierda.

Una conclusión que se antoja natural es la de que la derivabili dad es una condición más fuerte que la continuidad: si una función es derivable, entonces es también continua.

El recíproco, sin embargo, es falso, no es cierto que una función continua posea derivada en cada punto. Un contraejemplo lo dimos en la figura 4.

Una vez hechas estas importantes observaciones, para continuar el desarrollo de este apéndice enunciemos el importante teorema del valor medio:

TEOREMA I. (Teorema del Valor Medio);

Si $f(t)$ es una función continua en $[a,b]$ donde $a < b$ y diferenciable sobre $\langle a,b \rangle$ entonces existe un punto $c \in \langle a,b \rangle$ tal que

$$f(b) - f(a) = (b - a) f'(c) .$$

La interpretación geométrica de este teorema es muy simple. La expresión $\frac{f(b) - f(a)}{b - a}$ es la pendiente de la recta que une los puntos $A = (a, f(a))$ y $B = (b, f(b))$. (Véase figura abajo). Así pues, el teorema del valor medio afirma que si la gráfica de una función tiene una tangente en cada punto entre a y b , la tangente en algún punto entre a y b debe tener la misma pendiente que la recta que une a A y B .

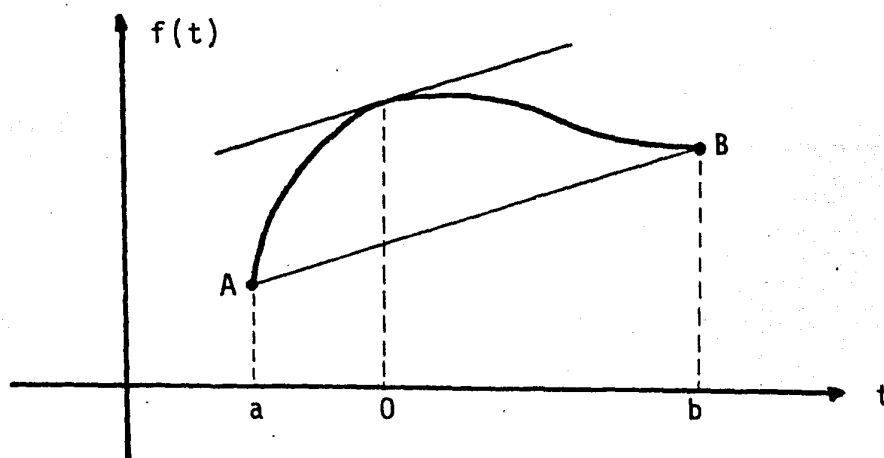


Figura 5. Interpretación geométrica del teorema del valor medio.

Ya estamos listos para concluir este apéndice. Nuestro problema se reduce a demostrar dos simples teoremas.

TEOREMA 2.

Si $f(t)$ es continua sobre un intervalo Ω y $f'(t) > 0$ para todo $t \in \Omega$ entonces $f(t)$ es creciente en Ω .

TEOREMA 3.

Si $f(t)$ es continua sobre un intervalo Ω y $f'(t) < 0$ para todo

$t \in \Omega$ entonces $f(t)$ es decreciente en Ω .

DEMOSTRACIONES:

Demostraremos primero el teorema 2. Sean t_1 y t_2 elementos de Ω . Y sean tales que $t_1 < t_2$ por el teorema del valor medio tenemos:

$$f(t_2) - f(t_1) = (t_2 - t_1) f'(c) \text{ para alg\u00fan } c \in \langle t_1, t_2 \rangle$$

y por la hip\u00f3tesis del teorema $f'(c) > 0$. Entonces como $t_2 - t_1 > 0$ conclu\u00edmos que

$$f(t_2) - f(t_1) > 0$$

o lo que es lo mismo

$$f(t_2) > f(t_1) .$$

Como $t_1 < t_2$ conclu\u00edmos de acuerdo con a) de la definici\u00f3n 1 que $f(t)$ es creciente en Ω .

La demostraci\u00f3n del teorema 3 es completamente an\u00e1loga.

Sean t_1 y t_2 elementos de Ω . Y sean tales que $t_1 < t_2$. Por el teorema del valor medio tenemos:

$$f(t_2) - f(t_1) = (t_2 - t_1) f'(c) \text{ para alg\u00fan } c \in \langle t_1, t_2 \rangle .$$

Por la hip\u00f3tesis del teorema tenemos $f'(c) < 0$. Entonces como $(t_2 - t_1) > 0$ se tendr\u00e1 que

$$f(t_2) - f(t_1) < 0$$

que es equivalente a

$$f(t_2) < f(t_1) .$$

Como $t_2 > t_1$, de acuerdo a b) de la definici\u00f3n 1 conclu\u00edmos que $f(t)$ es decreciente en Ω .

Los rec\u00edprocos de estos dos \u00faltimos teoremas son tambi\u00e9n cier-

tos. Sus demostraciones son completamente similares partiendo de las hipótesis

$$f(t_2) - f(t_1) > 0$$

ó

$$f(t_2) - f(t_1) < 0$$

Aplicando después el teorema del valor medio, tomando como hipótesis adicional que $t_2 > t_1$ concluiremos, según sea el caso que

ó que $f'(t) > 0$

$$f'(t) < 0 .$$

Con esto concluimos el presente apéndice.

Referencias: [18] , [19] .

APENDICE 4

Como vimos al analizar el caso B (cap.I, pag.), el suponer que k_1 sea mayor que k_2 implica la existencia de un cierto estado de equilibrio. En ese análisis tomamos a $E(t)$ como constante. Aquí trataremos de demostrar que cuando el factor exterior depende del tiempo t : $E = E(t)$, la población $x(t)$ difiere del estado de equilibrio $\frac{k_1}{k_2} E$ en una magnitud acotada siempre que $E(t)$ cambie suavemente respecto del tiempo, esto es, siempre que su derivada sea acotada.

CASO B, cuando el factor exterior es función del tiempo $E = E(t)$, y se cumple además que:

$$k_1 > k_2$$

$$0 \leq E(t) \leq K_E$$

$$\left| \frac{dE}{dt} \right| \leq C$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = E$$

Recordemos que teníamos la ecuación

$$\dot{x}(t) = \begin{cases} k_1 x(t) - k_2 x(t), & \text{si } x(t) \leq E(t). \\ k_1 E(t) - k_2 x(t), & \text{si } x(t) > E(t). \end{cases}$$

La que al resolverse nos permite obtener según el caso

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, \quad \text{si } x(t) \leq E(t).$$

o bien

$$x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t E(\tau) e^{k_2(\tau - t)} d\tau \quad \text{si } x(t) > E(t).$$

Esta última forma de la solución la podemos expresar -mediante la aplicación del método de integración por partes- como

$$\begin{aligned}x(t) &= x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t \underbrace{E(\tau)}_u \underbrace{e^{-k_2(t-\tau)}}_{dv} d\tau, \quad x(t) > E(t) . \\&= x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \left[E(\tau) \frac{1}{k_2} e^{-k_2(t-\tau)} \Big|_0^t - \int_0^t \frac{1}{k_2} e^{-k_2(t-\tau)} dE(\tau) \right] \\&= x_0 e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} \left[E(t) - E(0) e^{-k_2 t} - \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \frac{dE(\tau)}{d\tau} d\tau \right] \\&= \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) - \frac{k_1}{k_2} \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \frac{dE(\tau)}{d\tau} d\tau .\end{aligned}$$

Recordemos que $x(t) \geq 0$ para todo t . Entonces, tomando valores absolutos tendremos

$$x(t) = \left| \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) - \frac{k_1}{k_2} \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \frac{dE(\tau)}{d\tau} d\tau \right| .$$

Aplicando la desigualdad del triángulo,

$$\begin{aligned}x(t) &\leq \left| \left(x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right) e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) \right| + \left| \frac{k_1}{k_2} \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \frac{dE(\tau)}{d\tau} d\tau \right| \\&\leq \left| \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) \right| + \frac{k_1}{k_2} \left| \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \frac{dE(\tau)}{d\tau} d\tau \right| \\&\leq \left| \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) \right| + \frac{k_1}{k_2} \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} \left| \frac{dE(\tau)}{d\tau} \right| d\tau .\end{aligned}$$

Apliquemos aquí la hipótesis: $\left| \frac{dE(\tau)}{d\tau} \right| \leq C$ así se tendrá

$$x(t) \leq \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) + \frac{k_1}{k_2} C \int_0^t e^{-k_2(t-\tau)} d\tau$$

integrando obtenemos

$$x(t) \leq \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) + \frac{k_1}{k_2} C e^{-k_2 t} \left[e^{k_2 \tau} \right]_0^t$$

Evaluando,

$$x(t) \leq \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) + \frac{k_1}{k_2} C \left[1 - e^{-k_2 t} \right]$$

en resumen, la solución $x(t)$ quedará expresada según sea el caso como

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, \quad \text{si } x(t) \leq E(t)$$

o bien,

$$x(t) \leq \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) + \frac{k_1}{k_2} C \left[1 - e^{-k_2 t} \right], \quad \text{si } x(t) > E(t).$$

Analicemos que sucede para valores de t suficientemente grandes. Es decir, investiguemos el comportamiento de $x(t)$ cuando t tiende a infinito. Cuando t toma valores muy grandes podemos garantizar que $E(t)$ difiere de un cierto estado de equilibrio E en magnitudes arbitrariamente pequeñas. Entonces, en términos de un cierto intervalo de error podemos considerar que $E(t)$ es constante, para valores de t mayores que un cierto valor fijo T , es decir se cumplirá que

$$| E(t) - E | < \epsilon, \quad \text{siempre que } t > T.$$

Esto puede justificarse en términos de la definición de límite. Observe que para valores de t mayores que un cierto valor T , $E(t)$ distará de E en menos de ϵ . En otras palabras, ϵ es el error que cometemos al considerar que $E(t)$ es igual al valor fijo E .

Siendo así, nuestro análisis será equivalente al efectuado para el caso B, (véanse las páginas 9-12), es decir, cuando t tienda a infinito la población acabará cumpliendo la relación:

$$x(t) \leq \left| \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \frac{k_1}{k_2} E(t) \right| + \frac{k_1}{k_2} C \left[1 - e^{-k_2 t} \right]$$

Obteniendo el límite cuando t tiende a infinito y considerando que la función $|x|$ es continua se tendrá:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \left| \lim_{t \rightarrow \infty} \left[x_0 - \frac{k_1}{k_2} E(0) \right] e^{-k_2 t} + \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{k_1}{k_2} E(t) \right| + \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{k_1}{k_2} C \left[1 - e^{-k_2 t} \right]$$

$$\leq \left| \frac{k_1}{k_2} \lim_{t \rightarrow \infty} E(t) \right| + \frac{k_1}{k_2} C$$

$$\leq \frac{k_1}{k_2} E + \frac{k_1}{k_2} C \quad (\text{puesto que } \frac{k_1}{k_2} > 0 \text{ y } E(t) \geq 0 \quad \forall t.)$$

Si denotamos al valor $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t)$ mediante el símbolo x_∞ tendremos,

$$x_\infty - \frac{k_1}{k_2} E \leq \frac{k_1}{k_2} C$$

puesto que $x(t)$ posee límite cuando $t \rightarrow \infty$ tendremos que para cierta T y la relación $T < t$ se tendrá $|x(t) - x_\infty| < \epsilon_1$ de donde obtenemos

$$\left| x(t) - \frac{k_1}{k_2} E \right| < \frac{k_1}{k_2} (C + E) + 2\epsilon_1$$

Con esto hemos demostrado que en el caso general para t grandes, la cantidad de población $x(t)$ difiere del estado de equilibrio $\frac{k_1}{k_2} E$ en una magnitud acotada, siempre que $E(t)$ cambie en el tiempo no muy rápidamente, esto es, siempre que la derivada de $E(t)$ sea acotada.

Otra importante conclusión la podemos obtener del caso en el cual $k_1 < k_2$ y $E(t)$ cumple con las hipótesis

$$0 \leq E(t) < K_E$$

$$\left| \frac{dE}{dt} \right| < C$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} E(t) = E$$

En este caso, tendremos que la población por cualquiera de las reglas:

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}, \quad \text{si } x(t) \leq E(t)$$

o bien

$$x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t E(\tau) e^{k_2(\tau - t)} d\tau, \quad \text{si } x(t) > E(t).$$

Lo que nos interesa es ver el comportamiento de $x(t)$ cuando t tiende a infinito. Supongamos que para toda t se cumple que $x(t)$ permanece siendo menor o igual que $E(t)$, en ese caso la población se comportará de acuerdo con;

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$$

pero como sabemos que $k_1 < k_2$ entonces se tendrá,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} [x_0 e^{(k_1 - k_2)t}] = 0 \quad (\text{véase apéndice 2})$$

y la población se extingue.

Supongamos ahora que la población se comporta de acuerdo con la ley

$$x(t) = x_0 e^{-k_2 t} + k_1 \int_0^t E(\tau) e^{-k_2(\tau-t)} d\tau, \text{ si } x(t) > E(t).$$

Recordemos que $E(t)$ tiene un límite E cuando t tiende a infinito. Es to quiere decir que para toda ϵ positiva existe un cierto valor T -- tal que siempre que $t > T$ entonces

$$|E(t) - E| < \epsilon$$

o lo que es lo mismo

$$- \epsilon < E(t) - E < \epsilon$$

sumando E a ambos lados

$$E - \epsilon < E(t) < E + \epsilon.$$

sustituyendo t por la variable muda τ y multiplicando por el factor positivo $k_1 e^{-k_2(\tau-t)}$ obtenemos;

$$(E - \epsilon)(k_1 e^{-k_2(\tau-t)}) < k_1 E(\tau) e^{-k_2(\tau-t)} < (E + \epsilon) k_1 e^{-k_2(\tau-t)}$$

e integrando,

$$(E - \epsilon) k_1 \int_0^t e^{-k_2(\tau-t)} d\tau < k_1 \int_0^t E(\tau) e^{-k_2(\tau-t)} d\tau < (E + \epsilon) k_1 \int_0^t e^{-k_2(\tau-t)} d\tau$$

sumando $x_0 e^{-k_2 t}$ obtenemos

$$x_0 e^{-k_2 t} + (E - \varepsilon) k_1 \int_0^t e^{-k_2(\tau-t)} d\tau < x_0 e^{-k_2 t} + \int_0^t E(\tau) e^{-k_2(\tau-t)} d\tau < x_0 e^{-k_2 t} + (E + \varepsilon) k_1 \int_0^t e^{-k_2(\tau-t)} d\tau$$

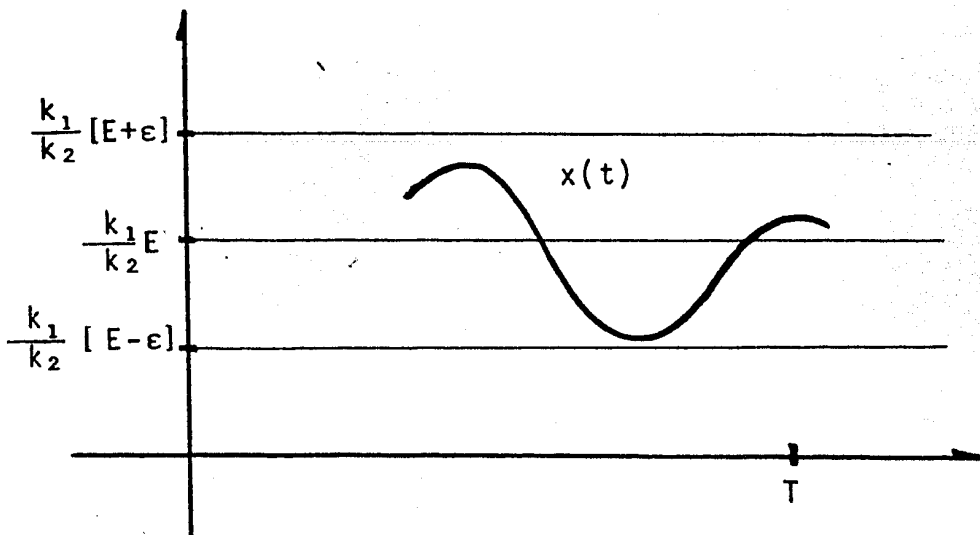
obteniendo la integral $\int_0^t e^{-k_2(\tau-t)}$ vemos que $x(t)$ queda acotada como,

$$x_0 e^{-k_2 t} + (E - \varepsilon) \frac{k_1}{k_2} [1 - e^{-k_2 t}] < x(t) < x_0 e^{-k_2 t} + (E + \varepsilon) \frac{k_1}{k_2} [1 - e^{-k_2 t}]$$

en el límite cuando t tiende a infinito la desigualdad se convierte en:

$$\frac{k_1}{k_2} [E - \varepsilon] < \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) < \frac{k_1}{k_2} [E + \varepsilon]$$

Esta desigualdad puede interpretarse gráficamente como lo hacemos en la siguiente figura:



Pero recordemos que ε es un número positivo y arbitrario, dicho número puede ser tan pequeño como queramos. Esto puede justificarse recordando que $E(t)$ tiene un límite cuando t tiende a infinito. Entonces deberá de cumplirse la igualdad

$$\frac{k_1}{k_2} E = \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) .$$

puesto que la desigualdad se cumple para toda ϵ .

Denotemos nuevamente mediante x_∞ al número, $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t)$. Entonces se tendrá que en algún instante t del proceso, al menos, se cumplirá que

$$x_\infty = \frac{k_1}{k_2} E < E(t)$$

esto es, se cumplirá la desigualdad

$$x_\infty < E(t) \quad \text{para un valor adecuado de } t,$$

entonces, a partir de ese instante entrará en funciones la regla de correspondencia

$$x(t) = x_0 e^{(k_1 - k_2)t}$$

y el resultado es que la población se extinguirá como ya hemos visto.

Como conclusión, cuando k_1 es mayor que k_2 y $E(t)$ cambia suavemente la población difiere de un estado de equilibrio $\frac{k_1}{k_2} E$ en una magnitud acotada. Además si k_1 es menor que k_2 entonces para cualquier forma que tome $E(t)$ dentro de las hipótesis especificadas, la población se extinguirá.

A P E N D I C E 5

En el capítulo 2 (pag.28) vimos que el sistema

$$(2.3) \quad \begin{cases} \dot{x} = (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy \\ \dot{y} = \lambda \ell_3 xy - \ell_4 y \end{cases}$$

Podía representarse como

$$(5.1) \quad \begin{cases} \dot{x} = F(x,y) \\ \dot{y} = G(x,y) \end{cases}$$

donde

$$F(x,y) = (k_1 - k_2)x - \lambda k_3 xy$$

$$G(x,y) = \lambda \ell_3 xy - \ell_4 y .$$

Y después obtuvimos la parte lineal de las expansiones en serie de Taylor de cada una de las funciones $F(x,y)$ y $G(x,y)$. El objeto de ello era analizar el comportamiento del sistema (2.3) alrededor del punto de equilibrio:

$$x_0 = \frac{(k_1 - k_2)}{\lambda k_3} , \quad y_0 = \frac{\ell_4}{\lambda \ell_3} .$$

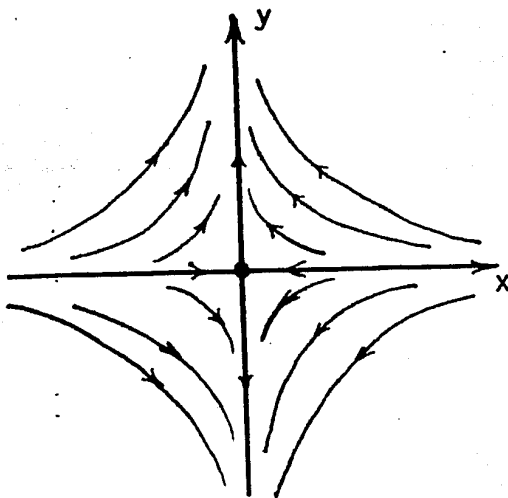
El analizar el comportamiento de un sistema de ecuaciones diferenciales o lo que es lo mismo el analizar la forma que toman las trayectorias alrededor de un punto de equilibrio es el objetivo central de la Teoría Cualitativa de Ecuaciones Diferenciales. En esta rama de las matemáticas se ha desarrollado la herramienta que permite describir la forma de las trayectorias de una ecuación diferencial sin necesidad de resolver la misma. El surgimiento de tales mé-

todos de análisis ha sido motivado por una amplia gama de problemas que llevan al establecimiento de ecuaciones diferenciales para las cuales no es posible o es prácticamente imposible encontrar analíticamente sus soluciones.

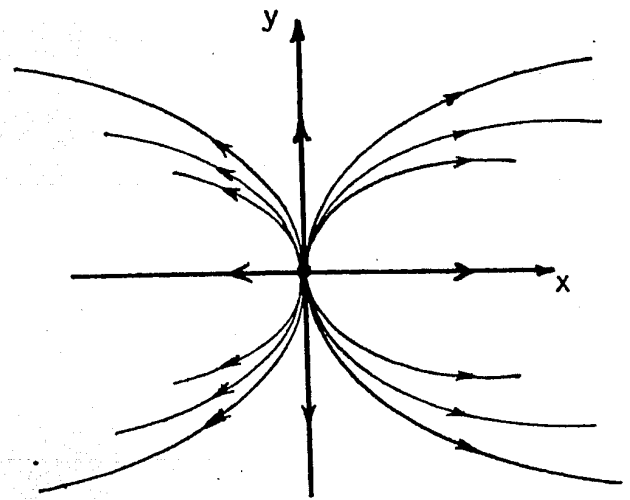
En la práctica se ha observado que para las soluciones de un sistema de ecuaciones diferenciales del tipo

$$(5.1)' \quad \begin{cases} \dot{x} = g(x,y) \\ \dot{y} = f(x,y) \end{cases}$$

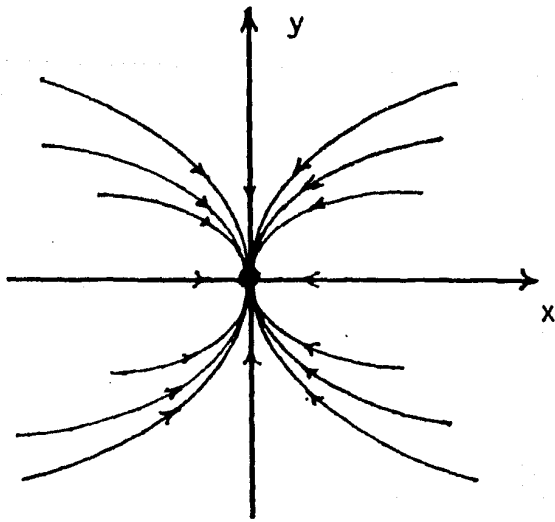
donde $g(x,y)$ y $f(x,y)$ son funciones lineales pueden esperarse los siguientes comportamientos alrededor del punto de equilibrio $(0,0)$ (solución de equilibrio).



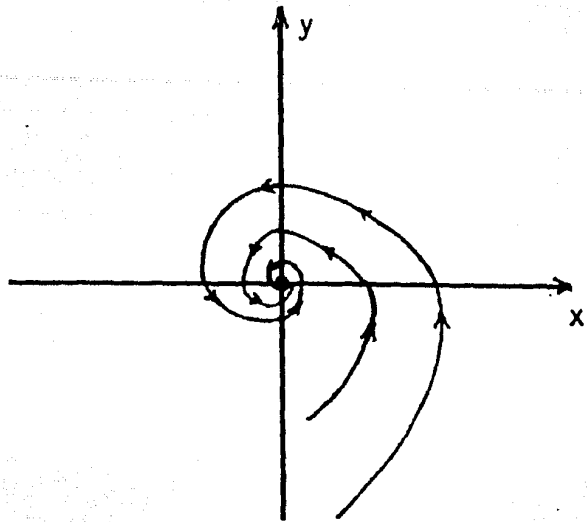
PUNTO SILLA



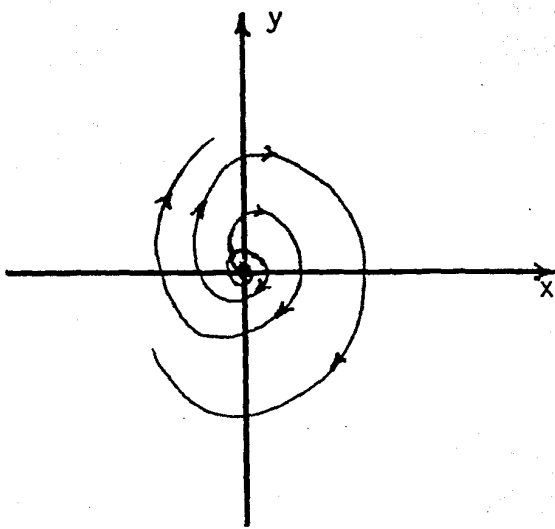
NODO INESTABLE



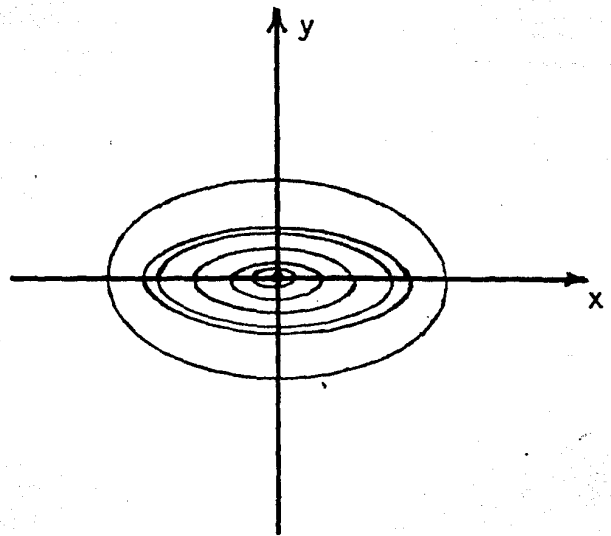
NODO ESTABLE



FOCO ESTABLE



FOCO INESTABLE



CENTRO

Observemos que en las figuras anteriores el punto de equilibrio (solución de equilibrio) aparece en $(0,0)$ esto no resta generalidad pues, como veremos adelante, es siempre posible colocar en el punto de equilibrio (x_0, y_0) el origen de un nuevo sistema de coordenadas. Supongamos que tanto $g(x,y)$ como $f(x,y)$ se pueden expresar como:

$$(5.2) \quad \begin{cases} \dot{x} = ax + by + p \\ \dot{y} = cx + dy + q \end{cases}$$

donde a, b, c, d, p, q son constantes. Siempre que el determinante

$$\begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix} = ad - bc \neq 0$$

el sistema (5.2) tendrá un único punto de equilibrio (x_0, y_0) (solución de equilibrio) para el cual se cumplirá que:

$$ax_0 + by_0 = -p$$

$$cx_0 + dy_0 = -q$$

Mediante la translación

$$x' = x - x_0$$

$$y' = y - y_0$$

podemos colocar el punto de equilibrio (x_0, y_0) en el origen del nuevo sistema de referencia x', y'

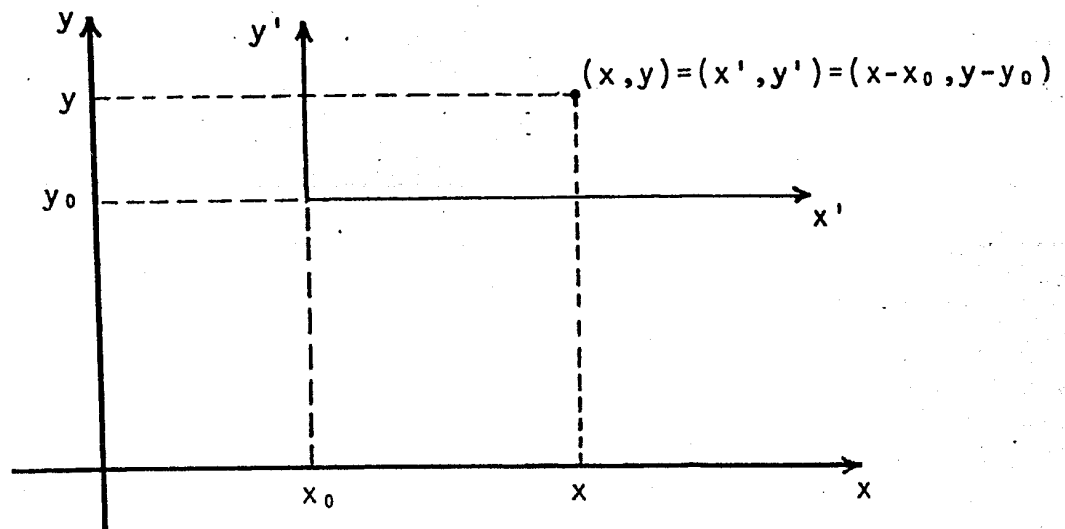


Fig. 5.1 Construcción de un sistema de coordenadas con origen en (x_0, y_0)

de este modo obtendríamos el nuevo sistema

$$\frac{dx'}{dt} = ax' + by$$

$$\frac{dy'}{dt} = cx' + dy'$$

Por simplicidad, eliminemos las "primas" y escribamos

$$(5.3) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by \\ \frac{dy}{dt} = cx + ay \end{cases}$$

con esto hemos visto que cualquier sistema lineal del tipo (5.2) puede ser llevado a uno más simple del tipo (5.3) el cual admite un análisis más sencillo.

Para analizar el comportamiento del sistema (5.3) se buscan sus soluciones como exponenciales [] o equivalentemente se considera la matriz de los coeficientes del mismo:

$$A = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}$$

después, se obtienen los valores propios de A, es decir las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica:

$$(5.4) \quad \det(A - \omega I) = \begin{vmatrix} a - \omega & b \\ c & d - \omega \end{vmatrix} = \omega^2 - (a + d)\omega + ad - bc = 0$$

donde I es la matriz identidad $\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$.

Una vez que obtenemos ω_1 y ω_2 , el comportamiento de las trayec-

torias del sistema (5.3) alrededor del punto de equilibrio (solución de equilibrio) (0,0) que es el mismo comportamiento del sistema (5.2) alrededor de (x_0, y_0) se puede resumir en la siguiente tabla: (obsérvese que mediante este procedimiento no se necesitó conocer de las soluciones del sistema (5.2) sólo de conocer las raíces características ω_1 y ω_2 .

TABLA 5.1

VALORES DE ω_1, ω_2	CARACTERISTICAS DEL PUNTO - DE EQUILIBRIO
$\omega_1, \omega_2 > 0$	NODO INESTABLE
$\omega_1, \omega_2 < 0$	NODO ESTABLE
$\omega_1 < 0 < \omega_2$ $\omega_2 < 0 < \omega_1$ δ	PUNTO SILLA
ω_1, ω_2 complejos $Re \omega_i > 0$ $Re \omega_i < 0$ $Re \omega_i = 0$ donde $Re \omega_i$ significa la parte real de ω_i .	FOCO INESTABLE FOCO ESTABLE CENTRO .

De todo lo anterior se deduce que siempre que podamos expresar a $G(x,y)$ y $F(x,y)$ en (5.2) como funciones lineales, el análisis del comportamiento del sistema alrededor de un punto de equilibrio (x_0, y_0) se simplifica notoriamente. A continuación daremos un importante teorema debido a Lyapunov.

TEOREMA 5.1

Hipótesis

Consideremos el sistema no lineal

$$(5.1) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by + P_1(x,y) = G(x,y) \\ \frac{dy}{dt} = cx + dy + Q_1(x,y) = F(x,y) \end{cases}$$

donde a, b, c y d son reales, tales que

$$\begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix} \neq 0$$

y además, $P_1(x,y)$ y $Q_1(x,y)$ tienen primeras derivadas parciales continuas para todo punto (x,y) y son tales que

$$\lim_{(x,y) \rightarrow (0,0)} \frac{P_1(x,y)}{\sqrt{x^2 + y^2}} = \lim_{(x,y) \rightarrow (0,0)} \frac{Q_1(x,y)}{\sqrt{x^2 + y^2}} = 0$$

consideremos también el sistema lineal

$$(5.3) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by \\ \frac{dy}{dt} = cx + dy \end{cases}$$

que se obtiene del sistema (5.1) anterior despreciando los términos no lineales $P_1(x,y)$ y $Q_1(x,y)$. Sean ω_1 y ω_2 las raíces de la ecuación característica

$$(5.4) \quad \det(A - \omega I) = \det \begin{bmatrix} a - \omega & b \\ c & d - \omega \end{bmatrix} = \\ = \omega_2 - (a + d)\omega + (ad - bc) = 0$$

CONCLUSIONES

(a) El punto de equilibrio del sistema linearizado (5.3) es del mismo tipo que el del sistema no lineal (5.1) en los siguientes casos:

(i) si ω_1 y ω_2 son reales distintos de igual signo entonces tanto el punto de equilibrio del sistema lineal (5.3) como el del no lineal (5.1) son nodos.

(ii) si ω_1 y ω_2 son reales distintos de signos opuestos entonces los puntos de equilibrio del sistema lineal (5.3) y no lineal (5.1) son puntos silla .

(iii) si ω_1 y ω_2 son reales iguales y en el sistema linealizado (5.3) no sucede que $a = d \neq 0$ ni $b = c = 0$ entonces el punto de equilibrio de (5.3) y de (5.1) es un nodo.

(iv) si ω_1 y ω_2 son complejos conjugados con parte real diferente de cero entonces tanto el punto de equilibrio de (5.3) - como el del sistema no lineal (5.1) son focos.

(b) En los siguientes casos el punto de equilibrio del sistema lineal (5.3) no es necesariamente del mismo tipo que el del sistema (5.1):

(v) si ω_1 y ω_2 son reales e iguales y el sistema (5.3) es tal que $a = d \neq 0$ y $b = c = 0$ entonces aunque el punto de equilibrio del sistema linearizado (5.3) sea un nodo el punto de equilibrio del sistema no lineal (5.1) podría ser o bien un nodo o bien un foco.

(vi) si ω_1 y ω_2 son imaginarios puros, entonces aunque el punto

de equilibrio de (5.3) es un centro, el punto de equilibrio del sistema no lineal (5.1) podría ser un centro o un foco.

La demostración de este teorema puede verse en [] o [] .

El teorema 5.1 nos permite obtener en algunos casos el tipo de comportamiento de las trayectorias alrededor de un punto de equilibrio (solución de equilibrio). En los casos (v) y (vi) es necesario hechar mano de otro tipo de herramientas para determinar el tipo de comportamiento de los equilibrios en cuestión. Es por eso que en el capítulo 2 encontramos gráficamente la forma de las trayectorias. Sin embargo existe un método analítico para realizar el mismo análisis.

Retomemos el sistema:

$$(2.3) \quad \begin{cases} \dot{x} = (k_1 - k_2)x - k_3 \lambda xy = F(x,y) \\ \dot{y} = \lambda l_3 xy - l_4 y = G(x,y) \end{cases}$$

Como vimos en el capítulo 2, se tendrá un punto de equilibrio (x_0, y_0) (solución de equilibrio) para

$$x_0 = \frac{l_4}{\lambda l_3} ;$$
$$y_0 = \frac{(k_1 - k_2)}{k_3 \lambda} ;$$

también vimos que expandiendo el sistema (2.3) en series de Taylor alrededor de (x_0, y_0) obtuvimos el sistema linealizado:

$$(2.4) \quad \begin{cases} \dot{x} = -\lambda k_3 x_0 (y - y_0) + \dots \\ \dot{y} = \lambda l_3 y_0 (x - x_0) + \dots \end{cases}$$

La matriz del sistema es:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & -\lambda k_3 x_0 \\ \lambda \ell_3 y_0 & 0 \end{bmatrix}$$

Y la matriz $A - \omega I$ se expresa como

$$\begin{aligned} A - \omega I &= \begin{bmatrix} 0 & -\lambda k_3 x_0 \\ \lambda \ell_3 y_0 & 0 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} \omega & 0 \\ 0 & \omega \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} -\omega & -\lambda k_3 x_0 \\ \lambda \ell_3 y_0 & -\omega \end{bmatrix} \end{aligned}$$

por lo tanto $\det(A - \omega I) = 0$ implica que:

$$\omega^2 + \lambda^2 \ell_3 k_3 x_0 y_0 = 0$$

de donde obtenemos

$$\omega_1 = i \sqrt{\ell_4 (k_1 - k_2)}$$

y

$$\omega_2 = -i \sqrt{\ell_4 (k_1 - k_2)}$$

entonces de acuerdo con la tabla 5.1 el punto de equilibrio (x_0, y_0) es un centro para el sistema linearizado y de acuerdo con el teorema 5.1 caso (vi) ese punto de equilibrio será un centro o un foco para el sistema no lineal (2.3). En el capítulo 2 usamos un método gráfico para concluir que el punto de equilibrio era también un centro para el sistema no lineal (2.3). Aquí concluiremos el mismo resultado analíticamente. Del sistema (2.3) obtenemos (véase página 31),

$$(k_1 - k_2)Lny - \lambda k_3 y = -\ell_4 Lnx + \lambda \ell_3 x + c .$$

y potenciando se tendrá

$$y^{(k_1 - k_2)} e^{-\lambda k_3 y} = A x^{-\ell_4} e^{\lambda \ell_3 x}$$

donde $A = e^c$ es una constante positiva determinada por (x_0, y_0) . Analicemos el comportamiento de la función

$$\phi(y) = y^{(k_1 - k_2)} e^{-\lambda k_3 y}$$

Lo primero que vemos es que $\phi(0) = 0$ y que además, $\lim_{y \rightarrow \infty} \phi(y) = 0$ (véase apéndice 2) como $y \geq 0$ y $e^{-\lambda k_3 y} > 0$ se tiene que $\phi(y)$ tendrá un máximo el cual se obtiene igualando a cero la derivada de $\phi(y)$:

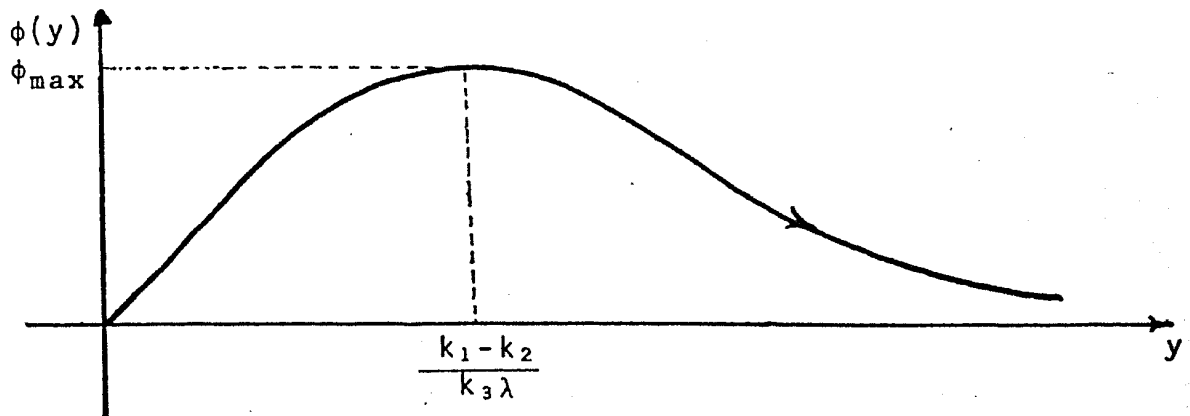
$$\begin{aligned} \dot{\phi}(y) &= y^{(k_1 - k_2)} \cdot (-\lambda k_3) e^{-\lambda k_3 y} + e^{-\lambda k_3 y} \cdot (k_1 - k_2) y^{(k_1 - k_2) - 1} \\ &= e^{-\lambda k_3 y} (y^{-1} (k_1 - k_2) - \lambda k_3) y^{(k_1 - k_2)} = 0 \end{aligned}$$

de donde obtenemos que $\dot{\phi}(y) = 0$ si y solo si $y = 0$ ó $y = \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$.

Como $\phi(0) = 0$ y $\phi(y) \geq 0$ es fácil concluir que el máximo de $\phi(y)$ -- ocurre para $y = \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$ es decir;

$$\phi_{\max} = \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$

Con esa información podemos trazar la gráfica de $\phi(y)$ la cual aparece en la siguiente figura:



Fijémonos ahora en la igualdad

$$\phi(y) = A x^{-l_4} e^{\lambda l_3 x}$$

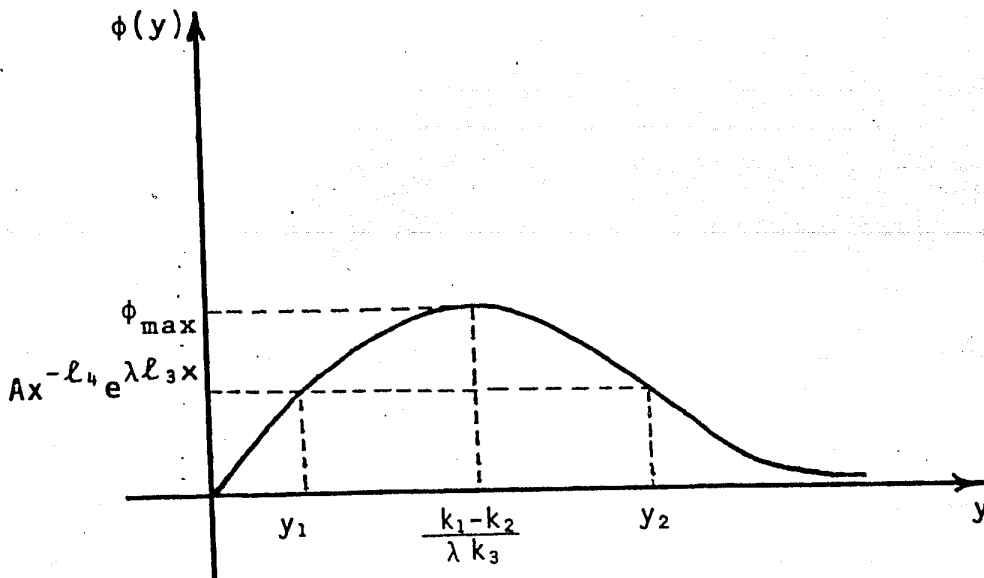
Lógicamente existen restricciones para la variación de x , y tales restricciones emanan de la igualdad anterior. Lo primero que vemos es que se cumple la desigualdad,

$$0 < A x^{-l_4} e^{\lambda l_3 x} \leq \phi_{\max}.$$

Gráficamente podemos constatar que para cada x donde se cumple que

$$\phi(y) = A x^{-l_4} e^{\lambda l_3 x}$$

Podemos obtener dos valores de y (véase la siguiente figura)

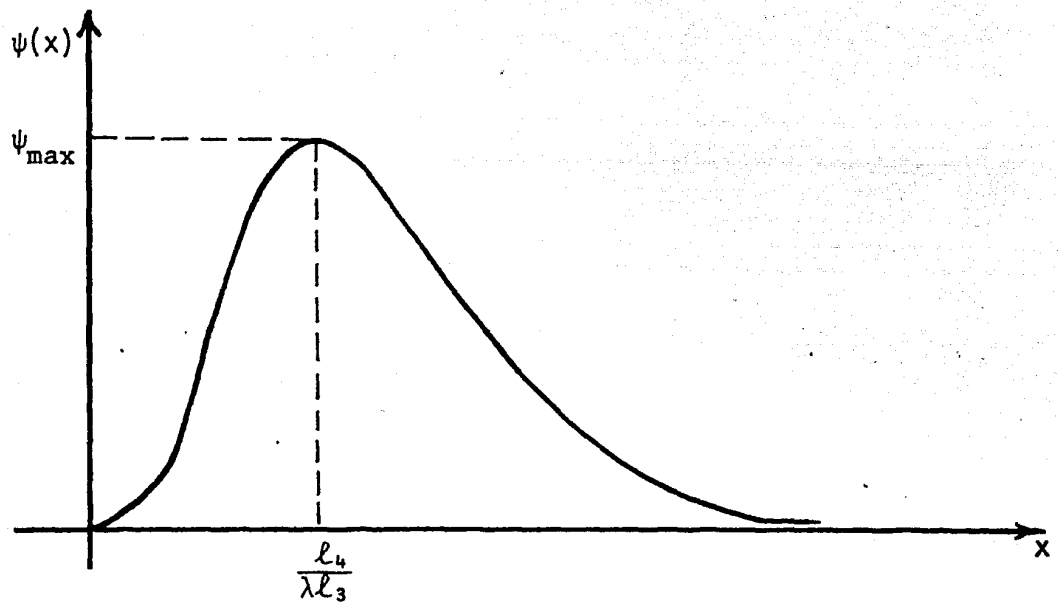


más aún, para cada valor de $A x^{-l_4} e^{\lambda l_3 x}$ determinado unívocamente por x existen dos y solo dos valores de y , y_1 y y_2 , es decir para cada x existen a lo más dos valores de y que satisfacen la relación

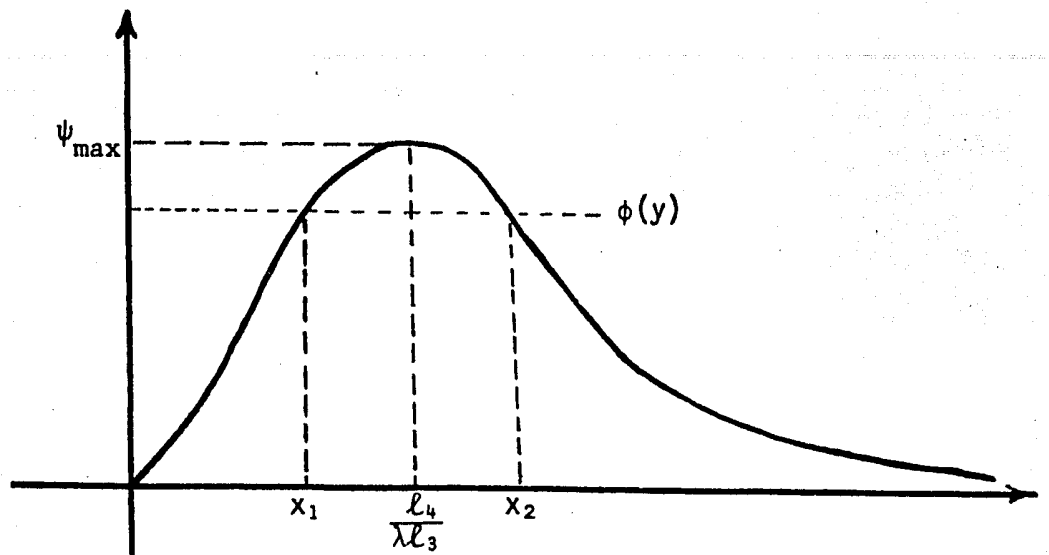
$$y^{(k_1 - k_2)} e^{-\lambda k_3 y} = A x^{-l_4} e^{\lambda l_3 x}$$

De igual modo, haciendo $\psi(x) = x^{\ell_4} e^{-\lambda \ell_3 x}$ obtenemos que $\psi(x)$ tiene un máximo en $x = \frac{\ell_4}{\lambda \ell_3}$, como puede verse en la siguiente figura. La gráfica de $\psi(x)$ estará siempre sobre el eje x pues se tiene - que

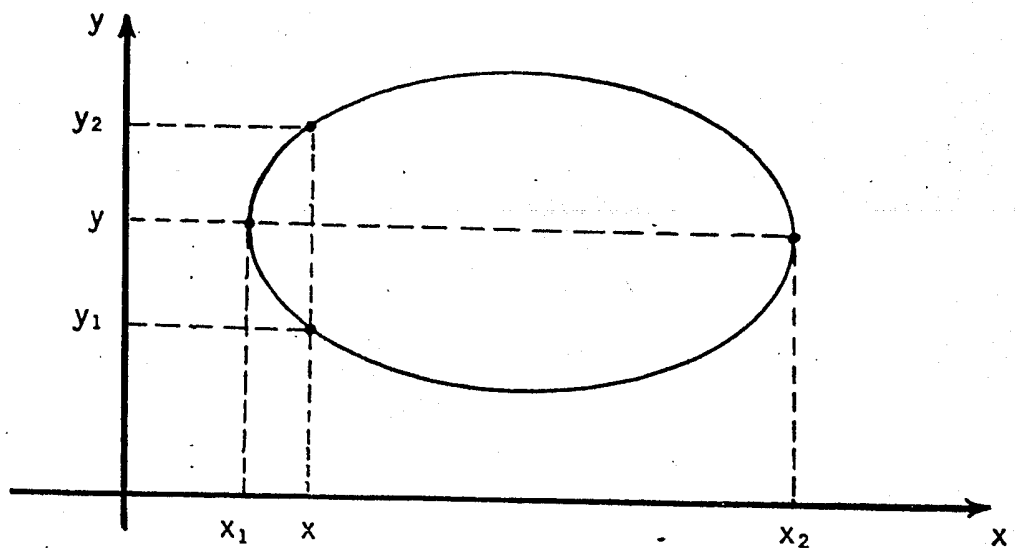
$$\psi(x) \geq 0 .$$



Para $x = \frac{\ell_4}{\lambda \ell_3}$ la función $\psi(x)$ alcanza su máximo. Esto se concluye analizando la primera derivada de $\psi(x)$: $\dot{\psi}(x) = x^{\ell_4} e^{-\lambda \ell_3 x} (\frac{\ell_4}{x} - \lambda \ell_3)$, para valores menores que $\ell_4 / \lambda \ell_3$ y mayores que este. Entonces de la gráfica anterior, concluimos que para cada valor $\phi(y)$ tal que $0 < \phi(y) < \psi_{\max}$ tendremos dos valores de x : x_1, x_2 como puede verse en la siguiente figura.



Concluimos que las soluciones del sistema (2.3) son curvas cerradas.



Por lo tanto, las trayectorias del sistema 2.3 como ya vimos en el capítulo 2 forman ciclos cerrados.

Para concluir daremos algunas definiciones;

DEFINICION 5.1

Se llama solución cerrada a una curva $\gamma(t) = (x(t), y(t))$, que satisface el sistema

$$\dot{x} = G(x,y)$$

$$\dot{y} = F(x,y)$$

y es tal que dado $\gamma(0) = (x_0, y_0)$ existe un real $t_1 > 0$, tal que $\gamma(t_1) = \gamma(0)$.

DEFINICION 5.2

Un punto $z_\omega = (x_\omega, y_\omega)$ del espacio fase de puntos $(x(t), y(t))$ se llama ω -límite de $\gamma(t)$ si existe una sucesión de puntos t_i ; $i = 1, \dots, n$ tal que $\lim_{i \rightarrow \infty} t_i = +\infty$ y

$$\lim_{i \rightarrow \infty} \gamma(t_i) = z_0$$

DEFINICION 5.3

El conjunto que contiene todos los puntos z_ω del espacio fase que son ω -límite de $\gamma(t)$ se llama conjunto ω -límite de $\gamma(t)$.

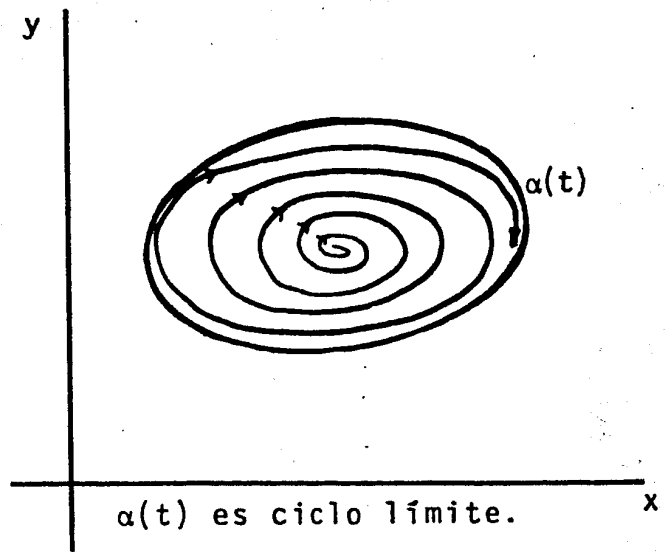
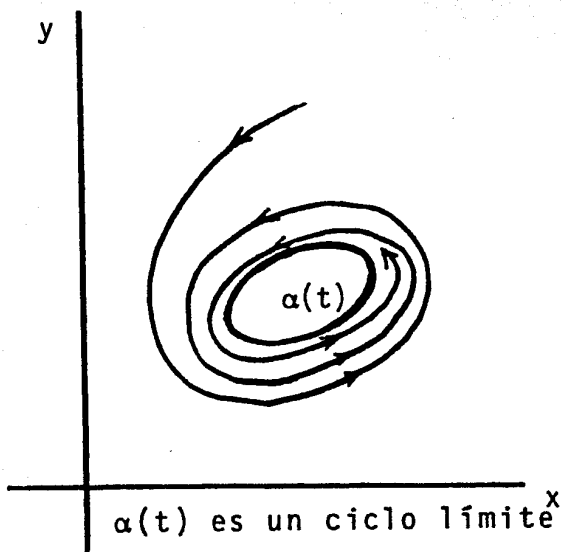
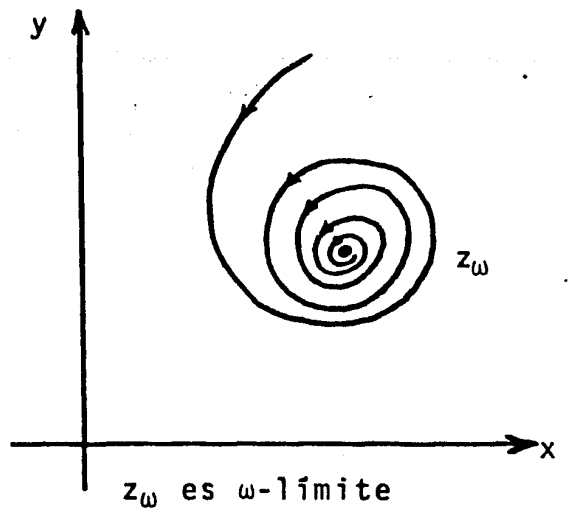
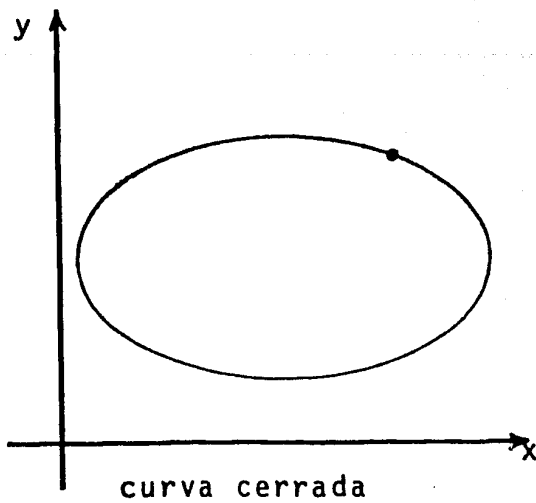
DEFINICION 5.4

Cuando el conjunto ω -límite forma una solución cerrada $\alpha(t)$ esta solución cerrada se llama *ciclo límite* del sistema

$$\dot{x} = F(x,y)$$

$$\dot{y} = G(x,y)$$

Ilustramos esas definiciones en las siguientes figuras



DEFINICION 5.5

Un punto de equilibrio $z_0 = (x_0, y_0)$ se llama estable si para toda vecindad U de z_0 existe otra vecindad V de z_0 , tal que si $(x(0), y(0)) \in V$ entonces para toda $t : (x(t), y(t)) \in U$.

DEFINICION 5.6

Un punto de equilibrio estable z_0 se llama asintóticamente estable si toda trayectoria que comienza en V tiende a z_0 cuando t tiende a infinito.

TEOREMA 5.2

Supongamos que se cumplen de nuevo todas las hipótesis del teorema 5.1 . Entonces:

- (a) Si las raíces ω_1 y ω_2 de la ecuación característica (5.4) del sistema lineal (5.3) tienen ambas partes reales negativas, entonces tanto el punto de equilibrio del sistema lineal como el correspondiente al no lineal son puntos de equilibrio estables.
- (b) Si al menos una de las raíces ω_1 , ω_2 del polinomio característico (5.4) tiene parte real positiva, entonces tanto el punto de equilibrio del sistema lineal como el del no lineal son puntos de equilibrio inestables.

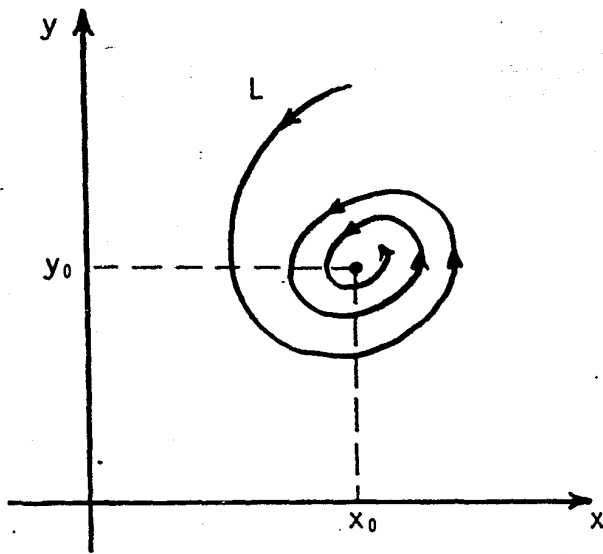
Como las soluciones del modelo de Volterra forman ciclos cerrados es obvio en base a la definición 5.5 que el punto de equilibrio (x_0, y_0) definido como

$$x_0 = \frac{k_1 - k_2}{\lambda k_3}$$
$$y_0 = \frac{\ell_4}{\lambda \ell_3}$$

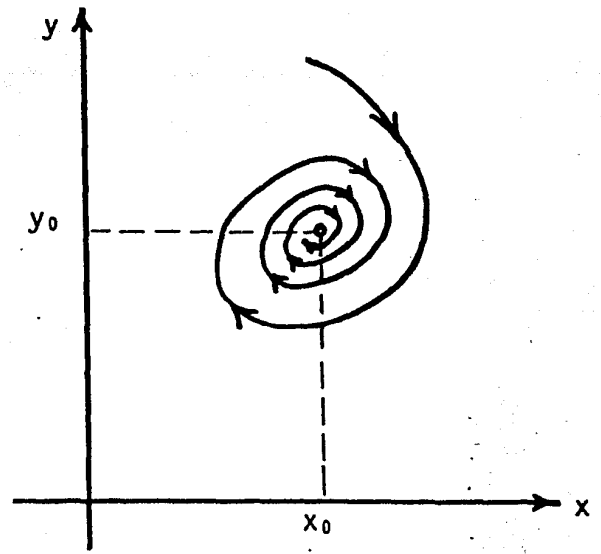
es un punto de equilibrio estable, pues para cada vecindad U del mismo podemos encontrar otra vecindad V dentro de la cual podremos encontrar una trayectoria del sistema (2.3). Por otro lado debido a que las trayectorias son todas cerradas, no existen ciclos límites, y el punto de equilibrio (x_0, y_0) no es asintóticamente estable.

Hasta ahora no habíamos mencionado la existencia del punto de equilibrio $(0,0)$ pero es obvio en base a la definición 5.5; este es un punto de equilibrio inestable, para el sistema de Volterra (2.3).

Concluimos que las soluciones de (2.3) son periódicas y por consiguiente las dos poblaciones oscilan. Puede demostrarse que una pequeña perturbación al sistema puede cambiar su comportamiento a uno de los tipos que ilustran las siguientes figuras:



(x_0, y_0) asintóticamente estable



(x_0, y_0) es inestable

Por ello se afirmaba que el sistema de Volterra era estructuralmente inestable y por ende inadecuado para la descripción matemática de un sistema del tipo depredador presa.

Es obvio también que no existen ciclos límites, y que el punto de equilibrio es un punto de equilibrio estable, pero no asintóticamente estable.

APENDICE 6

En este apéndice analizaremos el comportamiento de las trayectorias de los modelos tipo M_1 y M_2 , dados ciertos valores de los parámetros, $k_1, k_2, k_3, \ell_3, \ell_4, \lambda, E$ y F .

Primeramente analizaremos las trayectorias de un modelo tipo M_1 para el cual los parámetros tienen los siguientes valores (ejemplo 4, fig. 3.7).

$$k_1 = 2, \quad k_2 = 1, \quad k_3 = 0.8$$

$$\ell_3 = 2, \quad \ell_4 = 1, \quad \lambda = 0.1$$

$$E = 20, \quad F = 10$$

En este caso tenemos $E > \frac{1}{\lambda}$ y como arriba apuntamos un modelo tipo M_1 , por lo que tendremos

$$\mathcal{K}_1 : \begin{cases} \dot{x}_1 = x - 0.8y \\ \dot{y}_1 = y \end{cases}$$

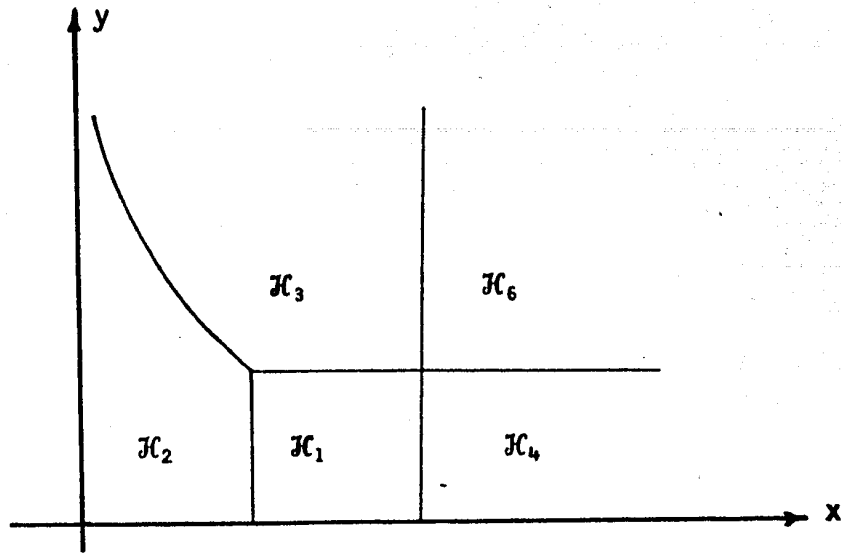
$$\mathcal{K}_2 : \begin{cases} \dot{x}_2 = x - 0.8xy \\ \dot{y}_2 = 0.2xy - y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_3 : \begin{cases} \dot{x}_3 = x - 8 \\ \dot{y}_3 = 20 - y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_4 : \begin{cases} \dot{x}_4 = 40 - x - 0.8y \\ \dot{y}_4 = y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_6 : \begin{cases} \dot{x}_6 = 32 - x \\ \dot{y}_6 = 20 - y \end{cases}$$

donde las regiones $\mathcal{K}_1, \mathcal{K}_2, \mathcal{K}_3, \mathcal{K}_4$ y \mathcal{K}_6 se localizan (véase pág. 48) en el plano fase de la manera siguiente:



Analizamos ahora en cada región el comportamiento de las trayectorias.

Analizamos primeramente la existencia de puntos de equilibrio en la región \mathcal{K}_1 , es decir, analicemos las soluciones de equilibrio del sistema en \mathcal{K}_1 , o sea determinemos las soluciones constantes del sistema en \mathcal{K}_1 ; tales soluciones deberán satisfacer las partes derechas del sistema, esto es:

$$\begin{cases} x - 0.8y = 0 \\ y = 0 \end{cases}$$

De donde concluimos que el punto de equilibrio es el punto $(0,0)$. Este punto obviamente no pertenece a la región \mathcal{K}_1 pero podemos analizar las formas de las trayectorias en dicha región viendo el tipo de comportamiento de las trayectorias alrededor del mismo.

La matriz de coeficientes del sistema lineal

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x - 0.8y \\ \dot{y}_1 = y \end{cases}$$

resulta ser

$$A = \begin{pmatrix} 1 & -0.8 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

de donde obtenemos

$$\begin{aligned} \det (A - I\omega) &= \det \left[\begin{pmatrix} 1 & -0.8 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \omega & 0 \\ 0 & \omega \end{pmatrix} \right] \\ &= \det \begin{pmatrix} 1 - \omega & -0.8 \\ 0 & 1 - \omega \end{pmatrix} \\ &= (1 - \omega)^2 + 0.8 \\ &= \omega^2 - 2\omega + 1.08 \end{aligned}$$

por lo que;

$$\det (A - I\omega) = 0$$

implica

$$\omega^2 - 2\omega + 1.8 = 0$$

de donde tendremos

$$\omega = \frac{2 \pm \sqrt{4 - 7.6}}{2}$$

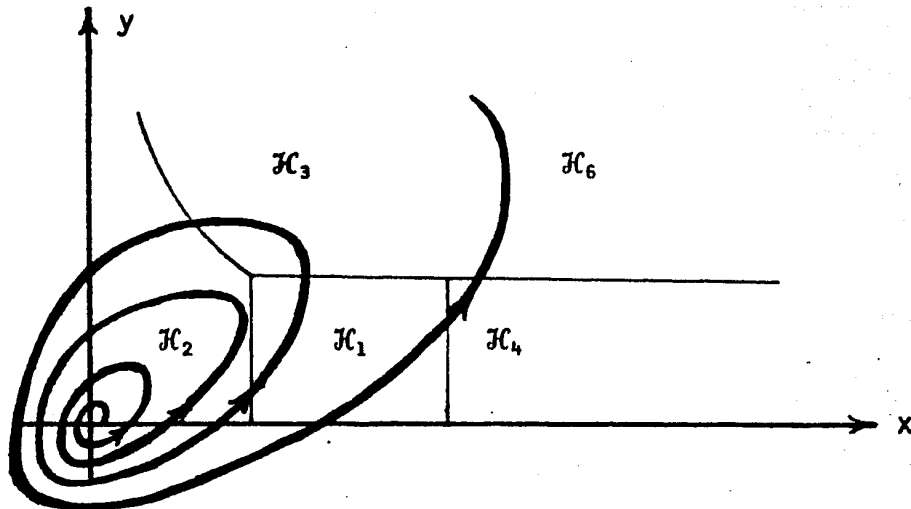
y las raíces son

$$\omega_1 = 1 - \frac{i\sqrt{3.6}}{2}$$

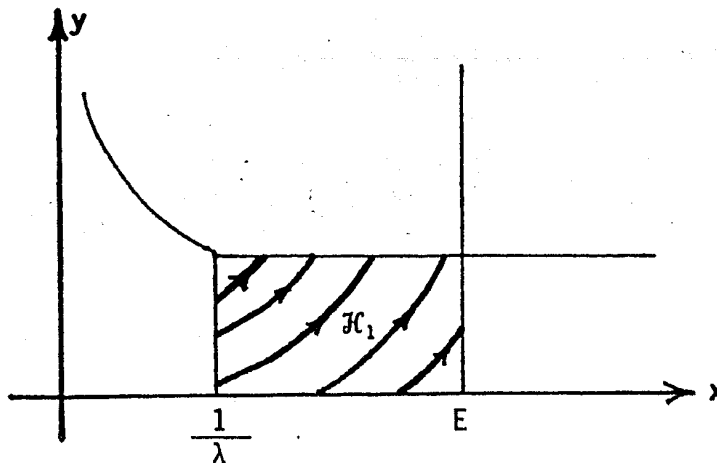
$$\omega_2 = 1 + \frac{i\sqrt{3.6}}{2}$$

es decir son complejos conjugados con partes reales positivas, entonces de acuerdo con los teoremas 5.1 y 5.2 del apéndice 5 el punto de

equilibrio $(0,0)$ es un *foco inestable* por lo que las trayectorias del sistema tendrán en el espacio fase un comportamiento parecido al que se muestra a continuación



Pero a nosotros sólo nos interesan las trayectorias que pasan por la región K_1 que como puede verse en la figura anterior tienen el siguiente aspecto:



Para la región K_2 se cumple el sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_2 = x - 0.08xy \\ \dot{y}_2 = 0.2xy - y \end{cases}$$

El punto de equilibrio se localiza en:

$$y_{02} = \frac{25}{2}, \quad x_{02} = 5.$$

El sistema (\dot{x}_2, \dot{y}_2) es un caso particular de (2.3) y en este caso de la ecuación $\det(A - \omega I) = 0$ obtenemos $\omega_1 = -i/\sqrt{2}$, $\omega_2 = i\sqrt{2}$; como vimos en el apéndice 5 sus trayectorias son curvas cerradas y el punto de equilibrio es un punto de equilibrio estable.

Para saber el sentido de las trayectorias usamos el criterio dado en el Capítulo 3, consistente en investigar la existencia de trayectorias que van de la región \mathcal{K}_2 a la región \mathcal{K}_3 , o viceversa. (Véase pág. 53). La existencia de una trayectoria que vaya de la región \mathcal{K}_2 a la región \mathcal{K}_3 queda dada por la condición,

$$\langle N_{21}, T_2 \rangle > 0$$

donde N_{21} es la normal a la frontera entre \mathcal{K}_1 y \mathcal{K}_2 dirigida hacia la región \mathcal{K}_1 y T_2 es el vector tangente a las trayectorias de la región \mathcal{K}_2 , entonces

$$N_{21} = (1, 0) \quad y \quad T_2 = (10 - 0.8y, y)$$

de este modo

$$\langle N_{21}, T_2 \rangle = 10 - 0.8y$$

y la condición

$$\langle N_{21}, T_2 \rangle > 0$$

se cumplirá para

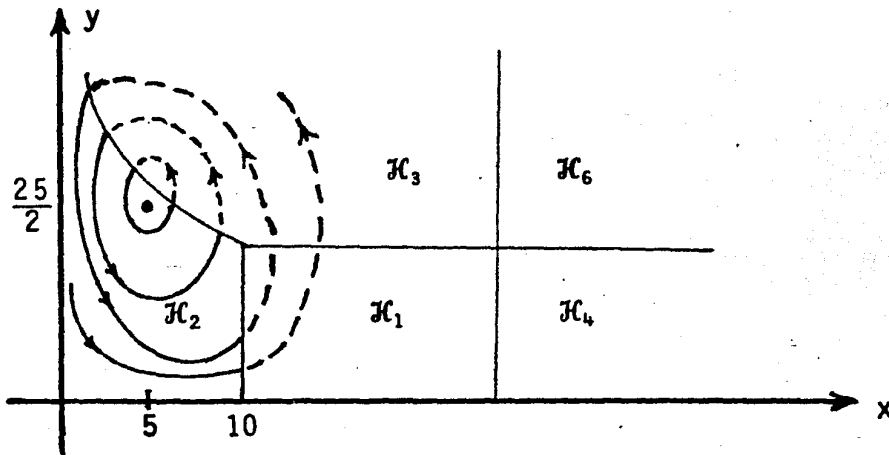
$$y < \frac{10}{0.8} = 12.5$$

Como la región \mathcal{K}_1 queda definida por las desigualdades

$$10 < x < 20$$

$$0 < y < 10$$

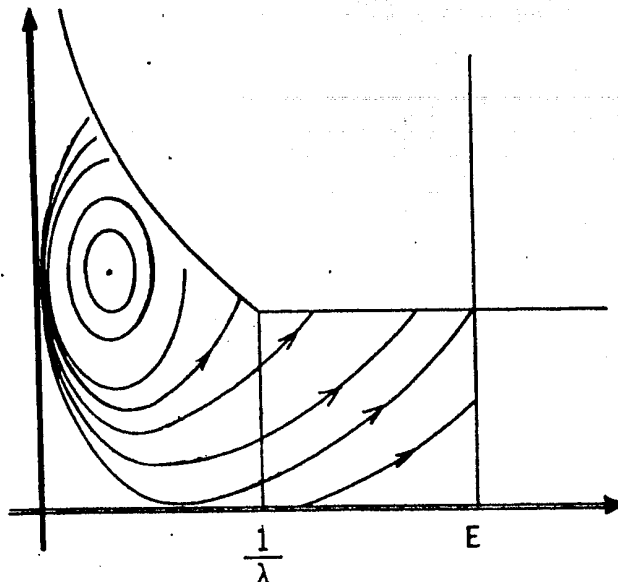
concluimos que el sentido de las trayectorias es de la región \mathcal{K}_2 a la región \mathcal{K}_1



Para la frontera entre las regiones \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_1 se tiene:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = 10 - 0.8y \\ \dot{y}_1 = y \end{cases} ; \begin{cases} \dot{x}_2 = 10 - 0.8y \\ \dot{y}_2 = y \end{cases}$$

de donde concluimos que las trayectorias que entran de la región \mathcal{K}_2 rumbo a la región \mathcal{K}_1 se conectan "suavemente" con las trayectorias de la región \mathcal{K}_1 pues para los puntos de la frontera los vectores tangentes a las trayectorias de las regiones \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_1 son iguales. Por lo tanto para \mathcal{K}_1 y \mathcal{K}_2 las trayectorias se comportan de la siguiente manera:



Para la región \mathcal{H}_3 tendremos el sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_3 = x - 8 \\ \dot{y}_3 = 20 - y \end{cases}$$

El punto de equilibrio será $x_{03} = 8$, $y_{03} = 20$ y, la ecuación característica; $\det(A - \omega I) = 0$ es en este caso:

$$\omega^2 - 2\omega - 159 = 0$$

de donde

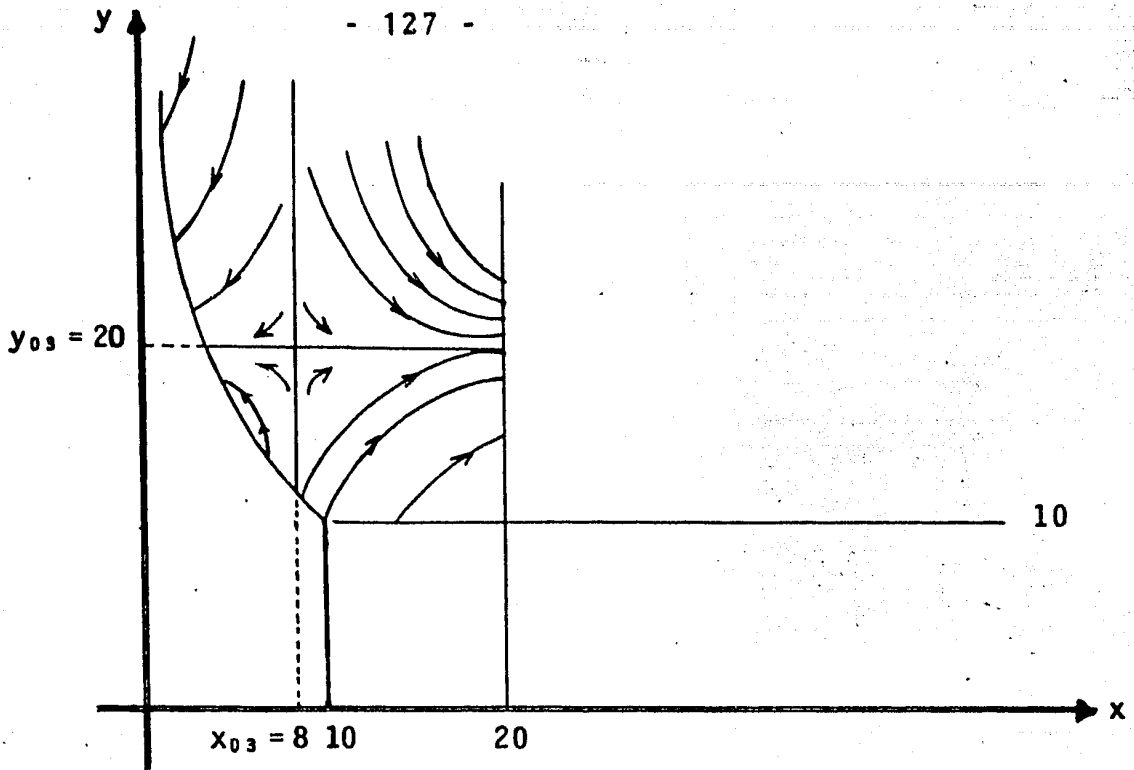
$$\omega_1 = 1 + 4\sqrt{10}$$

$$\omega_2 = 1 - 4\sqrt{10}$$

es decir, las raíces son reales y diferentes. Como $4\sqrt{10} > 1$ se tiene que

$$\omega_2 < 0 < \omega_1$$

por lo que viendo la tabla 5.1 del Apéndice 5 concluimos que el punto de equilibrio es un punto silla.



Nuevamente, para la frontera entre las regiones \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_3 se tendrá que $F = \lambda xy$ y entonces

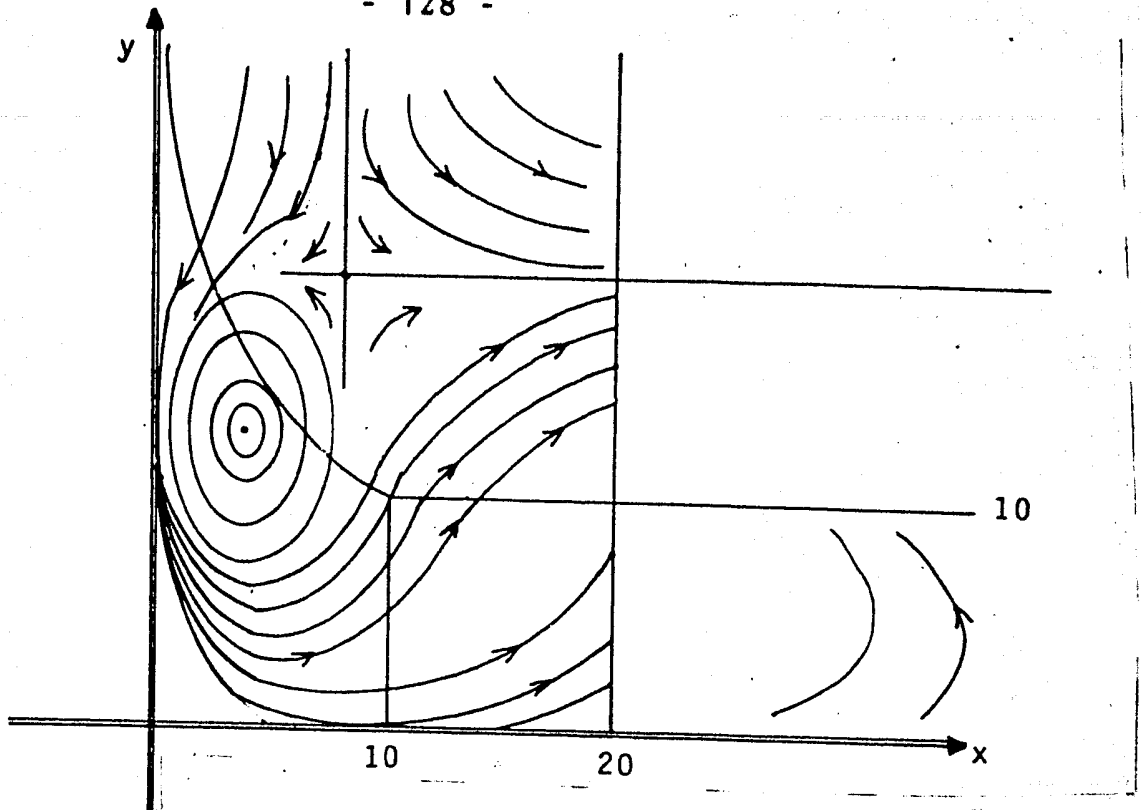
$$\begin{cases} \dot{x}_2 = x - 8 \\ \dot{y}_2 = 20 - y \end{cases} \quad \begin{cases} \dot{x}_3 = x - 8 \\ \dot{y}_3 = 20 - y \end{cases}$$

donde $xy = 100$.

Análogamente para la frontera entre las regiones \mathcal{K}_3 y \mathcal{K}_1 tendremos la condición $y = 10$ y así

$$\begin{cases} \dot{x}_3 = x - 8 \\ \dot{y}_3 = 10 \end{cases} \quad ; \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x - 8 \\ \dot{y}_1 = 10 \end{cases}$$

De esto se deduce que las trayectorias correspondientes a la región \mathcal{K}_3 conectan "suavemente" con las que entran a esa región provenientes de las regiones \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_1 y por consiguiente para las regiones \mathcal{K}_1 , \mathcal{K}_2 y \mathcal{K}_3 se tendrá el siguiente comportamiento global.



Para la región \mathcal{H}_4 , tenemos:

$$\dot{x}_4 = 40 - x - 0.8y$$

$$\dot{y}_4 = y$$

Las coordenadas del punto de equilibrio son: $x_{04} = 40$; $y_{04} = 0$.

Establezcamos la translación

$$x' = 40 - x$$

$$y' = y$$

así obtenemos

$$\begin{cases} \dot{x}'_4 = x' - 0.8y' \\ \dot{y}'_4 = y' \end{cases}$$

Por simplicidad, eliminemos las primas, así trabajaremos con el sistema equivalente:

$$\begin{cases} \dot{x}_4 = x - 0.8y \\ \dot{y}_4 = y \end{cases}$$

para este sistema lineal la ecuación característica es:

$$(1 - \omega)^2 - 8/10 = 0$$

de donde tendremos

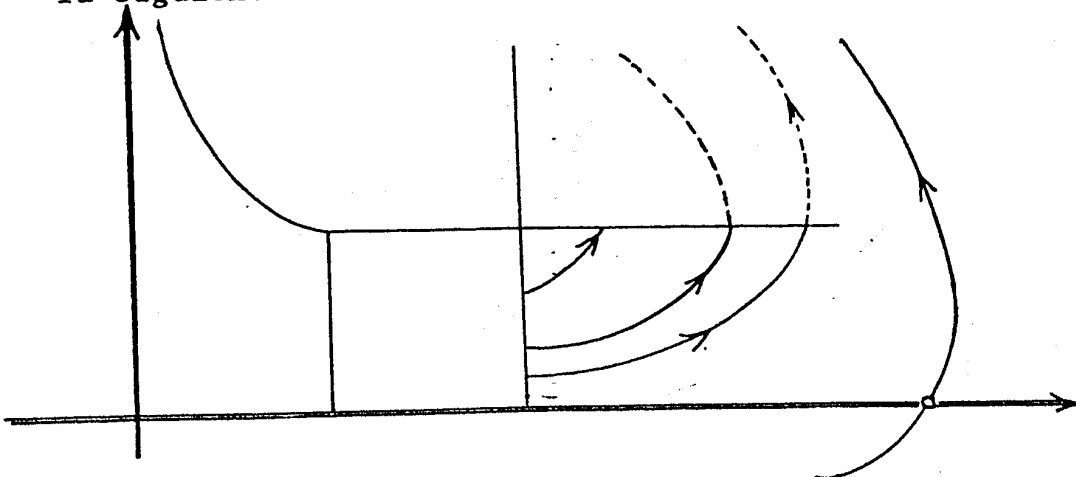
$$\omega_1 = 1 + 2/\sqrt{5}$$

$$\omega_2 = 1 - 2/\sqrt{5}$$

y por lo tanto

$$0 < \omega_1 < \omega_2$$

en la tabla 5.1 del Apéndice 5 vemos que este punto de equilibrio es un nodo inestable por lo tanto en esa región las trayectorias tendrán la siguiente forma:



Finalmente, para la región \mathcal{H}_6 tenemos

$$\begin{cases} \dot{x}_6 = 32 - x \\ \dot{y}_6 = 20 - y \end{cases}$$

por lo que las coordenadas del punto de equilibrio son: $x_{60} = 32$,
 $y_{60} = 20$ introduciendo la translación

$$\begin{cases} x' = x - 32 \\ y' = y - 20 \end{cases}$$

obtenemos el sistema equivalente

$$\begin{cases} \dot{x}' = -x' \\ \dot{y}' = -y' \end{cases}$$

eliminando las "primas" por simplicidad en la notación obtenemos:

$$\begin{cases} \dot{x} = -x \\ \dot{y} = -y \end{cases}$$

Para este sistema el polinomio característico será:

$$(\omega + 1)^2 = 0$$

de donde:

$$\omega_1 = \omega_2 = -1$$

en la tabla 5.1 del Apéndice 5 vemos que este caso corresponde a la existencia de un *nodo estable*.

Trabajemos con el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = -x \\ \dot{y} = -y \end{cases}$$

dividiendo las ecuaciones obtenemos

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

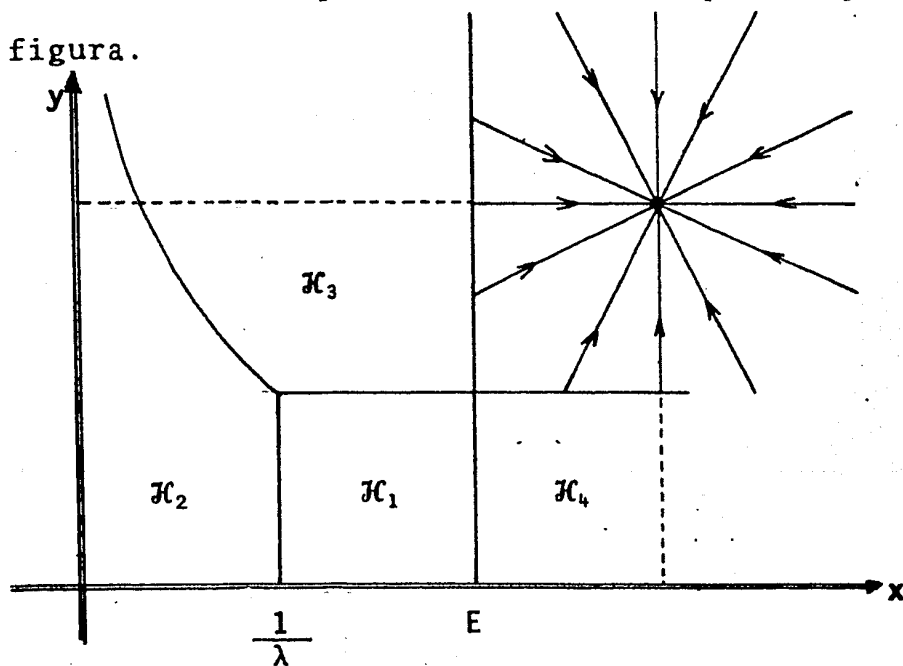
de donde

$$\ln |y| = \ln |x| + \ln c$$

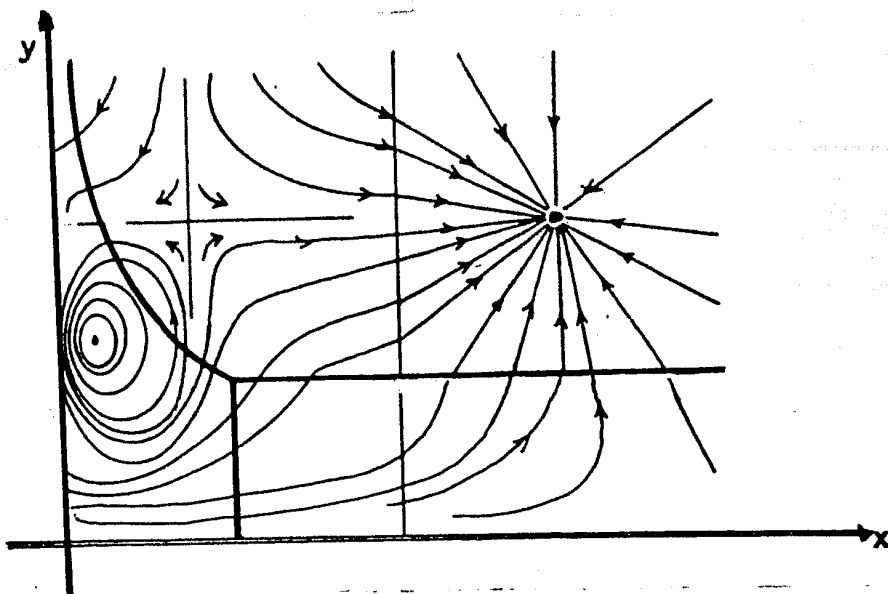
equivalentemente .

$$y = kx$$

Por lo tanto, las trayectorias son rectas que entran al punto de equilibrio cuando $t \rightarrow \infty$. El aspecto de las mismas puede apreciarse en la siguiente figura.



De nuevo podemos ver analizando los vectores tangentes a las trayectorias en las fronteras de la región \mathcal{H}_6 que las trayectorias conectan suavemente al pasar de las regiones \mathcal{H}_1 , \mathcal{H}_3 y \mathcal{H}_4 a la región \mathcal{H}_6 . Por lo tanto el comportamiento global de las trayectorias en las regiones \mathcal{H}_1 , \mathcal{H}_2 , \mathcal{H}_3 y \mathcal{H}_4 puede representarse de la siguiente manera:



Analizaremos a continuación las trayectorias de un modelo tipo M_2 para el cual los parámetros tienen los valores (Ejemplo 7):

$$k_1 = 2, \quad k_2 = 1, \quad k_3 = 0.3$$

$$l_3 = 3, \quad l_4 = 1, \quad \lambda = 0.05$$

$$E = 10, \quad F = 10$$

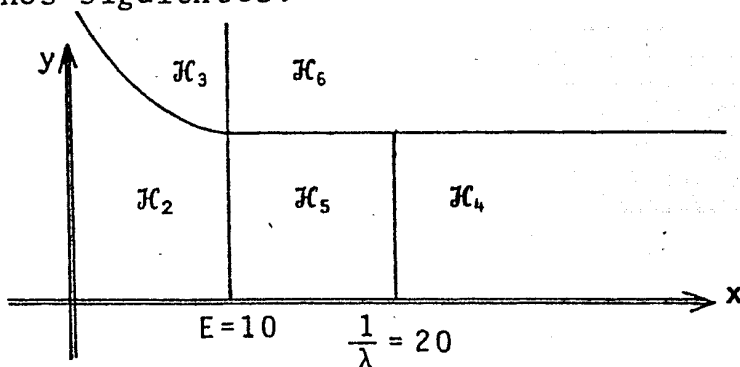
Luego de (3.3) de la página 46 necesitaremos

$$k_3 \lambda = 0.015 \quad ; \quad k_1 E = 20$$

$$l_3 \lambda = 0.15 \quad ; \quad l_3 F = 30$$

$$k_3 F = 3$$

En este caso tendremos $E < \frac{1}{\lambda}$, y aparecerán en el espacio fase las regiones siguientes:



y en cada región se cumplirán los siguientes modelos

$$\mathcal{K}_2 : \begin{cases} \dot{x}_2 = x - 0.015xy \\ \dot{y}_2 = 0.15xy - y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_3 : \begin{cases} \dot{x}_3 = x - 3 \\ \dot{y}_3 = 30 - y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_4 : \begin{cases} \dot{x}_4 = 20 - x - 0.3y \\ \dot{y}_4 = 2y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_5 : \begin{cases} \dot{x}_5 = 20 - x - 0.015xy \\ \dot{y}_5 = .15xy - y \end{cases}$$

$$\mathcal{K}_6 : \begin{cases} \dot{x}_6 = 17 - x \\ \dot{y}_6 = 30 - y \end{cases}$$

Tomemos el sistema en \mathcal{K}_2 :

$$\begin{cases} \dot{x}_2 = x - 0.015xy \\ \dot{y}_2 = 0.15xy - y \end{cases}$$

Los puntos de equilibrio son:

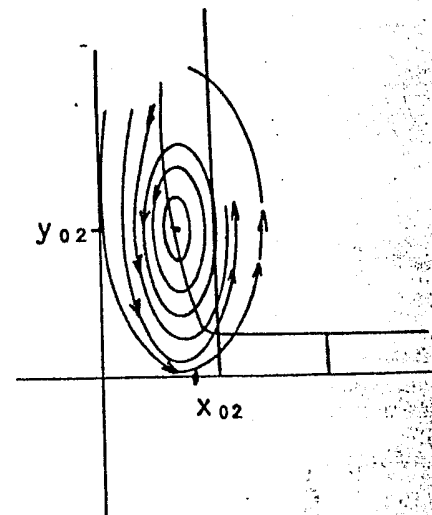
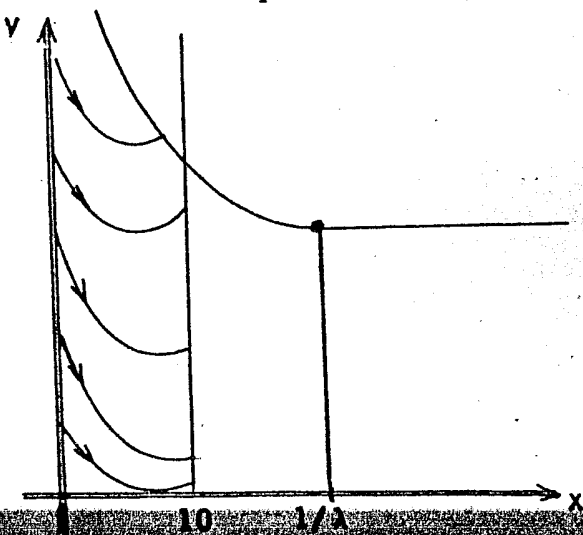
$$x_{02} = 6.6$$

$$y_{02} = 66.6$$

Las raíces del polinomio característico son:

$$\omega_1 = i \quad \text{y} \quad \omega_2 = -i$$

y como vimos en el Apéndice 5 las soluciones son curvas cerradas alrededor del punto de equilibrio.



Para el sistema

$$\dot{x}_3 = x - 3$$

$$\dot{y}_3 = 30 - y$$

El punto de equilibrio es: $x_{03} = 3$, $y_{03} = 30$, y las raíces del po linomio característico son:

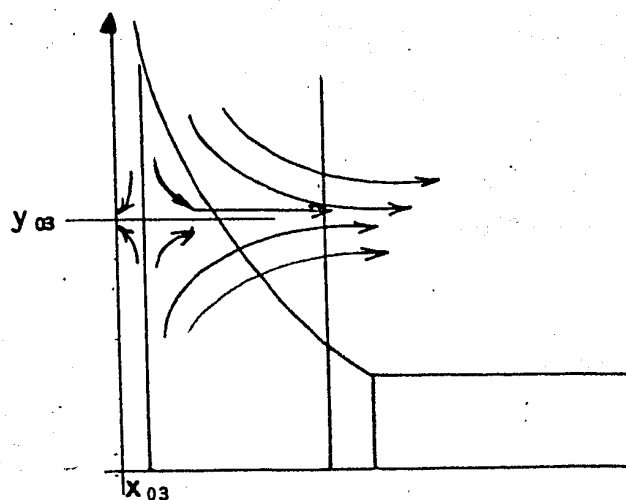
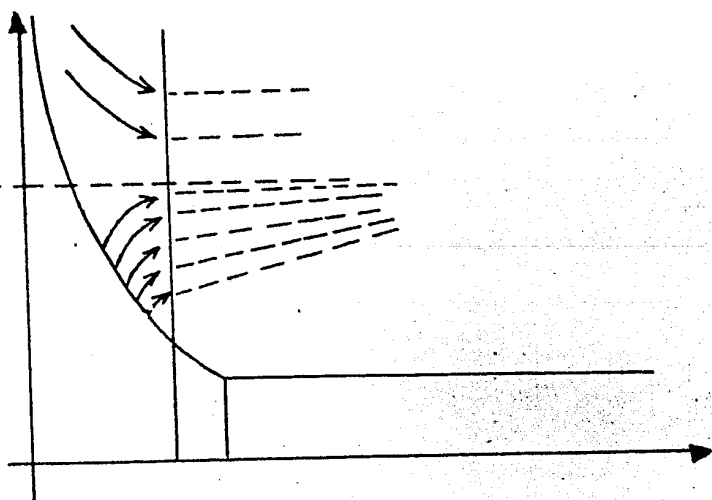
$$\omega_1 = 1$$

$$\omega_2 = -1$$

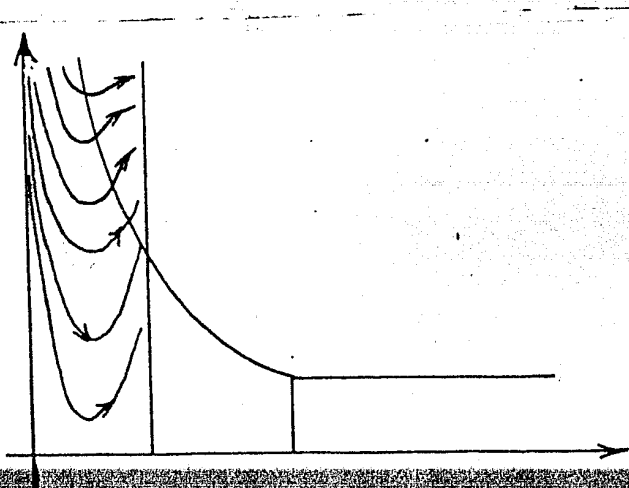
y obviamente

$$\omega_2 < 0 < \omega_1$$

Por lo que en este caso tenemos un punto silla



Para las regiones \mathcal{H}_2 y \mathcal{H}_3 tenemos el siguiente comportamiento



En la región \mathcal{H}_4 tenemos

$$\dot{x}_4 = 20 - x - 0.3y$$

$$\dot{y}_4 = 2y$$

El punto de equilibrio es $x_{04} = 20$; $y_{04} = 0$. Las raíces del polinomio característico son:

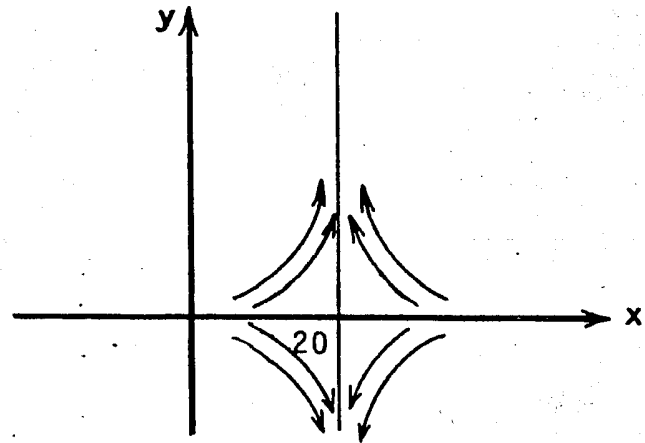
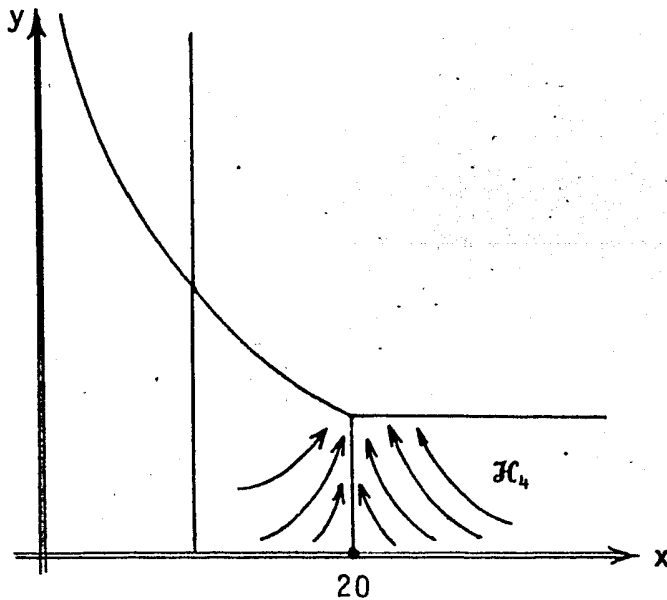
$$\omega_1 = \frac{1}{2} + \sqrt{7.8}$$

$$\omega_2 = \frac{1}{2} - \sqrt{7.8}$$

por lo tanto

$$\omega_2 < 0 < \omega_1$$

y consecuentemente el punto de equilibrio $(20, 0)$ es un *punto silla*.



Para $x > 20 + 0.3y$ se tendrá $\dot{x}_4 < 0$ y para $y > 0$ se tendrá que $\dot{y}_4 > 0$. Es por eso que en la región \mathcal{H}_4 las trayectorias tienen el sentido que se muestra en la figura anterior.

Para la región \mathcal{H}_5 tenemos:

$$\begin{cases} \dot{x}_s = 20 - x - 0.015yx \\ \dot{y}_s = 0.15xy - y \end{cases}$$

El punto de equilibrio se localiza en: $x_{05} = (100/15)$; $y_{05} = (290/15)$.

Expandiendo el sistema en series de Taylor alrededor del punto de equilibrio obtenemos:

$$\begin{cases} \dot{x}_s = (x - x_{05})(-1 - 0.015y_{05}) + (y - y_{05})(-0.015x_{05}) + \dots \\ \dot{y}_s = (y - y_{05})(0.15x_{05} - 1) + (x - x_{05})(0.15y_{05}) + \dots \end{cases}$$

de donde resulta el sistema equivalente

$$\begin{cases} \dot{x}_s = -\frac{129}{1000} x - \frac{y}{10} \\ \dot{y}_s = \frac{290}{100} x \end{cases}$$

cuyo polinomio característico es:

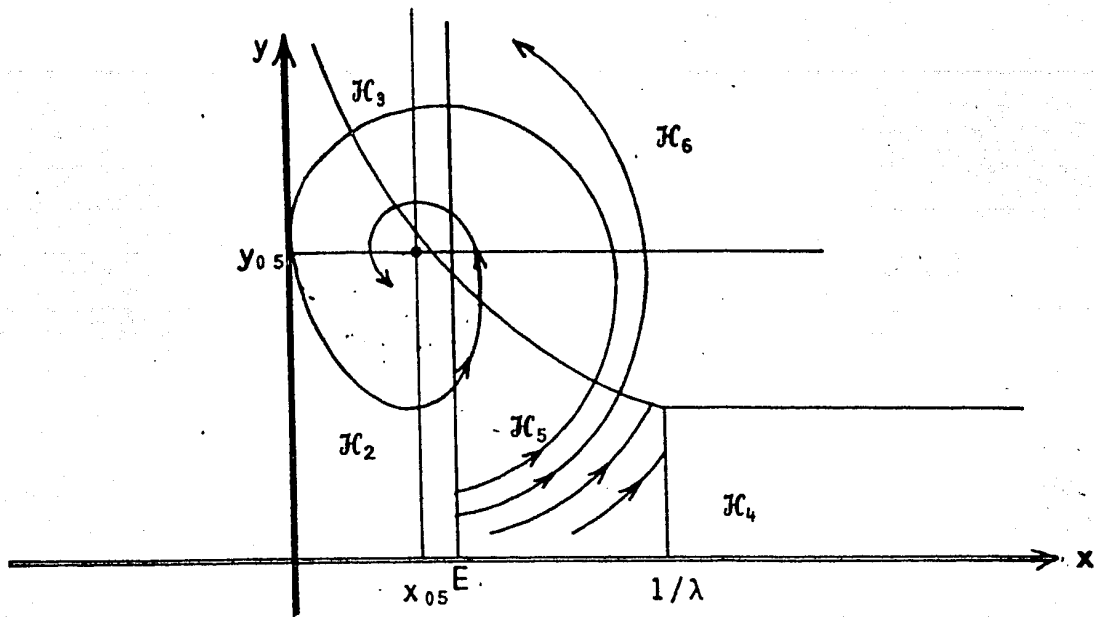
$$\omega_2 + \frac{129}{1000} \omega + \frac{290}{1000} = 0$$

de donde obtenemos:

$$\omega_1 = -0.0645 + i\sqrt{100\ 359} / 2000 .$$

$$\omega_2 = -0.0645 - i\sqrt{100\ 359} / 2000 .$$

por lo tanto tenemos que: $Re\omega_1 < 0$ y $Re\omega_2 < 0$ por lo que tendremos -- que el punto de equilibrio es un foco *estable* y la forma de las trayectorias en la región \mathcal{H}_s será como se muestra en la siguiente figura.



Para la región \mathcal{H}_6 tenemos:

$$\begin{cases} \dot{x}_6 = 17 - x \\ \dot{y}_6 = 30 - y \end{cases}$$

el punto de equilibrio tiene coordenadas $x_{06} = 17$; $y_{06} = 30$. Mediante la translación

$$\begin{cases} x' = x - 17 \\ y' = y - 30 \end{cases}$$

obtenemos el sistema equivalente

$$\begin{cases} \dot{x}_6 = -x \\ \dot{y}_6 = -y \end{cases} .$$

Al igual que en el modelo anterior el polinomio característico es

$$(\omega + 1)^2 = 0 .$$

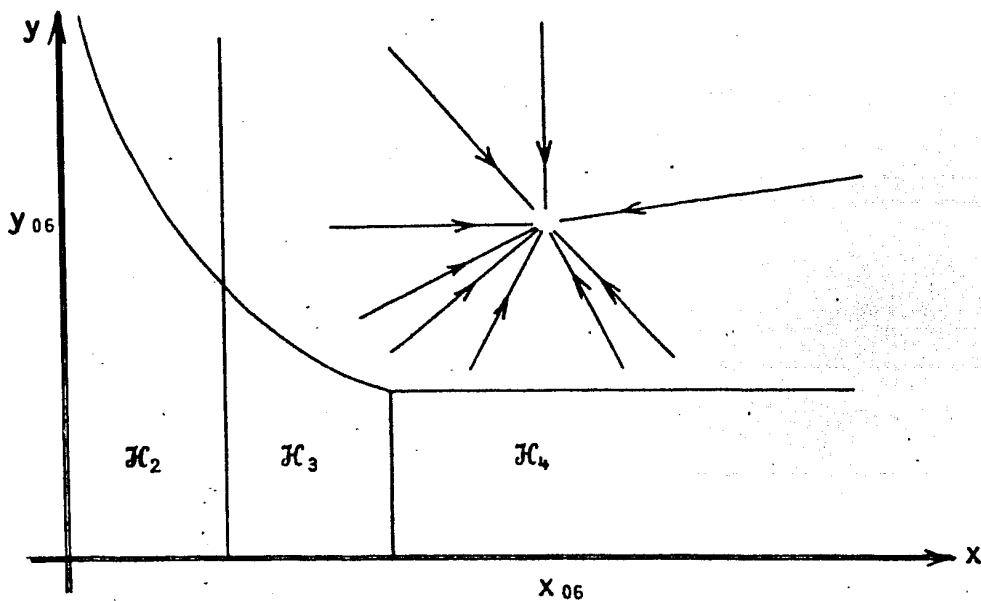
de donde

$$\omega_1 = \omega_2 = -1$$

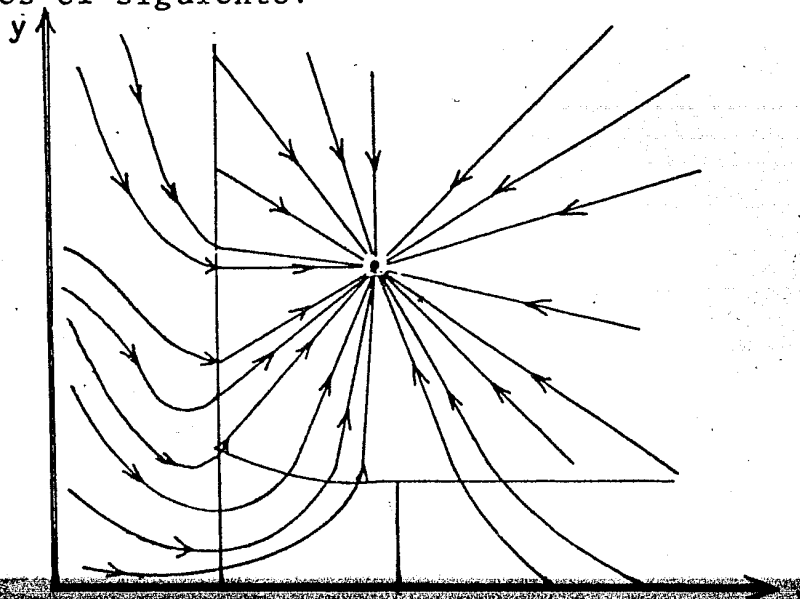
que corresponden a un *nodo estable*. Como ya hemos visto en el modelo anterior las trayectorias son las rectas

$$y = kx .$$

Dichas rectas "entran" hacia el punto de equilibrio por ser este un punto de equilibrio estable. Por consiguiente las trayectorias en la región \mathcal{H}_6 se comportan de la siguiente manera



El comportamiento del modelo analizado en las regiones \mathcal{H}_2 , \mathcal{H}_3 , \mathcal{H}_4 , \mathcal{H}_5 , \mathcal{H}_6 es el siguiente:



REFERENCIAS

- [1] LIEBIG J., *Die Grundsätze der Agricultur-Chemie*, Brunnswick, 1855.
- [2] VOLTERRA V., d'ANCONA V., *Les Assotiations Biologiques du point de vue mathematique*, Paris, 1935.
- [3] POLYETAYEV I.A., *Modeli Volterra "Jishnik-Zhertva" y Nekotorye ij Obobschenya s Ispolzovaniem Printsipa Libija*, ZHURNAL OBSHEI BIOLOGII, 1973, T.XXXIV, Nº 1, 43-57.
- [4] MORRIS W. HIRSCH and STEHEPHEN SMALE., *Differential Equations Dynamical Systems and Linear Algebra*, Academic Press.
- [5] HUREWICZ WITOLD , *Lectures on Ordinary Differential Equations*, MIT. Press.
- [6] IMAZ C., VOREL ZDENEK, *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias*, Limusa Willey.
- [7] ROSE L. SHEPLEY., *Differential Equations*, Ginn Blaisdel.
- [8] LUNA SOTO JOSE LUIS, *Modelos Topológicos en Biología*, Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM (1978).
- [9] PEREZ PASCUAL RAFAEL, *La Estabilidad Estructural en las Ecuaciones Diferenciales*, Comunicación Interna, Serie Conferencias, Nº 3, 1977, Fac. de -- Ciencias, UNAM.
- [10] SANCHEZ DAVID, *Ecuaciones Diferenciales y Crecimiento de Poblaciones*, Comunicación Interna Serie Conferencias, Nº25, 1978, Facultad de Ciencias, UNAM.
- [11] SUTTON B. y HARMAN P., *Fundamentos de Ecología*, Limusa-Willey.
- [12] ODUM P. EUGENE, *Ecología*, CECSA.
- [13] TERRADAS H., *Ecología hoy*, Omega.
- [14] SLOBOAKIN B. LAWRENCE, *Crecimiento y regulación de las poblaciones animales*, EUDEBA.
- [15] CLARK W. COLIN, *Mathematical Bioeconomics*, Pretince Hall.
- [16] MARGALEF R., *Ecología*, Ed. Omega.
- [17] DREUX PHILIPPE, *Introducción a la Ecología*, Alianza Editorial.
- [18] COURANT R., JOHN F., *Introducción al Cálculo y al Análisis Matemático*, Limusa.
- [19] HASSER, LASALLE, SULLIVAN, *Introducción al Análisis Matemático*.
- [20] ELGOLTZ, *Ecuaciones Diferenciales y Cálculo Variacional*.