29
21

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

UN CASO PARTICULAR DE LA DEPREDACION, DONDE LA ESTRATEGIA DE LA CAZA ES UNA FUNCION LINEAL POR PEDAZOS

T E S I S

Que para obtener el título de:

M A T E M A T I C O

P r e s e n t a :

Rosa María Martínez Armenta

México, D. F. 1986

I N D I C E

C A P I T U L O I

1. INTRODUCCION

El objetivo del trabajo es analizar un modelo matemático del fenómeno de depredación entre dos especies: depredadora y presa.

Por observaciones ecológicas se sabe de diversos tipos de estrategia de caza por parte de la especie depredadora; en términos matemáticos, esta estrategia se representa por medio de una función que asocia a la densidad promedio de la presa, el número de presas capturadas.

El modelo matemático, desarrollado en este trabajo, se describe mediante un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden, este sistema representa una generalización del sistema de Lotka-Volterra [Vol] ; a partir de él, se estudia, bajo ciertas suposiciones sobre la respuesta funcional, el comportamiento de las trayectorias. De esta manera la parte central y original de la tesis, consiste en la clasificación completa de las trayectorias.

La organización del trabajo es la siguiente:

En el capítulo I, se expone los antecedentes experimentales del fenómeno depredador-presa. En el capítulo II se presentan los resultados obtenidos por Harrison Har con respecto a la existencia de la función de Lyapunov en relación al sistema propuesto, y se contemplan aplicaciones que ilustran estos conceptos; después se analiza el sistema cuando la respuesta es la función lineal por pedazos, bajo la suposición de que existen dos puntos críticos distintos de cero; se encontro cuatro tipos de trayectorias y siete separatrices las trayectorias se localizan con respecto a las separatrices), que se caracterizan por

su comportamiento cuando el tiempo converge a $+\infty$ ó a $-\infty$.
Este estudio es una generalización del caso considerado por Svirezhev [Svi].

I ANTECEDENTES EXPERIMENTALES

La fluctuación de un número de animales, es determinada por un balance entre aquella capacidad animal para crecer y el medio ambiente que reprime este crecimiento. La depredación es uno de los procesos que interviene en dicho balance; en el presente estudio se aclaran las características de depredación , cuyo significado puede ser aplicado a consideraciones de poblaciones dinámicas.

Este trabajo muestra que en ciertos casos, el repentino traslado de depredadores, implica un rápido incremento en el número de presas de densidades persistentemente menores a los límites de la comida demandada. Aunque otros estudios han demostrado que existen más factores que tienen pequeñas funciones reguladoras, los depredadores parecen ser uno de los principales responsables de la regulación.

El estudio que se presenta: depredación de la mosca de los pinos europeos (Neodiprion sertifer) por pequeños mamíferos, fue ajustado por un comprensible análisis de depredación. Las dificultades prácticas concernientes a medir e interpretar los resultados de la población, fueron minimizadas, porque sólo se tomaron las propiedades del medio ambiente y las de la presa. El campo de trabajo se realizó en una área de tierra al suroeste de Ontario, en donde pinos escoceses han sido plantados en bloques de una superficie de 200 acres (40.469 áreas). la topogrfía plana y la práctica de plantar árboles de la misma edad y especie, a espacios de seis pies, ha producido un medio ambiente uniforme y notable . Además, como el trabajo fue concentrado en plantaciones de 15 a 20 años, el cierre de la corteza redujo la gran vegetación, dejando una simple capa de pinos en la tierra . La extremada simplicidad y uniformi dad de este medio ambiente facilitó el muestreo de la población y eliminó resultados complicados de cambio en la cantidad y clase de alimentos alternantes del de predador.

Las investigaciones fueron simplificadas aun más por las caracte - rísticas propias de la presa . Como la mayoria de los insectos, la mosca de los pinos europeos , ofrece un número de distintas mutaciones en el transcurso de su vida, que podrían ser susceptibles a la depredación. Los huevos dejados en los pinos empollan a principio de la primavera y se alimentan del follaje. Durante las dos primeras semanas de junio, la larva cae del árbol y evoluciona en capullo. Estos capullos de mosca, permanecen en la tierra hasta fines de septiembre cuando emergen como adultos. Observaciones en el campo y en el laboratorio mostraron que sólo una de estas mutaciones de la mosca, el capullo, fue atacado por pequeños mamíferos depredadores. Estos datos forman parte del trabajo que especifica el efecto de depredación de pequeños mamíferos sobre la mosca de los pinos europeos.

El número de capullos destruidos (la densidad de la presa destruida), pudo ser calculado al mismo tiempo que la densidad de la presa, ya que los pequeños animales mamíferos tienen el hábito de hacer una aper- muy característica en el capullo para sacar al insecto.

De nueve especies depredadoras que se observaron, sólo tres resultaron significantes para la mosca, las otras fueron consideradas de poca importancia por ser raras o hervíboras . La atención se concentro sobre las tres especies más numerosas de depredadores [Holly] : la musaraña enmascarada (sorex cinereus), la musaraña de cola corta (Blarina brevicauda talpoides) y el raton abeja (Peromyscus maniculatus bairdii).

A fin de cuenta se trata de una situación simple depredador- presa, en donde tres especies de pequeños mamíferos devoraron a una simple presa -capullos de mosca. La presencia de variables complicadas en más de una situación fueron tomadas constantes o ausentes por las características simples del medio ambiente y de la presa. Por fortuna , los pequeños mamíferos y los capullos pudieron ser manipulados con facilidad en experimentos de laboratorio, de tal mamera que el efecto de tales variables ausentes en el campo, pudieron ser valoradas. Esta mezcla de datos de campo y laboratorio proporcionan un comprensible esquema de depredación, el cual se mostrara para clarificar el papel que juegan los depredadores en la regulación de poblaciones y para mostrar teorías modificadas actuales de poblaciones dinámicas.

Después de medir las poblaciones de los pequeños mamíferos y delos capullos de N-sertifer, tanto en el campo como en el laboratorio, se identificaron dos factores numéricos-básicos que afecta la mortalidad de la presa como resultado de depredación: la densidad de la presa y ladel depredador.

Estas dos variables eseciales son las componentes básicas de depredación. La primera densidad de la presa, podría afectar el número de procesos y consumo de las presas por un sólo depredador.

Con las estimaciones sobre el número de depredadores, presas y presas destruidas, se pudo calcular el número de presas diariamente consumidas por depredador en diferentes densidades de capullos .

Se observa en la Fig. 1, cómo el número de capullos consumidos por

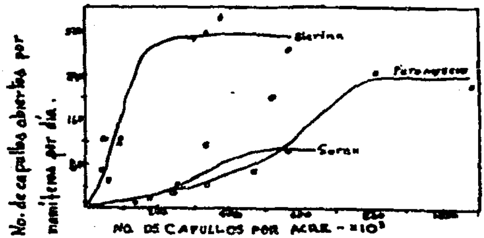


Fig. 1 Respuesta funcional de Blarina, Sorex y Peromiscus en áreas 1, 2, y 3.

cada especie creció cuando la densidad de los capullos crecía hasta un consumo máximo diario, el cual corresponde en aproximación, al máximo consumo en cualquier día por animal enjaulado.

La curva de Sorex resulta del método de cálculo, éste fue diferente al que se empleo para las otras dos especies. Las otras dos curvas difieren por ser de especies distintas.

La existencia de tales respuestas a cada una de las densidades de los capullos fueron demostradas por datos obtenidos del análisis de los estómagos satisfechos. El porcentaje de ocurrencia y el porcentaje de volumen de diferentes alimentos que se encontraron en los estómagos del Peromyscus capturado inmediatamente des-pués de la larva y dos meses más tarde se muestra en la Tabla 1. Cuando las densidades de los capullos-fueron muy altas, inmediatamente después de la gota de larva, los porcentajes de ocurrencia y de volumen de N. sertifer material fue muy alto. Dos meses mas tarde cuando varios factores de mortalidad actuaron.

Tabla I

Contenidos estomacales de Peromyscus inmediatamente después de la gota de larva y dos meses más tarde.

Tiempo atrapado	No. Aprox. de capullos por acre.	No. de estómagos	Análisis	Plantas	N. certifer	otros insectos	total de insectos
Junio 16-21	600 000	19	% de ocurrencias	37 %	95 %	58 %	100 %
Ago. 17-19	300000	14		79 %	60 %	64 %	86 %
Jun. 16-21	600000	19	% de volumen	5 %	71 %	24 %	95 %
Ago. 17-19	300000	14		47 %	19 %	34 %	53 %

sobre los capullos, su densidad disminuyó y N.sertifer fue una comida menos importante en la lista.

Respuestas similares han sido demostradas en experimentos de laboratorio con tres Peromyscus, Fig. 2.

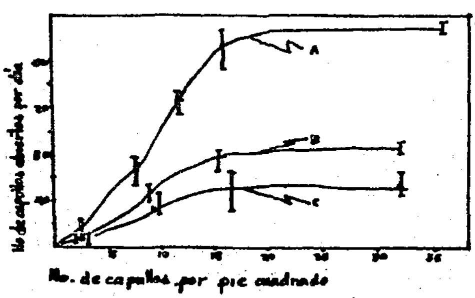


Fig. 2 Respueta funcional de tres Peromyscus enjaulados (se muestran medias y rangos).

Los efectos de cambio en la densidad de la presa no es necesario que se restrinja en exclusiva al consumo de la presa por un depreda-

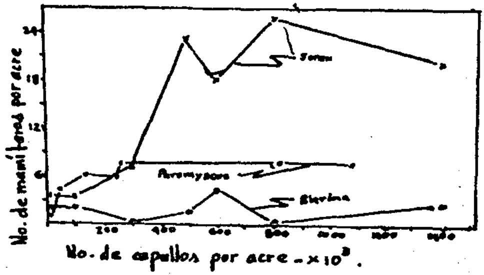


Fig. 3. Respuestas númericas de Blarina, Sorex y Peromyscus.

dor. La densidad de los depredadores también puede ser afectada, ésto puede ser demostrado por la relación entre el número de depredadores por acre y el número de capullos por acre. Unicamente los datos obtenidos en plantaciones mayores de 12 años, son incluidos como poblaciones de pequeños mamíferos, las que fueron más estables en estas áreas. Los datos de las tres más importantes especies son mostrados en las curvas de la Fig. 3, en donde cada punto representa la más alta población de verano, observada en diferentes plantaciones o en la misma plantación en diferentes años.

Se han demostrado dos respuestas para cambios en la densidad de la presa. La primera es un cambio en el número de presas consumidas por un depredador, y la segunda es un cambio en la densidad de depredadores.

Solomon [Sol] reconoció la doble naturaleza de la respuesta al cambio de la densidad de la presa, y aplicó el término de respuesta funcional al cambio en el número de presa consumida por un sólo depreda -

dor, y el término de respuesta numérica al cambio en la densidad de depredadores.

Para una adecuada descripción de la depredación , es esencial considerar el efecto de la densidad del depredador.

Para situaciones simples, donde la densidad del depredador no afecta, en gran parte, al consumo por individuos, el total de depredación puede ser expresada de manera simple, como la combinación de las dos respuesta. Por ejemplo, si para una densidad de la presa la respuesta funcional es de 100 capullos abiertos por un depredador en un día, y la respuesta numérica es tal que la densidad del depredador es 10, entonces el total de consumo diario sería 100 x 10 . En otras situaciones, un crecimiento en la densidad del depredador, podría ocacionar una competencia, por lo cual el consumo de presas por cada depredador podría disminuir significantemente. Este efecto puede ser incorporado en nuestro esquema adoptando métodos más complejos para la combinación de las respuestas funcional y numérica.

Esta sección fue introducida con una lista de posibles variables que podrían afectar la depredación. De ésas, únicamente resultaron las más esenciales: densidad de la presa y del depredador, así que las características básicas de depredación pueden ser atribuídas a los efectos de esas dos variables. Se ha demostrado que hay dos respuestas para la densidad de la presa. El incremento del número de presas en promedio consumidas por un depredador, cuando la densidad de la presa aumenta, es llamada la respuesta funcional. Mientras el cambio en la densidad de los depredadores es llamada la respuesta numérica. La cantidad total de depredación ocurrida para cualquier densidad, resulta de una combinación de las dos respuestas, y el método de combinación estaría determinado por la manera en que la densidad del depredador afecta al consumo. Este esquema, por lo tanto, describe los efectos de las variables básicas, no complicadas por efectos auxiliares. Así las dos respuestas, la funcional y la numérica, pueden ser consideradas las componentes básicas de depredación.

A partir de este momento , únicamente nos concretaremos al estudio de la respuesta funcional.

Se pudo concluir , que hay tres formas básicas de la respuesta funcional:

i) La más sencilla, matemáticamente, podría ser mostrada por un depredador cuya forma de busqueda fue aleatoria y cuya razon de busqueda permaneció constante en todas las densidades de la presa. El número de presas destruidas podría ser directamente proporcional a la densidad de la presa, para que la fase de levantamiento pudiera ser una linea recta. Ricker [Ri] postuló este tipo de respuesta para cierta pesca sobre una clase de salmón. Fig. 4

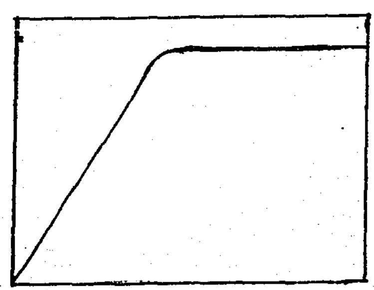


Fig. 4

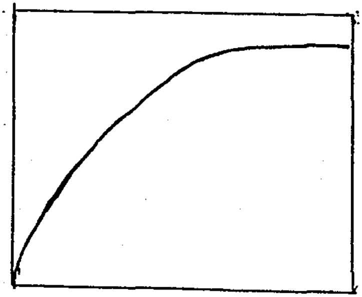


Fig. 5

ii) Una forma más compleja de la respuesta funcional ha sido demostrada en experimentos de laboratorio por De Bach y Smith [ByS], Ullyett [Ull] y Burnett [Bur] para un número de insectos parásitos. En cada caso el número de presas atacadas por depredador creció muy rápidamente con un crecimiento inicial en la densidad de la presa, y después más lento aproximandose a un nivel fijo. Por consiguiente las razones de captura disminuyeron conforme la densidad de la presa aumentaba, (vease Fig. 5).

iii) La última respuesta funcional ha sido descubierta para algunos pequeños mamíferos. Estas respuestas funcionales están representadas por una curva sigmoidal, así observamos que las razones de captura en un principic aumenta cuando aumenta la densidad de la presa y después decrece, (vease Fig, 6).

Este es el caso en el que se considera un "umbral de seguridad ". Las presas son más vulnerables arriba y menos vulnerables abajo de es-

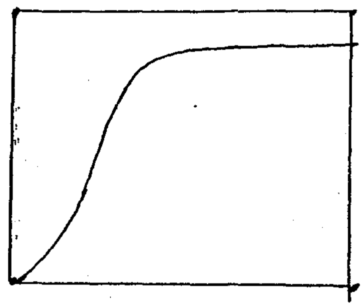


Fig. 6

te umbral. Este " umbral de seguridad " esta determinado por el número de nichos habitables, seguros en el medio ambiente. Por ésta razón cuando la densidad de la presa es alta , algunos individuos están forzados en áreas expuestas,donde la captura del depredador es muy rápida, cuando la densidad de la presa es muy baja , la probabilidad de captura es casi nula.Este umbral de seguridad esta marcado en la Fig.7 por la linea vertical punteada.

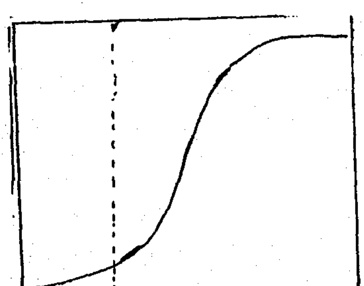


Fig. 7

C A P I T U L O   I I

1. Una función de Lyapunov para modelos depredador-presa.

El modelo considerado para el estudio depredador-presa esta dado por el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= rV - f(V)P \\ \dot{P} &= bf(V)P - dP \quad , \end{aligned} \tag{1.1}$$

donde V es el número de presas y P el número de depredadores. El término rV es el crecimiento de la población de la presa en ausencia del depredador en su forma malthusiana, y el término dP es la razón de la mortalidad del depredador en ausencia de la presa. Como $f(V)$ es la respuesta funcional es decir, es el promedio de presa consumidas por depredador por unidad de tiempo, podremos decir que el término $f(V)P$ representa la biomasa de presas consumidas en cada momento. El término $bf(V)P$ es la conversión de la biomasa de la presa en la biomasa del depredador, b es el coeficiente de la convesión.

En nuestro estudio vamos a investigar la evolución del sistema (1.1) bajo ciertas hipótesis sobre la función $f(V)$.

Para hacer el análisis de la estabilidad del estado de equilibrio, de estos sistemas que describen la dinámica de poblaciones que interactuan (en particular depredador-presa), ütilizaremos el método de la función de Lyapunov .

El uso explícito o implícito de las funciones de Lyapunov tienen una larga historia. Esta empezo con Vito Volterra [Vol] en 1931, quien las usa como primeras integrales o constante de movimiento asociadas al sistema depredador-presa:

$$\dot{V} = rV - aVP$$

$$\dot{P} = baVP - dP$$

Una característica matemática de esas funciones es que son excelentes auxiliares en el análisis de la estabilidad del equilibrio y cuya virtud es que no se requiere del conocimiento de las soluciones del sistema en cuestión.

En 1979 Harrison [Ha] presentó una función de Lyapunov para una clase amplia de modelos de depredador-presa, cuyo origen proviene de la generalización de las ecuaciones de Lotka-Volterra:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= a(V) - f(V)b(P) \\ \dot{P} &= n(V)g(P) - c(P) \quad , \end{aligned} \tag{1.2}$$

La deducción de esta función de Lyapunov se logra de la siguiente forma:

$f(V)$, $n(V)$ y $b(P)$ son todas funciones no decrecientes, definidas para valores de $V \geq 0$ y $P \geq 0$, lo cual es razonable por la interpretación biológicas de $f(V)$, $n(V)$ y $b(P)$. Supongase que existe un punto de equilibrio $(\overline{V},\overline{P})$ del sistema (1.2) donde $\overline{V} > 0$ y $\overline{P} > 0$, y que $f(V)$ y $g(P)$ son funciones positivas.

Lema 1.1 . Supongase $\left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[V - \overline{V}\right] > 0$ para $V \neq \overline{V}$ y que $\left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[P - \overline{P}\right] > 0$ para $P \neq \overline{P}$. La función :

$$H(V,P) = \int_{\overline{V}}^{V} \frac{n(x) - n(\overline{V})}{f(x)}\,dx + \int_{\overline{P}}^{P} \frac{b(x) - b(\overline{P})}{g(x)}\,dx \tag{1.3}$$

es cero en $(\overline{V},\overline{P})$ y positiva en cualquier otro punto (V,P) . Por lo tanto si $|V - \overline{V}|$ ó $|P - \overline{P}|$ crecen, entonces $H(V,P)$ también crece.

Si $\left(V(t), P(t)\right)$ es una solución del sistema (1.2), entonces la derivada de H a lo largo de las soluciones de (1.2) es:

$$\dot{H}(t) = \text{grad } H\left(V(t),P(t)\right) \cdot \left(\dot{V}(t),\dot{P}(t)\right)$$

es decir,

$$\dot{H} = \left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})}\right] + \left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[\frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right] \tag{1.4}$$

Demostración: es claro que $H(\overline{V},\overline{P}) = 0$, esto se debe a como esta definida la función. Y que las integrales en (1.3) tienen los mismos signos que $V - \overline{V}$ y $P - \overline{P}$, las integrales son positivas y crecen si $|V - \overline{V}|$ y $|P - \overline{P}|$ crecen ; en realidad ésto implica, que como las funciones f, n, b son todas no decrecientes y además $f(V)$ y $g(P)$ son positivas, por hipótesis tenemos:

si $V < \overline{V}$ entonces $n(V) < n(\overline{V})$ y $\displaystyle\int_{\overline{V}}^{V} \frac{n(x) - n(\overline{V})}{f(x)}\,dx > 0$;

además crece la integral si $|V - \overline{V}|$ crece .

Ahora si $V > \overline{V}$ entonces $n(V) > n(\overline{V})$ y $\displaystyle\int_{\overline{V}}^{V} \frac{n(x) - n(\overline{V})}{f(x)}\,dx > 0$

y la integral crece si $|V - \overline{V}|$ crece.

Lo mismo acontece para la segunda integral de la función (1.3).

Usando las relaciones de equilibrio :

$$\begin{aligned} b(\overline{P}) &= \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})} \\ n(\overline{V}) &= \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})} \end{aligned} \tag{1.5}$$

Las ecuaciones (1.2) pueden ser escritas en la forma:

$$\dot{V} = \left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})} - b(P) + b(\overline{P})\right] f(V) \qquad (1.6)$$

$$\dot{P} = \left[n(V) - n(\overline{V}) + \frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right] g(P)$$

Sustituyendo (1.5) en la fórmula :

$$\dot{H} = \frac{\partial H}{\partial V}\dot{V} + \frac{\partial H}{\partial P}\dot{P}$$

llegamos a la ecuación :

$$\dot{H} = \frac{n(V) - n(\overline{V})}{f(V)}\dot{V} + \frac{b(P) - b(\overline{P})}{g(P)}\dot{P} = \left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})} - b(P) + b(\overline{P})\right] + \left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[n(V) - n(\overline{V}) + \frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right]$$

$$= \left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})}\right] - \left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[b(P) - b(\overline{P})\right] + \left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[n(V) - n(\overline{V})\right] + \left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[\frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right]$$

$$= \left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})}\right] + \left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[\frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right]$$

resulta la ecuación (1.4) . La cual - según el teorema de estabilidad de Lyapunov - para que nos sea útil debe ser definida negativa, en el siguiente teorema ésto sera demostrado.

Teorema 1.2 . Supongase que $[n(V) - n(\overline{V})][V - \overline{V}] > 0$ para $V \neq \overline{V}$ y que $[b(P) - b(\overline{P})][P - \overline{P}] > 0$ para $P \neq \overline{P}$., y que en una vecindad de $(\overline{V}, \overline{P})$, $\frac{a(V)}{f(V)}$ y $\frac{c(P)}{g(P)}$ son ambas no crecientes con una de ellas estrictamente decreciente. Entonces el punto de equilibrio $(\overline{V}, \overline{P})$ es asintoticamente estable. Antes de comenzar la demostración : Se considera a V_L y P_L como los valores más pequeños y V_M y P_M como los valores más grandes, respectivamente tales que :

$$\left.\begin{array}{lll} a(V) \geq b(\overline{P})\, f(V) & \text{para} & V_L < V < \overline{V} \\ a(V) \leq b(\overline{P})\, f(V) & \text{para} & \overline{V} < V < V_M \end{array}\right\} (1.7a)$$

$$\left.\begin{array}{lll} c(P) \geq -\, n(\overline{V})\; g(P) & \text{para} & P_L < P < \overline{P} \\ c(P) \leq -\, n(\overline{V})\; g(P) & \text{para} & \overline{P} < P < P_M \end{array}\right\} (1.7b)$$

con que cualquiera de las dos desigualdades (1.7a) o (1.7b) sea estricta, acordaremos que $\frac{a(V)}{f(V)}$ ó $\frac{c(P)}{g(P)}$ es estrictamente decreciente; y sea —

$u = \min\left\{H(V_L, \overline{P}),\ H(V_M, \overline{P}),\ H(\overline{V}, P_L),\ H(\overline{V}, P_M)\right\}$. El dominio de atracción (cuenca) de $(\overline{V}, \overline{P})$ incluye al conjunto $D_u = \left\{(V,P) : H(V,P) < u\right\}$. ver Fig. 1 .

Demostración: Las hipótesis garantizan que ambos términos de la ecuación (1.4) para $\dot{H}$ son no positivos. Aplicando las ecuaciones (1.5)y(1.7) en (1.4) demostraremos que:

$$\dot{H} \leq 0 \quad \text{sobre} \quad N = \left\{(V,P) : V_L < V < V_M ,\ P_L < P < P_M\right\} \qquad (1.8)$$

Considerando los puntos que pertenecen a dicha vecindad (N) del punto $(\overline{V}, \overline{P})$, en la cúal, por hipótesis de la monotonicidad de $n(V)$, $\frac{a(V)}{f(V)}$, $b(P)$ y $\frac{c(P)}{g(P)}$ tenemos que :

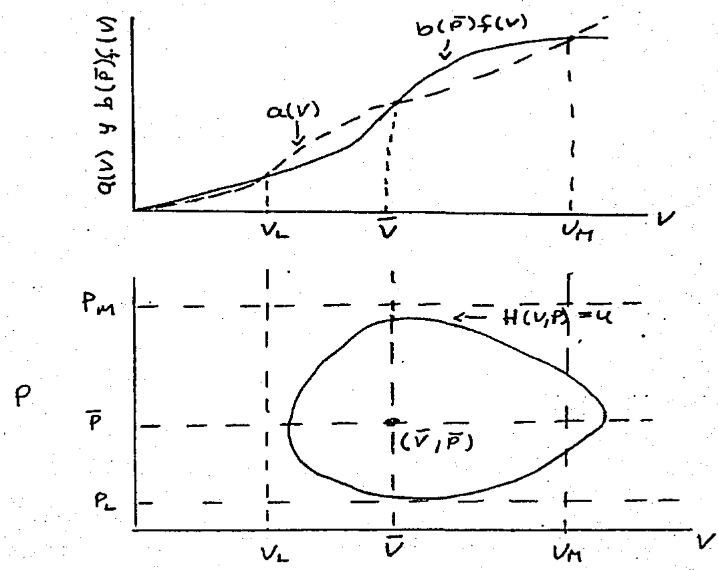


Fig. 1 . El dominio de atracción contiene al más grande de los conjuntos definidos por $H(V,P)<u$ que está contenido en el conjunto $V_L<V<V_M$, $P_L<P<P_M$ en donde V_L, V_M están definidos por la intersección de las curvas $b(\overline{P})f(V)$ y $a(V)$, y P_L, P_M por la intersecció de $c(P)$ y $-d(\overline{V})\,g(P)$ (vea las ecuaciones de (1.7)). Har

$$\left[n(V) - n(\overline{V})\right]\left[\frac{a(V)}{f(V)} - \frac{a(\overline{V})}{f(\overline{V})}\right] \leq 0 \qquad (1.9)$$

$$\left[b(P) - b(\overline{P})\right]\left[\frac{c(P)}{g(P)} - \frac{c(\overline{P})}{g(\overline{P})}\right] \leq 0$$

si una de las funciones $\frac{a(V)}{f(V)}$, $\frac{c(P)}{g(P)}$ es estrictamente monótona, entonces una de las desigualdades de (1.9) es estricta. Luego de (1.4) concluimos que $\dot{H}<0$, ésto quiere decir que las trayectorias del sistema (1.2) entran al dominio:

$B_h \overset{def}{=} \left\{(V,P): \; H(V,P) < h\right\}$ en la vecindad del punto $(\overline{V},\overline{P})$, es decir para h bastante pequeño B_h converge al punto $(\overline{V},\overline{P})$. Si no fuera así, existirían puntos (V_n,P_n) tales que $H(V_n,P_n)\longrightarrow 0$ y (V_n,P_n) no tenderían a $(\overline{V},\overline{P})$ lo cual indica que si:

$$|V_n - \overline{V}| + |P_n - \overline{P}| \geq \epsilon \qquad , \; n = 1, 2, 3,\ldots$$

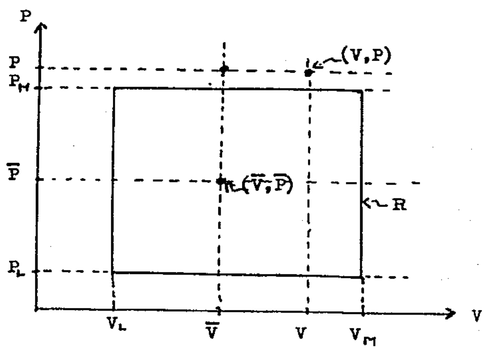
entonces por lo menos $|V_n - \overline{V}| \geq \frac{\epsilon}{2}$ o $|P_n - \overline{P}| \geq \frac{\epsilon}{2}$;

para simplificar supondremos que $|V_n - \overline{V}| \geq \frac{\epsilon}{2}$, entonces

$$H(V_n,P_n) \geq \int_{\overline{V}}^{V_n} \frac{n(x) - n(\overline{V})}{f(x)}\,dx \geq \int_{\overline{V}}^{\overline{V}+\frac{\epsilon}{2}} \frac{n(x) - n(\overline{V})}{f(x)}\,dx > 0$$

lo cual contradice que $H(V_n,P_n)\longrightarrow 0$. Ahora cuando $V = \overline{V}$ obtendremos que $\dot{H} = 0$.

Demostraremos que D_u pertenece a la cuenca del punto $(\bar{V},\bar{P})$.



Sea $u = \min\left\{ H(V_L,\bar{P}),\ H(V_M,\ \bar{P}),\ H(\bar{V},P_L),\ H(\bar{V},P_M) \right\}$. Y deno - taremos por D_r al conjunto $D_r = \left\{(V,P):\ H(V,P) \leq r\right\}$ con $r<u$, entonces se demostrará que D_r está contenido en el rectángulo R.

Supongase que D_r no está contenido en el rectángulo R, y entonces existe un punto $(V,P) \notin R$, y que $H(V,P) = r<u$; si $V>\bar{V}$, $P>P_M$ en virtud de la monotonicidad de la función H obtenemos:

$$u>r < H(V,P) > H(\bar{V},P) > u$$

lo cual indica una contradicción.

A. <u>Aplicaciones</u>:

Una aplicación es: al utilizar el resultado anterior (la función de Lyapunov para el sistema depredador-presa), se verificará lo que realizo Volterra [Vol] .

Si $a(V) = rV$, $f(V) = a_oV$, $b(P) = P$, $n(V) = b_oa_oV$, $g(P) = P$

$c(P) = d$, entonces:

$$H(V,P) = \int_{\bar{V}}^{V} \frac{bo\ ao\ X - bo\ ao\ \bar{V}}{ao\ X}\, dX \quad + \quad \int_{\bar{P}}^{P} \frac{X - \bar{P}}{X}\, dX$$

$$= bo \int_{\bar{V}}^{V} \left(1 - \frac{\bar{V}}{X} \right) dX \quad + \quad \int_{\bar{P}}^{P} \left(1 - \frac{\bar{P}}{X} \right) dX$$

$$= bo \left[(V-\bar{V}) - \bar{V} \log \frac{V}{\bar{V}} \right] \quad + \quad (P-\bar{P}) - \bar{P} \log \frac{P}{\bar{P}} \qquad (1.10)$$

Si en el sistema (1.2) sustituímos las funciones de arriba, obtendremos el sistema de Lotka-Volterra [Vol] . En éste caso $\frac{a(V)}{f(V)}$ y $\frac{b(P)}{c(P)}$ son constantes, y por lo tanto de (1.4) se sigue $H(V, P) = 0$, lo que quiere decir que la función de Lyapunov ; $H(V,P)$ es igual a la conocida primer integral de Volterra (constante de movimiento), que tiene la forma:

$$H(V,P) = d \log V + r \log P - ao\,(bo\, V + P) = \text{cte.} \qquad (1.11)$$

ya que $\bar{V} = \frac{d}{ao\ bo}$, $\bar{P} = \frac{r}{ao}$ y al dividir (1.11) por ao se obtiene:

$$H(V,P) = bo\bar{V} \log V + \bar{P} \log P - bo\, V - P = \text{cte.}$$

$$H(V,P) = bo\,(V - \bar{V} \log V) + (P - \bar{P} \log P) = \text{cte.}$$

Las trayectorias del sistema son las curvas de nivel de la función H, las cuales son curvas cerradas que rodean el punto ($\bar{V}$, $\bar{P}$). Veáse la Fig, 3a , b .

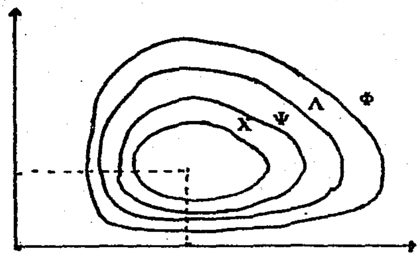


Fig. 3a. X, Ψ, Λ, Φ son integrales particulares del sistema de Lotka-Volterra.

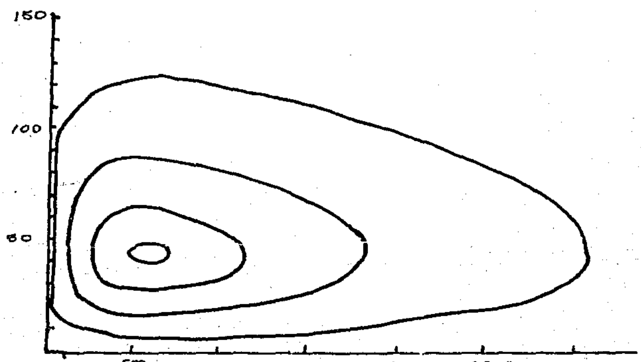


Fig. 3b. Las trayectorias de las ecuaciones de Lotka - Volterra, son curvas cerradas que representan ciclos sostenidos por presa- depredador. Aquí $r = .5$, $a_0 = .01$, $b = 0.02$ y $d = .1$.

Regresando al modelo (1.1) :

$$\dot{V} = rV - f(V)P$$

$$\dot{P} = bf(V)P - dP$$

consideraremos dos casos más:

i) Cuando la función de respuesta es concava y acotada. Véase la Fig. 4 .

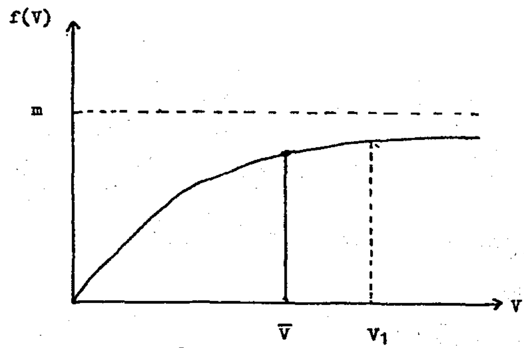


Fig. 4 $f(V) \in C^2$ en $(0, \infty)$

El sistema (1.1) con la función de respuesta f(V) descrita anteriormente, no tiene trayectorias cerradas, es decir, que cada trayectoria diverge "al infinito" . Esto se deduce a partir de (1.4) ya que $\frac{dH}{dt} > 0$, lo cual quiere decir que no hay trayectorias cerradas (si existiera sólo una, entonces la $\frac{dH}{dt}$ tendría que ser cero sobre toda la trayectoria, lo cual implica que dicha trayectoria es el punto $(\overline{V},\overline{P})$. El análisis del campo vectorial del comportamiento del sistema (1.1) con esta función de respuesta se muestra en la Fig. 5; las isoclinas son $V=\overline{V}$,

$P(V) = \frac{rV}{f(V)}$ la cual es una función creciente ya que $\frac{f(V)}{V}$ es una función decreciente, lo cual implica $\frac{V}{f(V)}$ es creciente. Además como $f \in C^2$ en $(0, \infty)$, tenemos $f'(0) = \alpha$, utilizando la serie de Maclaurin obtenemos la expresión:

$$f(V) = f(0) + f'(0)\,V + \frac{1}{2} f''(\xi_V)\, V^2$$

$$= \alpha V + \frac{1}{2} f''(\xi_V)\, V^2$$

Ahora

$$\frac{rV}{f(V)} = r \frac{V}{\alpha V + \frac{1}{2} f''(\xi_V)\, V^2}$$

$$= \frac{r}{\alpha + \frac{1}{2} f''(\xi_V)\, V} \longrightarrow \frac{r}{\alpha}$$

cuando $V \longrightarrow 0$

esto quiere decir que $P(0) = \frac{r}{f'(0)}$

Este último resultado nos servira para graficar $P(0)$.

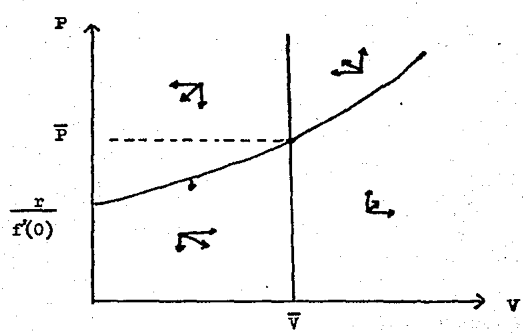


Fig. 5a.

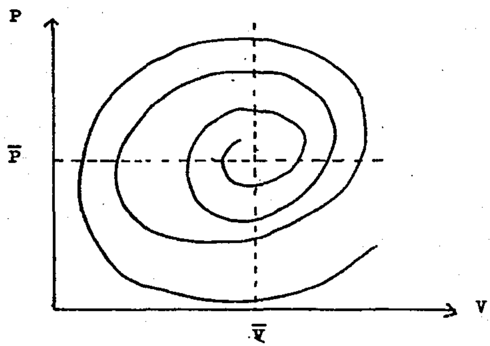


Fig. 5b.

Este caso (i) fue estudiado por Rosenzweig M. L., Mac Arthur R. H. en 1963 [RA] .

ii) Como otro caso particular se considera el caso cuando f(V) es de la forma:

$$f(V) = \begin{cases} aV & \text{si} \quad V < \xi \\ a\xi & \text{si} \quad V > \xi \end{cases}$$

Ver Fig. 6.

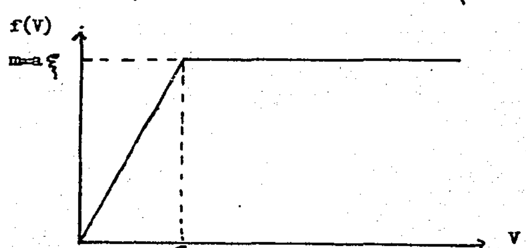


Fig. 6

El sistema (1.1) con esta otra función de respuesta toma la forma:

$$\begin{cases} \dot{V} = rV - aVP \\ \dot{P} = baVP - dP \end{cases} \qquad \text{si } V \leq \xi \qquad (1.12a)$$

$$\begin{cases} \dot{V} = rV - mP \\ P = bmP - dP \end{cases} \qquad \text{si } V > \xi,\ m = \xi \qquad (1.12b)$$

Supongase que $\overline{V} \overset{(1.12a)}{=} \frac{d}{ab} < \xi$, $\overline{P} \overset{(1.12a)}{=} \frac{r}{a}$; entonces si el punto inicial (V_o, P_o) es tal que $V_o \cong \overline{V}$ y $P_o \cong \overline{P}$, el sistema (1.12a) es un sistema de Lotka-Volterra, y la trayectoria es una curva cerrada rodeando el punto $(\overline{V}, \overline{P})$. Si $V_o > \xi$, entonces se aplica (1.12b) y en este caso se obtiene que $P(t) = P_o\, e^{(bm-d)t}$ sustituyendo en la primera ecuación de (1.12b) obtenemos una ecuación lineal de la que deducimos:

$$V(t) = \left(V_o - \frac{mP_o}{r-(bm-d)}\right)e^{rt} + \frac{mP_o}{r-(bm-d)}\, e^{(bm-d)t} \qquad (1.13)$$

Puesto que para $\overline{V} < \xi$, o lo que es lo mismo $\frac{d}{ab} < \frac{m}{a}$ de donde $bm - d > 0$, por lo tanto existen dos posibilidades. Si consideramos la posibilidad de que $r - (bm - d) > 0$, implicaría que $r > bm - d$.

Sea L el conjunto de los puntos (V_o, P_o) tales que la solución $V(t)$ contiene sólo el segundo término de la ecuación (1.13). L es el conjunto:

$$V - \frac{mP}{r-(bm-d)} = 0$$

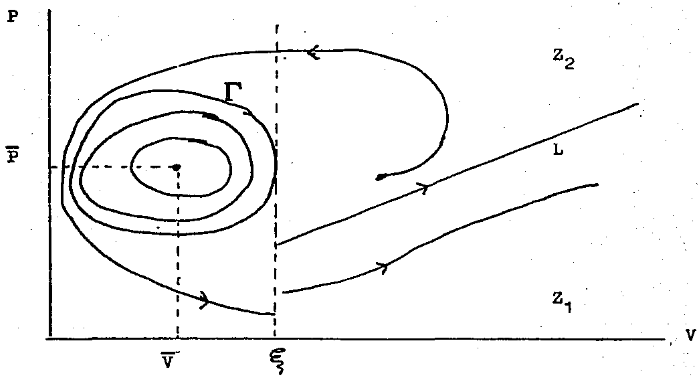


Fig. 7

es decir L es una recta.

Si $(V_o, P_o) \in Z_1$, entonces:

$$V_o - \frac{mP_o}{r-(bm-d)} > 0 \qquad y \qquad V(t) \longrightarrow +\infty$$

Además

$$\frac{P(t)}{V(t)} \longrightarrow 0 \qquad si \qquad t \longrightarrow +\infty$$

Si $(V_o, P_o) \in Z_2$, $V_o - \frac{mP_o}{r-(bm-d)} < 0$ y $V(t) \longrightarrow -\infty$ ya que $r > bm - d$.

Si consideramos (1.12b) en todo el plano, cuando $(V_o, P_o) \in Z_2$, existe un momento t_1 tal que $V(t_1) = \xi$, y el sistema no se aplicará más. Desde éste momento usaremos la forma (1.12a), luego la trayec toria es una parte de la curva de Lotka-Volterra, hasta la siguiente intersección con $V = \xi$. La trayectoria puede hacer varias vueltas cerca de alguna de las curvas Γ (trayectoria cerrada), y finalmente o se pega con la trayectoria L, o entra a la zona 1.

Nota: los resultados obtenidos anteriormente seran desarrollados detalladamente en una de las primeras partes de la siguiente sección.

Este caso fue investigado por Svirieznev [Svi], pero con opuesto resultado: él afirma que existen parámetros tales que la espirada converge a Γ.

§ 2. Análisis del sistema (1.1) cuando la respuesta fúncional es lineal a pedazos.

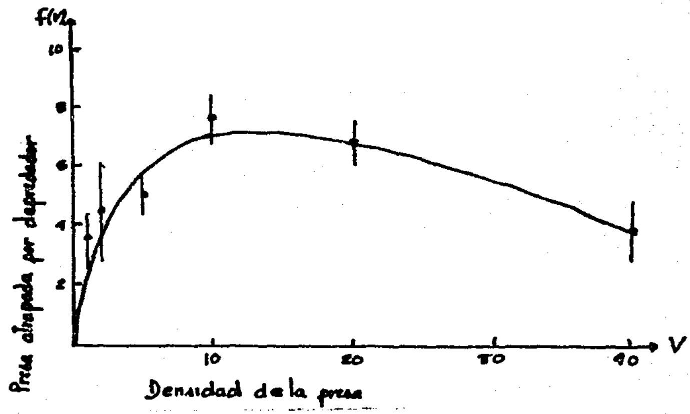


Fig. 8 Respuesta funcional del Podisus modestus atacando Neodiprion swainei. Desviación estandar ± 1 .

En experimentos biológicos se ha encontrado una respuesta funcional como la que se muestra en la Fig. 8. Estudiaremos el sistema (1.1) en donde la respuesta funcional es una simplificación de la función mostrada en la Fig. 8, consideraremos una función lineal por pedazos que se comporta de la misma manera, desde el punto de vista de la monotonicidad: élla crece sobre un intervalo, es constante después decrece y vuelve a ser constante si el argumento converge al infinito, vease la Fig. 9. En términos más exactos:

$$
f\,(V) = \begin{cases} aV & \text{si} \quad 0 \leq V \leq \xi_1 \\ m & \text{si} \quad \xi_1 < V \leq \xi_2 \\ -kV + l & \text{si} \quad \xi_2 < V \leq \xi_3 \\ n & \text{si} \quad V \geq \xi_3 \end{cases}
$$

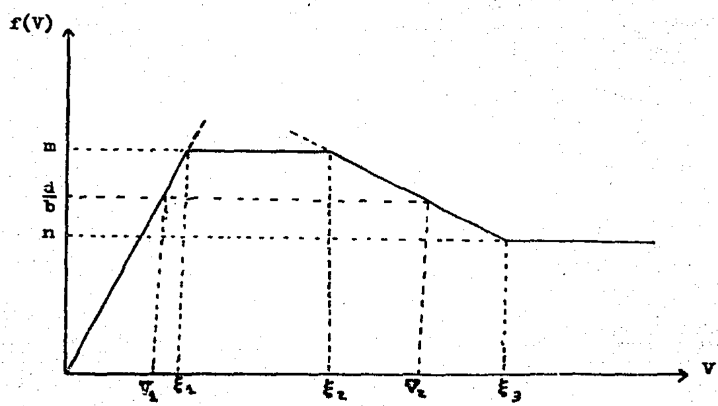


Fig. 9

Entonces al considerar el sistema (1.1) con esta respuesta funcional:

$$\dot{V} = rV - f(V)P \qquad\qquad (1.1)$$
$$\dot{P} = bf(V)P - dP$$

pasamos a obtener los puntos críticos:

$$bf(V) - d = 0 \quad \text{si} \quad f(\overline{V}) = \frac{d}{b}$$
$$rV - f(V)P = 0 \quad \text{si} \quad \overline{P} = \frac{r\overline{V}}{f(\overline{V})} = \frac{br\overline{V}}{d},$$

por lo tanto, si $n < \frac{d}{b} < m$ obtendremos los puntos críticos:

$(\overline{V}_1, \overline{P}_1)$, $(\overline{V}_2, \overline{P}_2)$

donde

$$f(\overline{V}_1) = f(\overline{V}_2) = \frac{d}{b} \quad ,$$

$$\overline{P}_1 = \frac{br}{d}\overline{V}_1 \quad , \quad \overline{P}_2 = \frac{br}{d}\overline{V}_2 \quad ;$$

y otro punto crítico es el origen (0,0). Véase la Fig. 9.

Dado que la función de respuesta f(V) está definida por cuatro reglas de correspondencia, analizaremos las trayectorias del sistema (1.1) primero por regiones y posteriormente uniremos todas las trayectorias para poder concluir o refutar.

1. Sea $f(V) = aV$; $V \geq 0$, este caso es conocido como el de Lotka - Volterra, en el cual las curvas solución son curvas cerradas.

2. Se considerara el sistema (1.1) con $f(V) = m$:

$$\dot{V} = rV - mP \qquad\qquad (2.1)$$
$$\dot{P} = bmP - dP = (bm - d)P$$

Sea $bm - d = \alpha$, como $n < \frac{d}{b} < m$ entonces $\alpha > 0$

Resolvamos el sistema (2.1) :

de la segunda ecuación obtenemos que

$$P(t) = Ae^{\alpha t}$$

sustituyendo en la primera ecuación del sistema obtenemos :

$$V(t) = Be^{rt} + \frac{mA}{r-\alpha}e^{\alpha t}$$

Para el punto inicial (V_0, P_0) donde $V_0 > 0$ y $P_0 > 0$ obtenemos la solución:

$$V(t) = \left(V_0 - \frac{mP_0}{r-\alpha}\right)e^{rt} + \frac{mP_0}{r-\alpha}e^{\alpha t} \qquad (2.2)$$

$$P(t) = P_0 e^{\alpha t}$$

por lo tanto existen dos posibilidades :

Caso 1 : cuando $r > \alpha$

Caso 2 : cuando $r > \alpha$

Se puede observar de la solución (2.2)

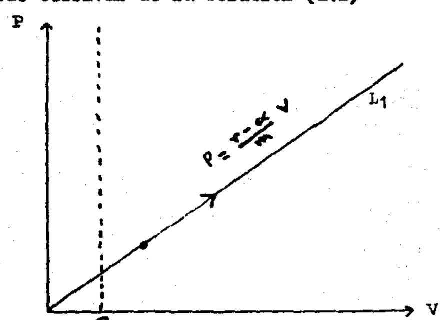


Fig. 10

que el caso 1 tiene a su vez tres subcasos:

i) $r > \alpha$ y $V_0 - \frac{m P_0}{r - \alpha} = 0$

de estas condiciones y de (2.2) obtenemos:

$$\frac{P}{V} = \frac{P_0}{\frac{m P_0}{r - \alpha}} = \frac{r - \alpha}{m}$$

obtenemos la trayectoria L_1, mostrada en la Fig. 10 .

ii) $r > \alpha$ y $V_0 - \frac{m P_0}{r - \alpha} < 0$

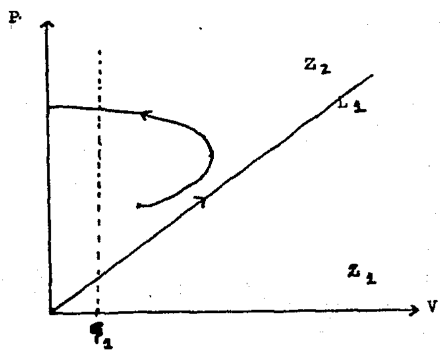


Fig. 11

Esto es cuando el punto inicial se localiza en la zona dos (Z_2) .

En este caso como $V(t)$ puede expresarse :

$$V(t) = e^{rt} \left[\left(V_0 - \frac{m P_0}{r - \alpha}\right) + \frac{m P_0}{r - \alpha} e^{(\alpha - r)t} \right]$$

3. Se considerará el sistema (1.1) con $f(V) = -kV + \ell$, $k, \ell > 0$

$$\dot{V} = rV - (-kV + \ell)P$$
$$\dot{P} = b(-kV + \ell)P - dP \qquad (2.3)$$

Por un momento se considerará el sistema (2.3) en todo el plano. Haremos un análisis cualitativo de las trayectorias de este sistema :

De la segunda ecuación del sistema (2.3) :

Si $(-bkV + b\ell - d)P = 0$

entonces $\overline{V} = \dfrac{b\ell - d}{bk}$

sustituyendo en la primera ecuación del sistema:

$$\overline{P} = \frac{r\overline{V}}{-k\overline{V} + \ell} = \frac{r\,\dfrac{b\ell - d}{bk}}{-\dfrac{k(b\ell - d)}{bk} + \ell} = \frac{1}{k}\;\frac{r(b\ell - d)}{d}$$

por lo tanto como puntos críticos tenemos : $(0, 0)$, $(\overline{V}, \overline{P})$

Pasaremos a analizar el caracter de los puntos críticos.

Obtenemos el Jacobiano del sistema (2.3) :

$$J(V,P) = \begin{pmatrix} r + kP & kV - \ell \\ -bkP & b(-kV + \ell) - d \end{pmatrix}$$

de donde

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

se observa que si $t \longrightarrow +\infty$ entonces $V(t) \longrightarrow -\infty$ ya que el segundo sumando tiende a cero y el primero es un valor negativo; luego existe t_1 tal que $V(t_1) = \xi_1$. Véase la Fig. 11.

iii) $\qquad r > \alpha \qquad y \qquad V_0 - \dfrac{m P_0}{r-\alpha} > 0$

En éste caso el punto inicial se localiza en la zona 1 (Z_1), ver Fig. 12 .

Dada la razón :

$$\frac{P(t)}{V(t)} = \frac{P_0\, e^{\alpha t}}{\left(V_0 - \dfrac{m P_0}{r-\alpha}\right)e^{rt} + \dfrac{m P_0}{r-\alpha}\, e^{\alpha t}}$$

$$= \frac{P_0}{\left(V_0 - \dfrac{m P_0}{r-\alpha}\right)e^{(r-\alpha)t} + \dfrac{m P_0}{r-\alpha}}$$

se puede observar que el primer sumando del denominador tiende a $+\infty$, de donde $\dfrac{P(t)}{V(t)} \longrightarrow 0$. Lo cual nos indica que la curva crece más rápido para V que para P , por lo tanto una trayectoria se comporta como la mostrada en la Fig. 12 .

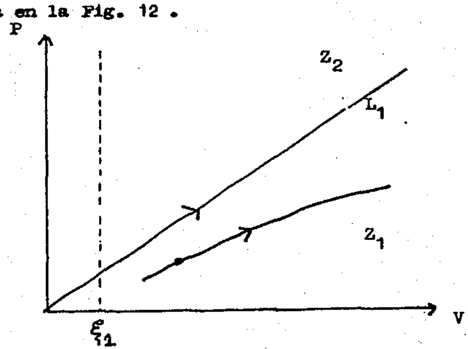


Fig. 12

En el caso 2, cuando $r < \alpha$, la recta L pasa por el segundo y tercer cuadrante y por eso no consideraremos cuando $V_0 - \dfrac{m P_0}{r - \alpha} < 0$ (si $V_0 - \dfrac{m P_0}{r - \alpha} < 0$ la trayectoria queda fuera del primer cuadrante), entonces cuando:

$$r < \alpha \quad y \quad V_0 - \frac{m P_0}{r - \alpha} > 0$$

$$V(t) = e^{\alpha t} \left[\left(V_0 - \frac{m P_0}{r - \alpha} \right) e^{(r - \alpha)t} + \frac{m P_0}{r - \alpha} \right]$$

ésto nos indica que $V(t) \longrightarrow \infty$ cuando $t \longrightarrow \infty$. Si consideramos el sistema (2.1) en todo el plano, luego existe un momento . $t_1 > 0$ tal que $V(t_1) = \xi_1$. Ver Fig. 13 .

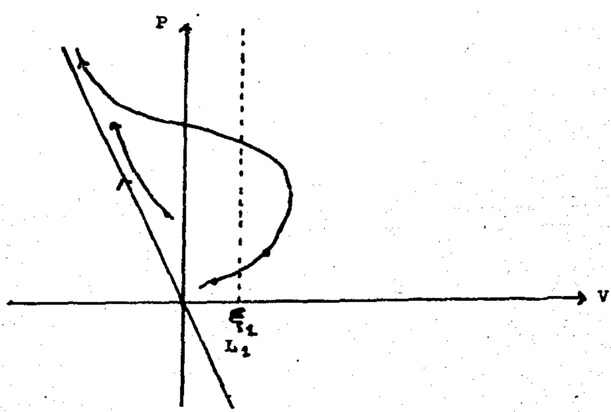


Fig. 13

donde por medio del $\det\left(J(0,0)-\lambda I\right)=0$

los valores característicos son

$$\lambda_1 = r > 0 \quad , \quad \lambda_2 = b\ell - d > 0$$

por lo tanto el punto crítico $(0,0)$ es un nodo inestable .

Ahora para el otro punto crítico $(\overline{V},\overline{P})$ tenemos :

$$J(\overline{V},\overline{P}) = \begin{pmatrix} r + \frac{kr(b\ell-d)}{kd} , & k\left(\frac{b\ell-d}{bk}\right)-\ell \\ \frac{-bkr(b\ell-d)}{kd} , & b\left(-\frac{k(b\ell-d)}{bk}+\ell\right)-d \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} \frac{rb\ell}{d} & -\frac{d}{b} \\ \frac{-br(b\ell-d)}{d} & 0 \end{pmatrix}$$

pero

$$\text{Det} \quad J(\overline{V},\overline{P}) = -r(b - d) < 0$$

como las raíces son reales ; distintas y de signos opuestos , por lo tanto $(\overline{V},\overline{P})$ es un punto silla . Luego, existen dos separatrices una estable y una inestable. Por el análisis del campo vectorial obtenemos la siguiente imagen de las trayectorias , véase la Fig. 14 .

4. Considérese el sistema :

$$\dot{V} = rV - nP$$

$$\dot{P} = (bn - d)\,P \qquad (2.4)$$

donde $bn - d = \alpha$, como $n < \frac{d}{b}$ entonces $\alpha < 0$.

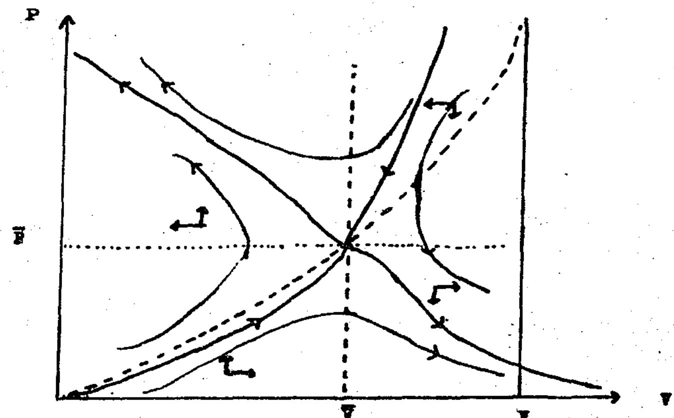


Fig. 4 . Las curvas punteadas son las isoclinas. La primera $P = \frac{rV}{-kV + \ell}$ *representa una hipérbola, asintótica, vertical en el punto (0,0) donde* $V_o = \frac{\ell}{k}$ *es una de sus asíntotas verticales; la segunda isoclina* $V = \frac{b\ell - d}{bk} = \bar{V}$ *es una línea recta paralela al eje P. Las separatrices de las trayectorias son las curvas indicadas con el punteado más prolongado.*

Siguiendo el mismo procedimiento realizado para encontrar la solución del sistema (2.1), tenemos que la solución del sistema (2.4) es :

$$V(t) = \left(V_o - \frac{n\,P_o}{r - \alpha}\right) e^{rt} + \frac{n\,P_o}{r - \alpha}\, e^{\alpha t}$$

$$P(t) = P_o e^{\alpha t} \qquad (2.5)$$

Para el análisis de las curvas integrales, existen varias posibilidades:

i) Si $V_o - \frac{n\ P_o}{r - \alpha} = 0$ se obtiene la trayectoria

$$\begin{cases} V(t) = \dfrac{n\ P_o}{r - \alpha} e^{\alpha t} \\ P(t) = P_o e^{\alpha t} \end{cases}$$

Esta trayectoria es la línea media $\frac{P(t)}{V(t)} = \frac{r - \alpha}{n}$ cuando $V(t) > 0$, la cual entra al origen cuando $t \longrightarrow \infty$ ya que $\alpha < 0$. Ver Fig. 15 .

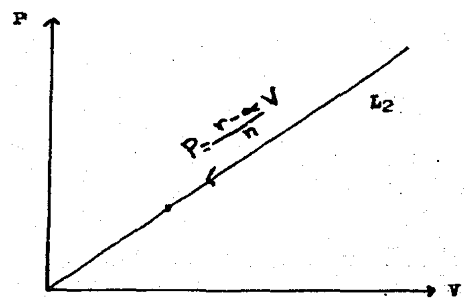


Fig. 15

Cuando $V_o - \dfrac{n\,P_o}{r-\alpha} \neq 0$ puesto que $\alpha < 0 < r$ se puede observar que ninguna trayectoria se acerca al origen $(0,0)$ cuando - $t \to \infty$ ó $t \to -\infty$. En lugar de ello cuando $t \to +\infty$ como - $V(t) \to +\infty$ y $P(t) \to 0$ podemos decir que cada una de esas trayectorias es asintótica al semieje $P(t) = 0$ y conforme $t \to -\infty$, cada una de ellas es asintótica a la trayectoria L_2 ya que :

$$\lim_{t \to -\infty} P(t) = \infty$$

$$\lim_{t \to -\infty} V(t) = \infty$$

Además

$$\frac{P(t)}{V(t)} = \frac{P_o\, e^{\alpha t}}{\left(V_o + \dfrac{n\,P_o}{r-\alpha}\right) e^{rt} + \dfrac{n\,P_o}{r-\alpha}\, e^{\alpha t}}$$

$$= \frac{P_o}{\left(V_o + \dfrac{n\,P_o}{r-\alpha}\right) e^{(r-\alpha)\,t} + \dfrac{n\,P_o}{r-\alpha}}$$

lo cual indica $\dfrac{P(t)}{V(t)} \longrightarrow \dfrac{r-\alpha}{n}$ cuando $t \to -\infty$. Ver Fig. 16 .

La gráfica de las trayectorias de todo el sistema (1.1) con la función de respuesta lineal por pedazos , se compone de los cuatro comportamientos gráficos estudiados en los casos 1, 2, 3 y 4 cada uno válido - para las regiones : $0 \leq V < \xi_1$, $\xi_1 < V < \xi_2$, $\xi_2 < V < \xi_3$, y - $V > \xi_3$ respectivamente.

En la primera región tenemos el caso de Lotka - Volterra , estudiado en el punto 1 . Las trayectorias son curvas cerradas . Si el punto ini

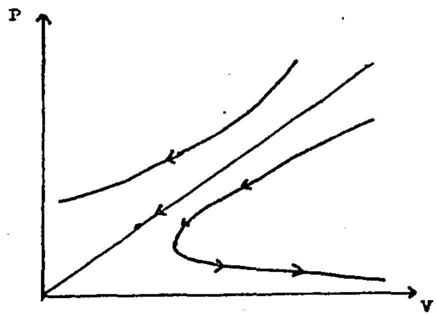


Fig. 16

cial está bastante cerca de (V_1, P_1) y las trayectorias son parte de las curvas de Lotka - Volterra restringidas al dominio $V \leq \xi_1$, existe una trayectoria cerrada Γ, que es tangente a la recta $V = \xi_1$.

En la segunda región debido a que $n < \frac{d}{b} < m$ tenemos que $-\alpha = bm - d > 0$, lo que corresponde al caso 2 dado por el sistema (2.1) con sus dos subcasos : $r < \alpha$ y $r > \alpha$.

En la región $\xi_1 \leq V \leq \xi_2$ las trayectorias coinciden con las trayectorias consideradas en el caso 3 .

Finalmente para $V \geq \xi_2$ las trayectorias son como las que se ilustran en el caso 4 para $\alpha < 0$.

Vamos a demostrar el hecho básico para el comportamiento de las trayectorias :

<u>Teorema 2.1</u> Sea Υ una trayectoria del sistema (2.1) tal que $\Upsilon \cap \{V \geq \xi_2\} \neq \emptyset$. Entonces Υ no es cerrada.

En otras palabras, si una trayectoria sale de la banda $0<V<\xi_2$ entonces no es cerrada. <u>Demostración:</u>

Es claro que $\frac{f(V)}{V}$ es una función decreciente . Por eso se cumplen las hipótesis del teorema de Harrison (Teorema (1.2)) y la función :

$$H(V,P) = \int_{\bar{V}}^{V} \frac{b\, f(x) - b\, f(\bar{V})}{f(x)}\, dx + \int_{\bar{P}}^{P} \frac{y - \bar{P}}{y}\, dy$$

$$= b\left[(V - \bar{V}) - f(\bar{V})\int_{\bar{V}}^{V} \frac{dx}{f(x)}\right] + \left[P - \bar{P} + \bar{P} \log \frac{\bar{P}}{P}\right]$$

es una función de Lyapunov para nuestro sistema . De hecho como $\frac{b(P)}{c(P)} = \frac{P}{dP} = \frac{1}{d}$ es una constante , entonces :

$$\dot{H} = \left[f(V) - f(\bar{V})\right]\left[\frac{rV}{f(V)} - \frac{r\bar{V}}{f(\bar{V})}\right]$$

si $V < \bar{V}_1$ entonces :

$$\dot{H} = \left[aV - a\bar{V}_1\right]\left[\frac{rV}{aV} - \frac{r\bar{V}_1}{a\bar{V}_1}\right] = 0$$

lo cual implica que H es una función constante sobre las trayectorias.

Si $V > \bar{V}_1$ entonces

$$H = \left[f(V) - f(\bar{V})\right]\left[\frac{V}{f(V)} - \frac{\bar{V}_1}{f(\bar{V}_1)}\right] r > 0$$

por monotonicidad de la función $\frac{f(V)}{V}$.

Supongase que Υ es una trayectoria cerrada . Por el teorema 1.2 ya sabemos que $\frac{dH}{dt} \geq 0$ sobre las trayectorias , lo cual indica que $\frac{dH}{dt} = 0$ sobre toda Υ . Por otro lado se probó que $\frac{dH}{dt}(V , P) > 0$ si $V > \xi_1$, se concluye que $\Upsilon \subset \{V \leq \xi_1\}$, lo cual contradice la hipótesis: $\Upsilon \cap \{ V \geq \xi_1\} = \phi$, por lo tanto Υ no puede ser cerrada.

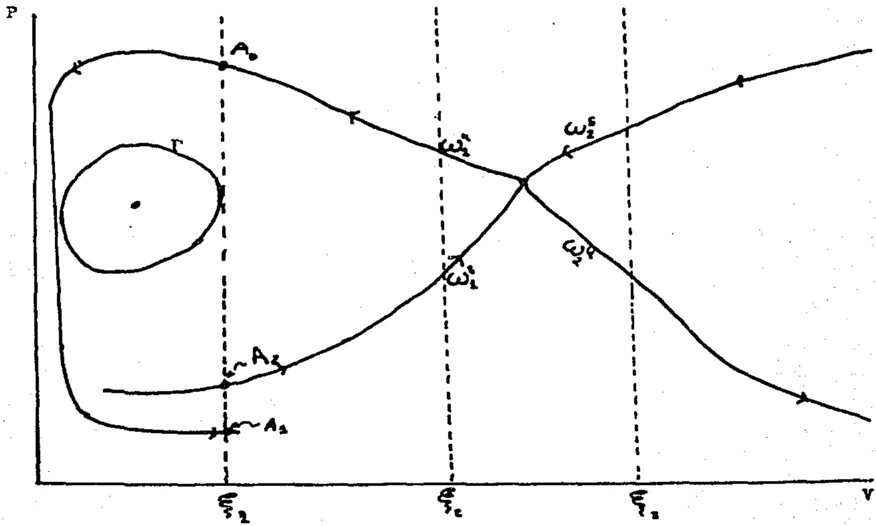


Fig. 17

Vamos a considerar el comportamiento de las separatrices , marcadas en la Fig. 17 , por $\omega_1^u, \omega_2^u, \omega_1^s, \omega_2^s$., Γ .

Por el argumento del campo vectorial, ω_2^s diverge al infinito , ya que $V \to +\infty$, $P \to +\infty$ cuando $t \to -\infty$; ω_2^u converge asintóticamente al eje $P = 0$.

La separatriz ω_1^u por el argumento de los campos vectoriales entran a la región $\xi_1 < V < \xi_2$ y después entran a la región $V < \xi_1$, da la vuelta en esta región e intersecta otra vez la recta $V = \xi_1$. Denotemos por A_0 la primera intersección de la separatriz ω_1^u con la recta-

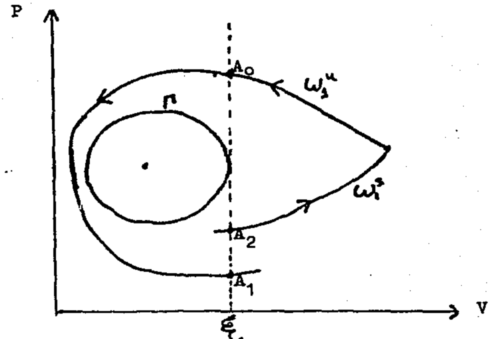


Fig. 18

$V = \xi_1$, y A_1 la segunda intersección.

De la misma manera ω_1^s , viniendo de atrás , intersecta a la recta $V = \xi_1$, digamos en el punto A_2 .

<u>Proposición</u> : El punto A_2 se localiza arriba del punto A_1 . Ver Fig. 18 .

Demostración :

Supongase que es lo contrario (Ver Fig. 19)

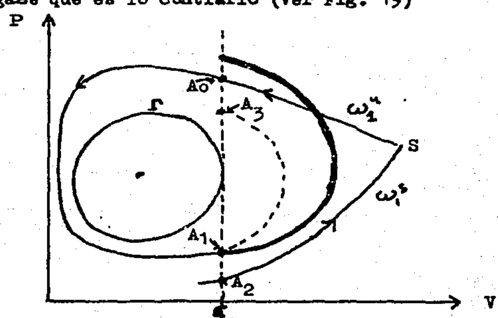


Fig. 19. La curva más obscora es la curva de Harrison

El dominio acotado por ω_1^u, entre los puntos S y A_1, ω_1^s entre los puntos S y A_2, donde el segmento $\overline{A_1A_2}$ es lo que se llama " la bolsa de Bendixon ", es decir, que ninguna trayectoria puede salir de este conjunto. La trayectoria ω_1^u vuelve a intersectar a la recta $V = \xi_1$ en el punto A_3, el cual está por abajo de A_0, lo que contradice que H es una función de Lyapunov $\left(H(A_3) < H(A_0)\right)$. Esta contradicción existe con lo que se demostro en el Teorema anterior $\frac{dH}{dt} \geq 0$

Véase la Fig. 19. Entonces la trayectoria ω_1^s para $t \leq 0$, esta acotada y por el Teorema de Poincare - Bendixon, su conjunto límite o contiene un punto crítico, o es una trayectoria cerrada; el primer caso no puede ocurrir porque Γ no lo permite. Entonces el conjunto α-límite es una trayectoria cerrada, y por el teorema 2.1 α es igual a .

Conclusión: Se ha demostrado que la imagen de las trayectorias es Γ como la que se muestra en la Fig. 17.

Entonces podemos concluir que hay cuatro tipos de trayectorias, separadas por siete separatrices. Debido al seguimiento de las trayectorias de las regiones.

Fig. 20, 21.

Trayectorias:

Tipo 1.- Son las trayectorias $\Upsilon = \left(V(t), P(t) \right)$ tales que

$$\lim_{t \to -\infty} V(t) = \lim_{t \to -\infty} P(t) = +\infty;$$

$$\lim_{t \to +\infty} V(t) = +\infty; \lim_{t \to +\infty} P(t) = 0$$

$$\Upsilon \cap \left\{ V < \xi_2 \right\} = \phi$$

Véase la Fig. 20.

Tipo 2 .- Son las trayectorias $\Upsilon = \Big(V(t)\ ,\ P(t) \Big)$ tales que

$$\lim_{t \to -\infty} V(t) = \lim_{t \to -\infty} P(t) = +\infty$$

$$\lim_{t \to +\infty} V(t) = +\infty \ ; \ \lim_{t \to +\infty} P(t) = 0$$

pero

$$\Upsilon \cap \Big\{ V < \xi_1 \Big\} = \phi$$

Véase la Fig. 21

Tipo 3 .- Son las trayectorias Υ tales que $\alpha(\Upsilon) = \Gamma$ y

$$\lim_{t \to +\infty} V(t) = +\infty \ ; \ \lim_{t \to +\infty} P(t) = 0$$

Véase la Fig. 22 .

Tipo 4 .- Υ es la curva cerrada de Lotka - Volterra

Véase la Fig. 23 .

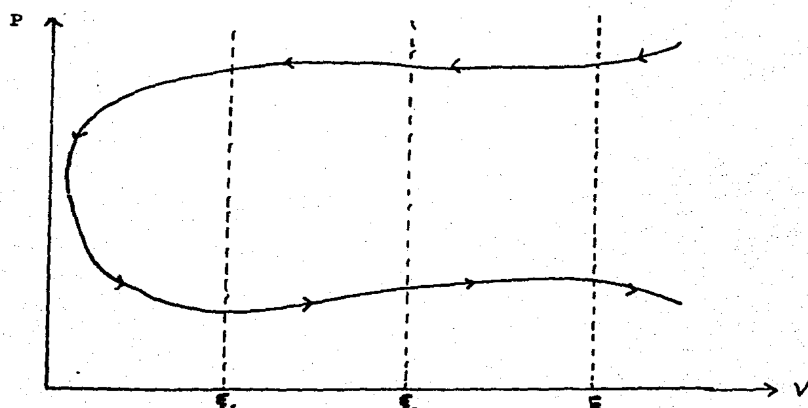
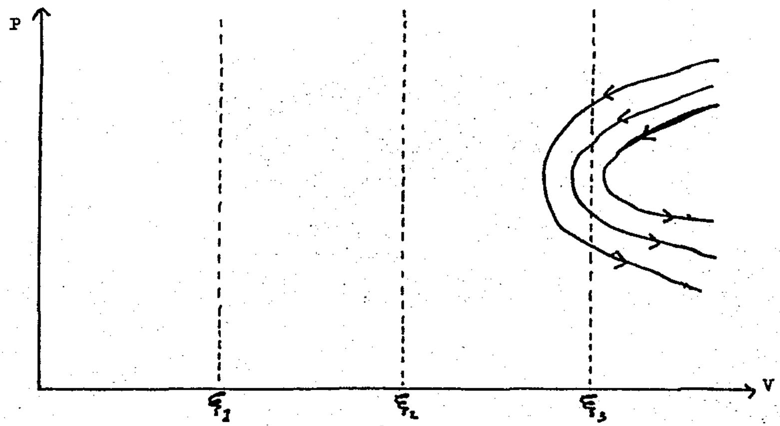


Fig. 20



F ig. 21

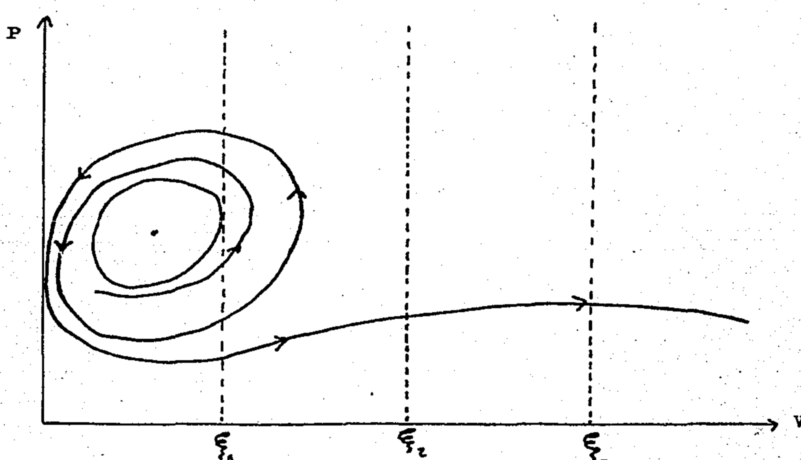


Fig. 22

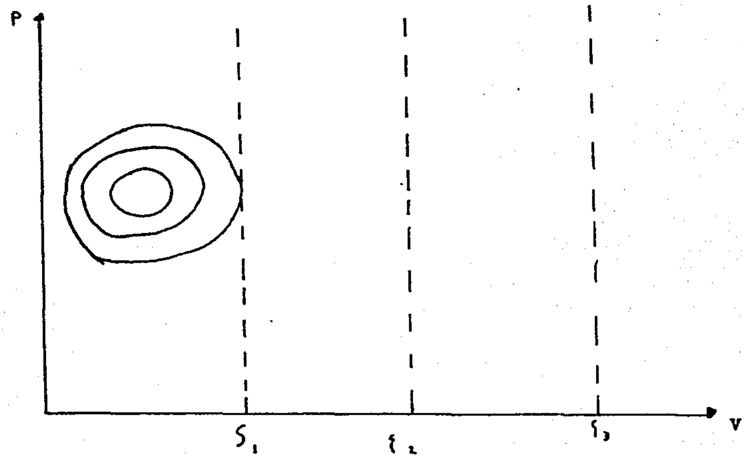


Fig. 23

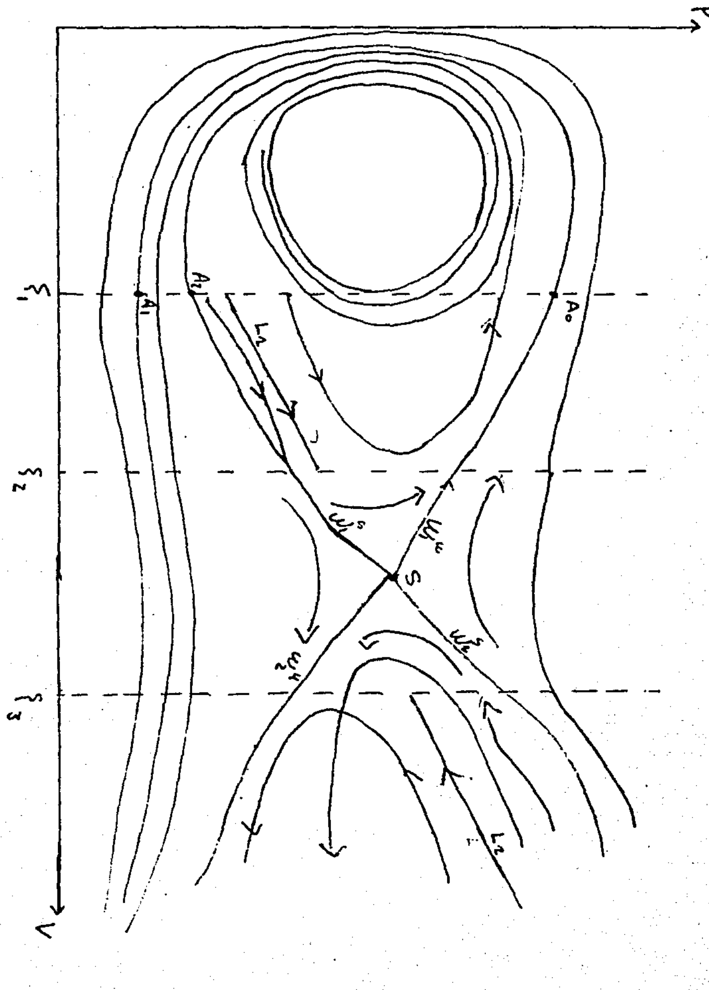
Separatrices :

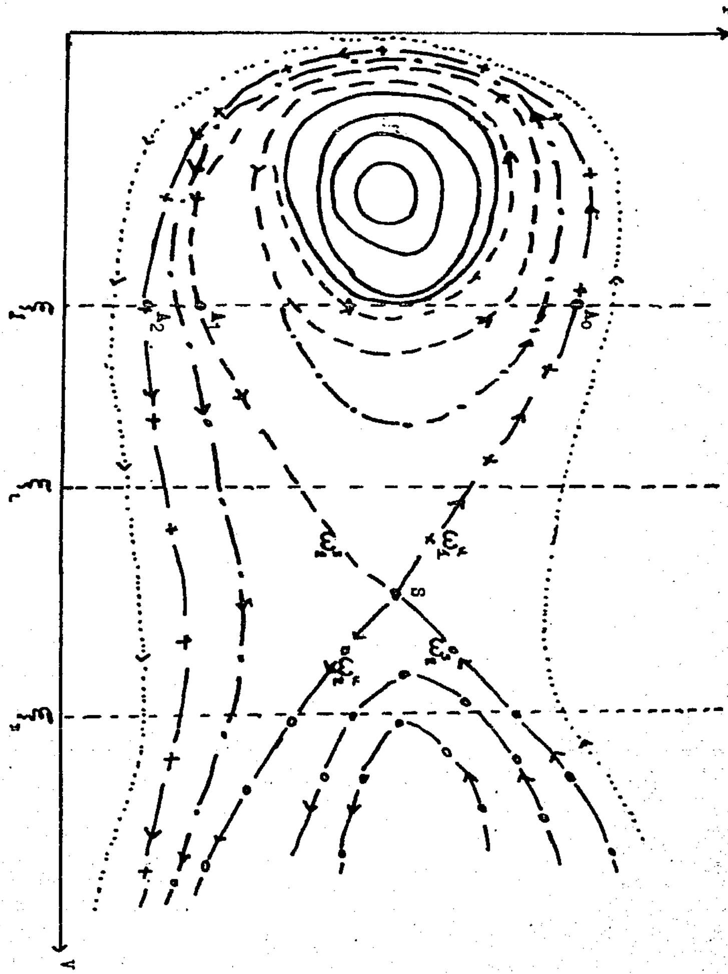
1) $\omega_1^u, \omega_1^s, \omega_2^u, \omega_2^s$ que son las separatrices del punto $(\overline{\overline{V}}_2, \overline{\overline{P}}_2)$.

2) La curva Γ, que es la curva de Lotka - Volterra tangente a la recta $V = \xi_1$.

3) Los semiejes $\{P = 0, V \geq 0\}$ y $\{V = 0, P \geq 0\}$ que son también las trayectorias del sistema, y a su vez separatrices del punto silla (0,0).

Comentario: En el caso que existiera sólo un punto crítico, se reduce al caso expuesto por Svireshev [Svi]. Ver Fig. 6


A1
A2
A0
L1
L2
S
L2



REFERENCIAS:

B y S De Bach P. y H. S. Smith: The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. J. Econ. Ent. 34: 741-745 . 1947.

De Bach P. y H.S. Smith: Effects of parasite population density on rate of change of host and parasite population. Ecology 28: 290-298. 1947.

Bur Burnett T.: Effects of temperature and host density on the rate of inerease of an insect parasite. Amer. Nat. 85: 737-352. 1951.

Burnett T. : Influences of natural temperatures and controlled host densities on oviposition of an insect parasite. Ecol. 27: 239-248. 1954.

Har Harrison G. W. : Global Stability of Predador-Prey Interactions. J. Math. Biology. 8: 159-171.1979.

Holly Holling C. S.: The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine saufly . Canad. Entomol. 91: 293-320. 1959.

Ri Ricker W. E. : The consumption of young sockeye salmon by predaceous fish. J. Fhis. Res. Bd. Can. 5: 293-313. 1941.

Ricker W. E. : Stock and recriutment. I. Fish. Res. Bd. Can. 11: 559-623. 1954.

RA Rosenzweis M. L. , Mac Arthur R.H.: Graphical representation and stability condition. Amer. Natur. 97: 209-223. 1963.

Svi Svireshev Yu. M. : Modern problems of mathematical ecology, Proceedings of International Congress of Mathematicians,Warsaw 1983.

Sol Solomon M. E.: The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18: 1-35. 1949

Vol Volterra V.: Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie París. Gauthier-Villars. 1931

Ull Ullyett G. C.: Distribution of progeny by Cryptus inornatus Pratt.(Hym. Ich. neumonidae). Can. Ent. 81: 285-299, 82: 1-11. 1949

Ullyett G. C.: Distribution of progeny by Chelonus texanus Cress (Hym. Braconidae). Can. Ent. 81: 25-44. 1949.