

---

---

# ECOLOGÍA MATEMÁTICA

---

---

TRABAJO FIN DE GRADO

Autor:

Marina García Montoya

Tutor:

Juan José Moreno Balcázar

GRADO EN MATEMÁTICAS



JUNIO, 2019  
Universidad de Almería



# Índice general

<b>1</b>	<b>Introducción y objetivos</b>	<b>1</b>
<b>1.1.</b>	<b>Modelos unidimensionales</b>	<b>2</b>
	Modelo de Malthus, 2.— Modelo logístico, 3.	
<b>2</b>	<b>Teoría general</b>	<b>5</b>
<b>2.1.</b>	<b>Ecuaciones diferenciales ordinarias</b>	<b>5</b>
	Sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, 5.— Sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno autónomos, 6.	
<b>2.2.</b>	<b>Estabilidad</b>	<b>8</b>
	Estabilidad de un SEDO lineal autónomo homogéneo con coeficientes constantes, 9.	
<b>2.3.</b>	<b>Estudio de sistemas autónomos no lineales</b>	<b>15</b>
	Trayectorias en las cercanías de un punto crítico, 15.	
<b>2.4.</b>	<b>Métodos numéricos</b>	<b>16</b>
	Métodos numéricos de un paso, 18.— Métodos de Runge-Kutta, 20.	
<b>3</b>	<b>Estudio del modelo de Lotka-Volterra competitivo para dos especies</b>	<b>23</b>
<b>3.1.</b>	<b>Ecuaciones del modelo</b>	<b>23</b>
<b>3.2.</b>	<b>Obtención de puntos de equilibrio</b>	<b>24</b>
<b>3.3.</b>	<b>Clasificación de los puntos de equilibrio</b>	<b>26</b>
	Estudio de los valores propios, 26.— Estudio de los signos de las derivadas, 27.	
<b>3.4.</b>	<b>Estabilidad del punto de equilibrio de coexistencia</b>	<b>29</b>
<b>4</b>	<b>Estudio del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra para dos especies</b>	<b>33</b>
<b>4.1.</b>	<b>Ecuaciones del modelo</b>	<b>33</b>
<b>4.2.</b>	<b>Obtención de puntos de equilibrio</b>	<b>34</b>
<b>4.3.</b>	<b>Soluciones triviales</b>	<b>35</b>
<b>4.4.</b>	<b>Clasificación de los puntos de equilibrio</b>	<b>35</b>
<b>4.5.</b>	<b>Soluciones no estacionarias</b>	<b>36</b>
<b>5</b>	<b>Ejemplos</b>	<b>41</b>
<b>5.1.</b>	<b>Modelo competitivo de Lotka-Volterra</b>	<b>41</b>
<b>5.2.</b>	<b>Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra</b>	<b>43</b>
<b>6</b>	<b>Conclusiones</b>	<b>45</b>
	<b>Bibliografía</b>	<b>47</b>
<b>7</b>	<b>Anexo</b>	<b>I</b>
<b>7.1.</b>	<b>Códigos</b>	<b>I</b>



## *Abstract in English*

In this work, Mathematical Ecology is presented as an interaction between Mathematics and Biology. With the aim of showing the relationship between both of them, two mathematical models which simulate the real behaviour of two coexisting species in the same habitat under certain conditions are presented. The models mentioned above are the competitive Lotka-Volterra model and the predator-prey Lotka-Volterra model. Both of them are represented in a pair of nonlinear first order ordinary differential equations. First of all, a qualitative study of the solutions is made based on the behaviour of the solutions in the neighbourhoods of equilibrium points. To this purpose, an associated pair of linear equations is determined following the usual procedure for the study of nonlinear systems, this is, a linearization process. Then, the stability of these linearized systems is determined. Some results about the stability of interesting equilibrium points are presented as well. On the other hand, numerical solutions for a real example of each model are determined using the software MATLAB<sup>®</sup>.



## *Resumen en español*

En este trabajo se presenta la Ecología Matemática como una interacción entre las Matemáticas y la Biología. A modo de exposición de la relación entre las dos ciencias, se presentan dos modelos matemáticos que pretenden simular el comportamiento real de dos especies que conviven en un mismo hábitat bajo unas condiciones concretas. Estos modelos son el modelo competitivo de Lotka-Volterra y el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra. Ambos modelos vienen representados por sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden no lineales. El estudio de las soluciones que se realiza, en primera instancia, es cualitativo, determinando el comportamiento de las soluciones en las cercanías de los puntos de equilibrio. Para esto se utiliza el procedimiento habitual para el estudio de sistemas no lineales, el cual pasa por obtener un sistema lineal asociado, es decir, un proceso de linealización, y el posterior estudio de la estabilidad de este sistema linealizado. También se presentan algunos resultados sobre la estabilidad de determinados puntos de equilibrio de interés. Por otro lado, se obtiene la solución numérica de un ejemplo real de cada modelo con ayuda del software MATLAB<sup>®</sup>.





## Introducción y objetivos

En la naturaleza existen fenómenos que desencadenan la curiosidad en el investigador. Este pretende encontrar las razones por las cuales se produce dicho fenómeno, las variables que están involucradas, los efectos que tiene el suceso sobre otros sucesos, sobre espacios o sobre individuos circundantes. A menudo este investigador pertenece al campo de la biología o la ecología y, en ocasiones, hace uso de las herramientas de otros campos, como las Matemáticas. La rama conjunta de la Ecología y las Matemáticas es lo que le da nombre a este trabajo.

La Ecología pretende dar respuesta a preguntas sobre sostenibilidad, evolución de especies, repercusiones ecológicas de determinados sucesos, planes de acción sobre hábitats, comprensión de un sistema de variables ecológicas,... Las Matemáticas sirven a la Ecología para responder estas preguntas mediante el análisis de las variables involucradas en un suceso de la biología, mediante la creación de sistemas matemáticos que representen la evolución de diferentes medidas de interés o la estimación de parámetros.

De esta manera surgió el **modelo clásico de Lotka-Volterra**. En los años posteriores a la Primera Guerra Mundial, se observó una inesperada alta densidad de una especie depredadora de pez respecto a su presa natural. Fue inesperado ya que, durante los años dedicados a la guerra, la pesca disminuyó y, por tanto, se esperaba que ambas especies crecieran en número debido a la ausencia de la pesca, factor que frenaba sus crecimientos. Sin embargo, lo que el biólogo italiano Umberto D'Ancona observó fue que, en ese momento, la especie presa contaba con una densidad menor de la esperada.

Simultáneamente, a mediados de los años 20, el matemático italiano Vito Volterra y el químico americano Alfred James Lotka, llegaron a un sistema de dos ecuaciones que daba respuesta al comportamiento descrito anteriormente. El primero dedujo las ecuaciones a petición de D'Ancona. El segundo llegó a unas ecuaciones análogas deducidas a partir del estudio de una reacción química concreta, la cual presentaba un comportamiento periódico en cuanto a las concentraciones de reactivos y productos. Y es que, como se verá más adelante, en ciertas condiciones (en nuestro caso serán las dadas por una situación de depredación de una especie sobre otra) las magnitudes de cierto par de variables se ven afectadas entre sí, dando lugar a un comportamiento periódico de las soluciones de sus ecuaciones. En el caso de la especie depredadora y la especie presa del Mar Adriático, se observaba una baja densidad de las presas y una alta de los depredadores dado que anteriormente las presas eran mucho mayores en número y los depredadores pudieron alimentarse de ellas en gran medida. Esto condujo a un aumento en el número de los depredadores y en una disminución de las presas. Fue en ese momento en el que se observó el suceso. Además, el modelo predice lo que sucedería posteriormente, esto es, un bajo número de presas haría disminuir el número de depredadores. A su vez, la baja densidad de depredadores dejaría vía libre a las presas para aumentar en número de nuevo.

En este trabajo se hablará de cómo las Matemáticas ayudan a entender la evolución en el tiempo del número de distintas especies animales que conviven en un mismo hábitat. Este estudio se realiza bajo el nombre de **dinámica de especies**. Puesto que se quiere determinar el crecimiento o decrecimiento del número de individuos, nos encontraremos con ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno. Estas ecuaciones formarán parte de un **modelo matemático** que pretenderá simular lo mejor posible

la evolución real de las especies. Estos modelos permitían hacer predicciones más o menos acertadas de lo que sucedería en la realidad y ayudar, por tanto, al biólogo o ecologista, a tomar medidas si es necesario.

Por supuesto, se pueden plantear modelos tan complicados como se quiera, pero a veces basta con algunos más sencillos, ya sea por la dificultad para determinar las circunstancias que influyen, un gran número de variables o por la imposibilidad de la recogida de algunos datos.

Los objetivos de esta memoria son, por tanto, el estudio cualitativo de las soluciones dadas por los modelos competitivo y depredador-presa de Lotka-Volterra y la resolución numérica de ejemplos concretos de cada modelo. El procedimiento general se ha seguido del capítulo 3 del libro [7].

En lo que queda de capítulo se presentarán algunos modelos unidimensionales que servirán de introducción a los modelos bidimensionales que son el objeto de estudio de este trabajo (modelo competitivo de Lotka-Volterra y modelo depredador-presa de Lotka-Volterra).

## 1.1 Modelos unidimensionales

En esta sección trataremos con modelos continuos que vienen dados por una ecuación diferencial ordinaria de orden uno. Ésta representará la evolución en el tiempo del número de individuos bajo unas determinadas suposiciones y en un hábitat determinado. Será de la forma

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (1.1)$$

Así, la solución a esta ecuación,  $x(t)$ , representa el número de individuos de la especie considerada en el momento de tiempo  $t > 0$ . De esta manera,  $\frac{dx(t)}{dt}$  representa el crecimiento o decrecimiento de la población en tiempo  $t$ . Los valores de tiempo para los cuales  $f$  sea positiva serán los momentos en los que la población crece mientras que los valores del tiempo en los que sea negativa, serán los momentos en los que la población decrece.

Las razones para que la población crezca pueden ser el nacimiento o la llegada de individuos. Por otra parte, la mortalidad o la emigración pueden ser las causas del decrecimiento.

### *Modelo de Malthus*

Thomas Robert Malthus (1766-1834), profesor de historia y economía política, natural de Rookery (Inglaterra), planteó un modelo unidimensional sobre la población humana. Lo hizo en su obra "*An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvements of Society*" en la cual intentó mostrar que el crecimiento de la población humana sería más rápido que la producción de sustento y que no se alcanzaba esta situación debido a otros factores que frenaban el crecimiento natural de los humanos.

El modelo que propone se puede considerar el más sencillo de todos pues únicamente tiene en cuenta nacimientos y muertes, sin ningún tipo de influencia exterior como la migración. Los nacimientos y las muertes se suponen proporcionales al número de individuos en cada momento. Así, si  $a$  representa la constante de natalidad y  $b$

la de mortalidad, el modelo viene representado por la siguiente ecuación diferencial ordinaria

$$\frac{dx}{dt} = (a - b)x(t). \quad (1.2)$$

Si llamamos  $\alpha$  a la diferencia entre las constantes de natalidad y mortalidad, el modelo queda como

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t). \quad (1.3)$$

Su solución cuando  $x(0) = x_0$  es

$$x(t) = x_0 e^{\alpha t}.$$

Cuando  $\alpha$  sea positiva, significará que habrá más nacimientos que muertes y, por tanto, la población crecerá exponencialmente. Si es negativa, significará que habrá más muertes que nacimientos, es decir, la población decrecerá exponencialmente y, eventualmente, se extinguirá. Si por otro lado,  $\alpha$  es nula, significará que los nacimientos se compensan con las muertes y que la población se mantiene constante en el tiempo.

Sin embargo, como se puede intuir, este modelo es demasiado sencillo y las soluciones que se obtienen no son demasiado fieles a la realidad. Esto es debido a que se han supuesto los parámetros constantes con el tiempo cuando la realidad es que los parámetros de nacimientos y muertes se ven afectados por otras circunstancias. Además, de manera natural una especie aumenta y disminuye en número no solo por nacimientos y muertes naturales sino por falta de recurso, competencia, factores medioambientales,...

Este modelo, aunque no es útil por si solo pues no representa bien a la realidad, sí puede ser utilizado en intervalos de tiempo suficientemente pequeños para que otros factores exteriores no tengan efecto o para que los parámetros se puedan considerar constantes. Además, asienta las bases para la construcción de otros modelos más fiables. De hecho, sirvió de inspiración a Darwin y a Wallace para formular la teoría de la evolución.

### *Modelo logístico*

Uno de los modelos unidimensionales que mejoran al modelo de Malthus es el presentado por el biólogo y matemático holandés P. F. Verhulst, el **modelo logístico**. Este modelo tiene en cuenta la interacción de los individuos, lo que hace que el crecimiento exponencial se vea frenado por un factor proporcional a la probabilidad de encuentro entre los individuos. El modelo es

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - \gamma x^2(t). \quad (1.4)$$

El primer sumando se ha rescatado de la ecuación del modelo de Malthus y representa el crecimiento o decrecimiento exponencial de la especie. El segundo sumando hace de frenado al crecimiento exponencial y representa el número de individuos que mueren tras un encuentro con otro individuo.

Cuando  $\alpha \neq 0$ , haciendo  $\alpha = r$ ,  $\frac{\alpha}{\gamma} = K$  se puede representar la ecuación de la siguiente manera:

$$\frac{dx}{dt} = rx(t) \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right). \quad (1.5)$$

A esta ecuación se le llama **Ley de crecimiento logístico**. El significado de los parámetros es el siguiente:  $r$  representa la constante de crecimiento en ausencia de factores externos, si  $r > 0$  entonces  $K$  representa el valor al que la población tiende, ya que la resolución de esta ecuación diferencial ordinaria es

$$x(t) = \frac{Kce^{rt}}{ce^{rt} - 1},$$

y entonces  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$  cuando  $r > 0$ .

Claramente, este modelo mejora al modelo de Malthus pues, en caso de crecimiento, en lugar de aparecer un crecimiento indefinido en el tiempo, se ve que la población crece de manera más lenta cuantos más individuos haya (esto es lógico pues a más individuos, más debe existir la competencia por los recursos y con más probabilidad se producen encuentros entre ellos). En caso de decrecimiento, es lógico que cada vez exista más recurso disponible y que la población pueda persistir en el tiempo.

# Teoría general

## 2.1 Ecuaciones diferenciales ordinarias

Como se verá más adelante, los modelos que se van a tratar en este trabajo hacen uso de la teoría de **ecuaciones diferenciales ordinarias** (EDO). Las definiciones y resultados que se muestran a continuación son conocidos y estudiados en el grado de Matemáticas y se pueden consultar en [4], [5], [8],[10] o [11].

Comenzamos recordando que una **ecuación diferencial ordinaria** (EDO) es una relación entre una variable independiente  $t$  y una función incógnita  $x$  y sus derivadas respecto de  $t$ . Es decir, es una expresión de la forma:

$$f(t, x(t), x'(t), \dots, x^n(t)) = 0.$$

Cuando  $f$  es lineal, la EDO recibe el nombre de **ecuación diferencial ordinaria lineal**. Recordemos también que al mayor de los órdenes de las derivadas que aparezcan, se le llama **orden de la EDO**.

### Sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

En este trabajo nos interesará el estudio de los sistemas de EDO en los que intervengan solamente derivadas de orden uno, ya que representarán, como ya veremos, la variación de número de individuos respecto del tiempo. Así,

**Definición 2.1.** (Sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno) Es del tipo:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(t, x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.1)$$

Cuando, en la definición anterior,  $f_i$  es una función lineal,  $i = 1, 2, \dots, n$  se dice que el sistema anterior es un **sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias lineal de orden uno** (SEDO). Cuando cada  $f_i$  sea una función sin dependencia en el tiempo, es decir,  $f_i \equiv f_i(x_1, \dots, x_n)$ ,  $i = 1, \dots, n$ , se dice que el SEDO es un **sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias autónomo de orden uno**.

Se recuerda que una ecuación diferencial de orden  $n$  puede ser transformada en un sistema de  $n$  ecuaciones diferenciales de orden uno. Sin embargo, en este trabajo no nos centraremos en ello ya que las situaciones que nos encontraremos vendrán definidas por sistemas de ecuaciones diferenciales de orden 1, exclusivamente.

Cuando se añade a un SEDO una condición inicial, se obtiene un problema de valores iniciales

**Definición 2.2.** (Problema de valores iniciales o problema de Cauchy de orden uno). Un **problema de valores iniciales (PVI) de orden uno** es un problema diferencial del tipo

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= f_i(t, x_1, \dots, x_n), \\ x_i(t_0) &= x_{0,i} \end{aligned} \quad (2.2)$$

$i = 1, \dots, n$ . Al vector  $x_0 = (x_{0,1}, x_{0,2}, \dots, x_{0,n}) \in \mathbb{R}^n$  se le llama **condición inicial**. Al valor  $t_0$  se le conoce como **instante inicial**.

**Definición 2.3.** (Solución de un problema de valores iniciales de orden  $n$ ). Sea una función  $\phi(t; t_0, x_0)$  que es solución del SEDO (2.1), es decir, posee derivada respecto a  $t$  y cumple que

$$\frac{d\phi_i}{dt} = f_i(t, \phi_1(t), \phi_2(t), \dots, \phi_n(t))$$

para  $i = 1, 2, \dots, n$ , donde  $\phi_i$  es la componente  $i$ -ésima de  $\phi$ . Supóngase que, además, satisface la condición inicial dada en (2.2) o, lo que es lo mismo,

$$\phi_i(t_0) = x_{0,i}$$

para cada  $i = 1, 2, \dots, n$ . La función  $\phi$  se dice que es **solución del problema de valores iniciales de orden uno** (2.2).

Los siguientes conceptos serán útiles más adelante.

**Definición 2.4.** (Trayectoria) Sea  $\phi(t; t_0, x_0)$  una solución del problema de valores iniciales (2.2) definida en un intervalo maximal  $I$ . Se le llama **trayectoria** de la solución  $\phi$ , a su gráfica, es decir, al siguiente conjunto de puntos:

$$\{(t, x) \in I \times \mathbb{R}^n : x = \phi(t; t_0, x_0)\}.$$

**Definición 2.5.** (Órbita) La **órbita** de una solución  $\phi(t; t_0, x_0)$  del problema de valores iniciales (2.2) es el siguiente conjunto

$$\{x \in \mathbb{R}^n : x = \phi(t; t_0, x_0), t \in I\}.$$

**Definición 2.6.** (Espacio fase. Plano fase) El espacio  $n$ -dimensional donde se representan las órbitas se le llama **espacio fase**. Cuando  $n = 2$ , se le llama **plano fase**.

El siguiente teorema nos da condiciones para que un PVI formado por un sistema del tipo (2.1) tenga una única solución.

**Teorema 2.1.** (Teorema de Picard para la existencia y unicidad de solución en sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno). Sea un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno (2.1),  $I$  un intervalo real abierto,  $D$  un dominio conexo de  $\mathbb{R}^n$ , las funciones  $f_i$  estén definidas y sean continuas en  $I \times D$  para cada  $i = 1, 2, \dots, n$ , y sus derivadas parciales existan y sean continuas en  $I \times D$ ,  $(t_0, x_0) \in I \times D$ . Entonces existe una solución única  $\phi(t; t_0, x_0)$  para el problema de valores iniciales formado por dicho sistema y la condición inicial dada por  $\phi(t_0) = x_0$ .

El resultado anterior nos dice que si nos situamos sobre un punto de  $I \times D$ , solo una solución del sistema (2.1) pasará por dicho punto. Con otras palabras, las trayectorias de un mismo sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno no se cortan. De hacerlo, la solución del problema de valores iniciales (2.2) no sería única.

### *Sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno autónomos*

Como bien se verá más adelante, el tipo de ecuaciones diferenciales que más nos interesa es el de las autónomas, puesto que en los problemas que vamos a considerar, las condiciones se consideran fijas en el tiempo, o bien que el intervalo temporal de interés es suficientemente corto como para que las condiciones se puedan suponer constantes.

**Definición 2.7.** (SEDO orden uno autónomo). Un sistema de ecuaciones diferenciales de orden uno (2.1) se dice que es **autónomo** cuando no depende del tiempo, es decir, es de la forma:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.3)$$

Poblacionalmente, esto significa que la cantidad de individuos no depende del momento en el que se determine. El **problema de valores iniciales de orden uno autónomo** queda de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= f_i(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ x_i(t_0) &= x_{0,i} \end{aligned} \quad (2.4)$$

$$i = 1, 2, \dots, n.$$

Para un PVI de este tipo, el teorema de existencia y unicidad afirma que, partiendo de un punto del espacio fase, solo queda definida una órbita, concluyendo así que dos órbitas no se pueden cortar. El siguiente resultado lo resume:

**Teorema 2.2.** Sea el SEDO de orden uno autónomo (2.1) que cumpla las condiciones del teorema de existencia y unicidad (2.1). Entonces las órbitas de dos soluciones cualesquiera del sistema son coincidentes o disjuntas.

El siguiente teorema nos da más información sobre las soluciones:

**Teorema 2.3.** Sea  $\phi(t)$  una solución del SEDO autónomo de orden uno (2.1) y sea  $c \in \mathbb{R}$ . Entonces la función trasladada  $\sigma(t) = \phi(t+c)$  es también una solución. Esto es, las trayectorias de las soluciones de dichos sistemas son trasladadas paralelamente al eje  $t$ .

Demostración:

Denotamos a las componentes de  $\phi$  por  $\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_n$  y a las de  $\sigma$  por  $\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_n$ . Veamos que  $\sigma$  es solución del sistema

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

Efectivamente pues, al ser  $\phi$  solución,

$$\frac{d\sigma_i}{dt}(t) = \frac{d\phi_i}{dt}(t+c) = f_i(\phi_i(t+c)) = f_i(\sigma_i(t))$$

para cada  $i = 1, 2, \dots, n$ . Junto con lo dicho anteriormente de que las trayectorias no se pueden cortar, se concluye que todas ellas son trasladadas. ■

Claramente, cada trayectoria queda determinada por la condición inicial. Las trayectorias pueden ser periódicas, lo que se traduce en órbitas cerradas. Las soluciones cuyas trayectorias y órbitas son así, serán importantes más adelante para el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra.

**Definición 2.8.** (solución periódica) Una **solución periódica**  $\phi$  del SEDO autónomo (2.3) es una solución de dicho sistema que verifica que  $\phi(0) = \phi(T) = x_T$ , para algún  $T > 0$  y  $x_T \in \mathbb{R}^n$ ,  $\phi(t) = \phi(t+T)$ ,  $t \in (0, T)$ , pero no es constante.



## 2.2 Estabilidad

En esta sección se presentará un enfoque cualitativo del estudio de soluciones de sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno. Concretamente, de aquellos que sean autónomos. Así pues, se podrá hacer un estudio del comportamiento de las soluciones de un SEDO autónomo no lineal, que como ya se sabe, no siempre es resoluble analíticamente.

Comenzamos definiendo el término de **punto de equilibrio**, que será de vital importancia.

**Definición 2.9.** (*Punto de equilibrio. Solución de equilibrio*) Un punto  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  se dice que es un **punto de equilibrio, estacionario o de reposo** del SEDO autónomo (2.3) si

$$\frac{dx_i}{dt}(x_0) = f_i(x_0) = 0, \quad \forall i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.5)$$

A la solución del sistema autónomo  $\phi(t) = x_0$  se le llama **solución de equilibrio**.

Hablaremos indistintamente de soluciones y puntos de equilibrio. Evidentemente, la trayectoria de una solución de equilibrio es una recta paralela al eje  $t$  y su órbita queda reducida a un punto, el punto de equilibrio.

Las soluciones de equilibrio son, entonces, aquellas que son constantes con el tiempo. Ecológicamente estas soluciones son de gran interés pues significarán, como se verá más adelante, un estado en el que dos especies (o más) no varíen en número y sean capaces de convivir indefinidamente (claramente, podrán existir otras soluciones que, variando en número cumplan esto, pero en cuanto a sencillez, un punto de equilibrio es una solución ecológica ideal). De hecho, estas soluciones dan mucha información sobre otras soluciones cercanas. Esto va a ser crucial en casos en los que tratemos con SEDO autónomos no lineales, como son los que aparecerán en los siguientes capítulos.

Clasificamos los puntos de equilibrio según se comporten las soluciones en sus cercanías:

**Definición 2.10.** (*Estabilidad de un punto de equilibrio en el sentido de Lyapunov*) Sea  $x_e \in \mathbb{R}^n$  un punto de equilibrio del SEDO autónomo (2.3) y  $\phi(t; t_0, x_0)$  denote a la solución de dicho sistema cuando las condiciones iniciales vienen dadas por  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  en el instante inicial  $t_0$ . Entonces:

- $x_e$  será estable si, para valores iniciales cercanos a él, las órbitas de las soluciones obtenidas se quedan a su vez cerca del punto. Es decir, para todo  $\epsilon > 0$ , existe  $\delta > 0$  tal que si  $|x_e - x_0| < \delta$  con  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  entonces

$$\|x_e - \phi(t; t_0, x_0)\| < \epsilon$$

para todo  $t \geq 0$

- $x_e$  será inestable cuando no sea estable, es decir, cuando las órbitas de las soluciones que comienzan cerca del punto, no se mantienen, necesariamente, cerca del punto.
- $x_0$  será asintóticamente estable si es estable y, además, se cumple que si existe  $\delta > 0$  si  $|x_e - x_0| < \delta$  con  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  entonces

$$\|x_e - \phi(t; t_0, x_0)\| \rightarrow 0$$



cuando  $t \rightarrow \infty$ . Esto es, las soluciones que comienzan cercanas al punto tienden al punto con el tiempo.

Claramente, dada la visión ecológica que se le da a este trabajo, la situación de mayor preferencia es la de puntos de equilibrio asintóticamente estables, pues esto significará que el resto de posibles situaciones (soluciones cercanas al punto) tenderán a parecerse cada vez más a la solución de equilibrio que, como hemos dicho, es la situación ideal.

**Definición 2.11.** (Cuenca de atracción) Sea  $x_e$  un punto de equilibrio asintóticamente estable de un SEDO autónomo. Se le llama **cuenca de atracción** de  $x_e$  al conjunto

$$\{x_0 \in \mathbb{R}^n : \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t; t_0, x_0) = x_e\}$$

Si la cuenca de atracción es  $\mathbb{R}^n$ , se dice que hay **estabilidad asintótica global**. Si es un subconjunto, se le llama **cuenca de atracción local**.

El término estable también puede referirse a un SEDO. Esta propiedad de los sistemas se determina estudiando la estabilidad de sus puntos críticos.

### Estabilidad de un SEDO lineal autónomo homogéneo con coeficientes constantes

Para mayor sencillez y puesto que trabajaremos en los siguientes capítulos con sistemas de dos ecuaciones, estos son los que consideraremos a partir de ahora.

Consideramos el SEDO lineal autónomo homogéneo con coeficientes constantes

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a_{11}x(t) + a_{12}y(t), \\ \frac{dy}{dt} &= a_{21}x(t) + a_{22}y(t). \end{aligned} \quad (2.6)$$

Llamamos  $A$  a la matriz de coeficientes y suponemos que es invertible. Fácilmente se comprueba que  $(0, 0)$  es un punto de equilibrio del sistema. Estudiaremos la estabilidad de dicho punto y así determinaremos la estabilidad del sistema.

El comportamiento de las órbitas cercanas al origen de coordenadas vendrá determinado por los valores propios de la matriz de coeficientes. Sean  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son los valores propios de  $A$ . Vamos a distinguir casos según sean los autovalores. Veamos en primer lugar que si  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) < 0$ , entonces el sistema lineal es asintóticamente estable. Distinguiamos casos:

- Valores propios reales, distintos y negativos:  
Suponemos que  $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$  (el caso  $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$  es análogo). La solución general del sistema es de la forma:

$$\begin{aligned} \phi_1(t) &= c_{11}e^{\lambda_1 t} + c_{21}e^{\lambda_2 t}, \\ \phi_2(t) &= c_{12}e^{\lambda_1 t} + c_{22}e^{\lambda_2 t}, \end{aligned}$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$  arbitrarios. Claramente, cuando  $t \rightarrow \infty$ ,  $\phi_1(t), \phi_2(t) \rightarrow 0$ . Esto es, las soluciones se acercan al origen en el plano de fases. Luego este es un punto de equilibrio **asintóticamente estable** y, por lo tanto, el sistema (2.6)

recibe el mismo nombre.

Además, podemos conocer el comportamiento de dichas soluciones cerca del punto de equilibrio. Como  $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ , se tiene que cuando  $t \rightarrow \infty$ , el término en  $e^{\lambda_2 t}$  converge a 0 más rápidamente luego

$$\begin{aligned}\phi_1(t) &\approx c_{11}e^{\lambda_1 t}, \\ \phi_2(t) &\approx c_{12}e^{\lambda_1 t},\end{aligned}$$

cuando  $t \rightarrow \infty$ . Esto quiere decir que las órbitas se acercan al punto crítico a lo largo de la asíntota que pasa por dicho punto y cuya pendiente es  $m = \frac{c_{12}}{c_{11}}$ . Cuando ocurre esto ( $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ ) decimos que nos encontramos ante un **nodo estable** o **sumidero**. Ver figura 2.1a.

- Valores propios reales, iguales y negativos:  
Distinguimos dos casos:

- A es diagonalizable, entonces la solución es de la forma:

$$\begin{aligned}\phi_1(t) &= c_{11}e^{\lambda_1 t}, \\ \phi_2(t) &= c_{12}e^{\lambda_1 t},\end{aligned}$$

Cuando  $t \rightarrow \infty$ ,  $\phi_1, \phi_2 \rightarrow 0$ , luego el sistema es **asintóticamente estable**, lo mismo pasa con el sistema. Además, las órbitas son rectas que se acercan al punto crítico cuyas pendientes son  $m = \frac{c_{12}}{c_{11}}$ . Cuando esto ocurre decimos que nos encontramos ante un **nodo estrella estable**. Ver figura 2.1b.

- A no es diagonalizable, entonces la solución general es de la forma:

$$\begin{aligned}\phi_1(t) &= (c_{11} + c_{21}t)e^{\lambda_1 t}, \\ \phi_2(t) &= (c_{12} + c_{22}t)e^{\lambda_1 t},\end{aligned}$$

De igual manera, las órbitas tienden al origen con el tiempo. Sin embargo, no se acercan a lo largo de una asíntota. A este punto se le llama **nodo degenerado estable**. Ver figura 2.1c.

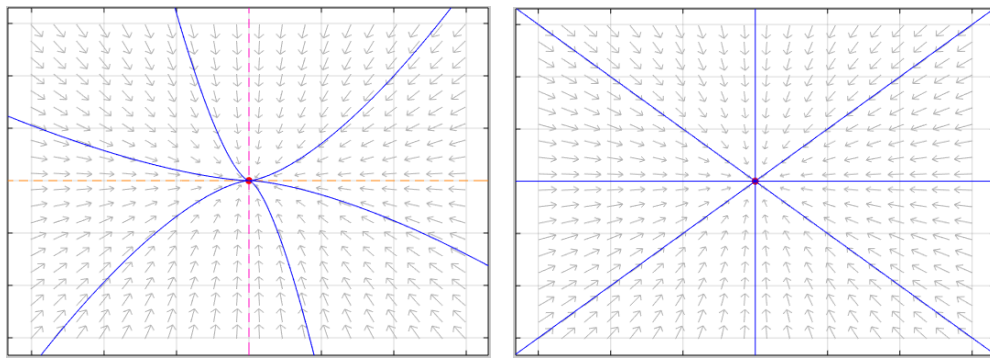
- Valores propios complejos conjugados con parte real negativa:  
Sean  $\lambda_1 = \alpha + i\beta$  y  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ , con  $\alpha < 0$ . La solución general es de la forma:

$$\begin{aligned}\phi_1(t) &= (c_{11}\cos\beta t + c_{21}\sen\beta t)e^{\alpha t}, \\ \phi_2(t) &= (c_{12}\cos\beta t + c_{22}\sen\beta t)e^{\alpha t},\end{aligned}$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$  arbitrarios. Se puede reescribir como

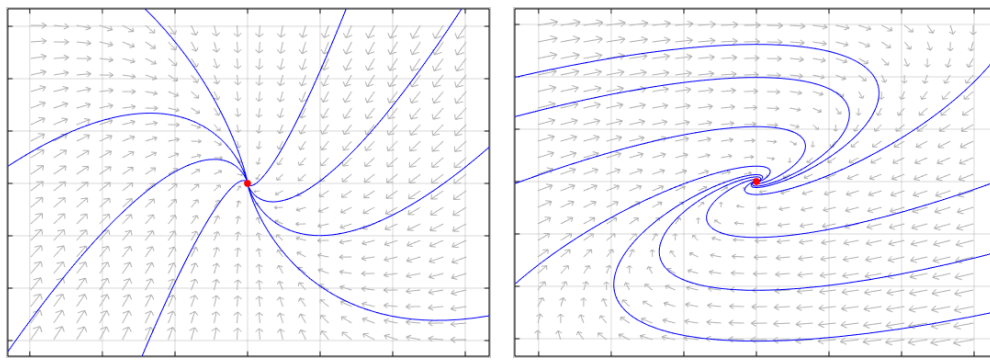
$$\begin{aligned}\phi_1(t) &= c_1 e^{\alpha t} \cos(\beta t - e_1), \\ \phi_2(t) &= c_2 e^{\alpha t} \cos(\beta t - e_2),\end{aligned}$$

con  $c_1, c_2$  constantes y  $e_1, e_2$  reales. Cuando  $t \rightarrow \infty$ , las soluciones son oscilantes y  $\phi_1(t), \phi_2(t) \rightarrow 0$ . Esto es, las soluciones se acercan al origen en el plano de fases de manera espiral. Esto significa que las órbitas de las soluciones del sistema lineal tienden al punto de equilibrio. Luego este es un punto de equilibrio **asintóticamente estable** y el sistema lineal también. Cuando ocurre esto ( $Re(\lambda_1) = Re(\lambda_2) < 0$ ) decimos que nos encontramos ante un **punto espiral (asintóticamente estable)** o **punto focal (asintóticamente estable)**. Ver figura 2.1d.



(a) Sumidero. El origen es un punto de equilibrio sumidero del sistema formado por las ecuaciones  $x' = -2x$ ,  $y' = -3y$ .

(b) Nodo estrella estable. El origen es un punto de equilibrio de tipo nodo estrella estable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = -4x$ ,  $y' = -4y$ .



(c) Nodo degenerado estable. El origen es un punto de equilibrio asintóticamente estable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = -x$ ,  $y' = -x - y$ .

(d) Punto espiral estable. El origen es un punto de equilibrio espiral estable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = -2x + 2y$ ,  $y' = -y$ .

Figura 2.1: Representación de puntos de equilibrio asintóticamente estables

En segundo lugar veremos que si  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) \leq 0$ , entonces el sistema es estable. El único caso posible es en el que los valores propios sean imaginarios puros (no se puede dar un valor propio nulo ya que la matriz de coeficientes es invertible), es decir,  $Re(\lambda_1) = Re(\lambda_2) = 0$ . Luego,  $\lambda_1 = i\beta$  y  $\lambda_2 = -i\beta$ . La solución general es de la forma:

$$\phi_1(t) = c_{11}\cos\beta t + c_{21}\sen\beta t,$$

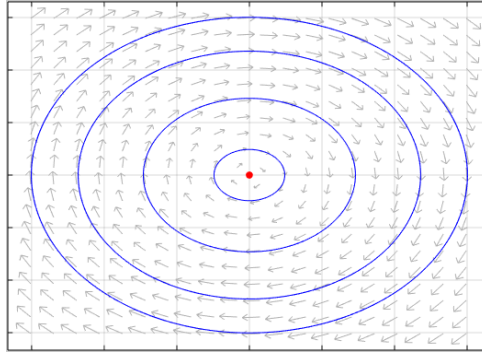
$$\phi_2(t) = c_{12}\cos\beta t + c_{22}\sen\beta t,$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$  arbitrarios. Se puede reescribir como

$$\phi_1(t) = c_1\cos(\beta t - e_1),$$

$$\phi_2(t) = c_2\cos(\beta t - e_2),$$

con  $c_i, c_2$  constantes y  $e_1, e_2$  reales. Cuando  $t \rightarrow -\infty$ , las soluciones oscilan en curvas cerradas. Esto es, las soluciones son curvas cerradas alrededor del punto de equilibrio. Luego este es un punto de equilibrio **estable** y el sistema lineal también. Cuando ocurre esto ( $Re(\lambda_1) = Re(\lambda_2) = 0$ ) decimos que nos encontramos ante un **centro (estable)**. Ver figura 2.2a.



(a) Centro. El origen es un punto de equilibrio del tipo centro del sistema formado por las ecuaciones  $x' = y, y' = -x$ .

Figura 2.2: Representación de puntos de equilibrio estables

En tercer lugar veremos que si  $Re(\lambda_i) > 0$  para algún  $i = 1, 2$ , entonces el sistema es inestable. Los distintos casos posibles son:

- Valores propios reales y de distinto signo:  
Supongamos  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$  (el caso contrario es análogo). La solución general del sistema es de la forma:

$$\phi_1(t) = c_{11}e^{\lambda_1 t} + c_{21}e^{\lambda_2 t},$$

$$\phi_2(t) = c_{12}e^{\lambda_1 t} + c_{22}e^{\lambda_2 t},$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}, i, j = 1, 2$  arbitrarios. Como  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ , se tiene que cuando  $t \rightarrow \infty$ , el término en  $e^{\lambda_2 t}$  converge a 0 luego

$$\phi_1(t) \approx c_{11}e^{\lambda_1 t} \rightarrow \infty,$$

$$\phi_2(t) \approx c_{12}e^{\lambda_1 t} \rightarrow \infty,$$

cuando  $t \rightarrow \infty$ . Esto es, cuando pasa el tiempo, las órbitas se alejan del punto de equilibrio a lo largo de la asíntota que pasa por él y de pendiente  $m = \frac{c_{12}}{c_{11}}$ . También, a causa de que  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ , se tiene que cuando  $t \rightarrow -\infty$ , el término en  $e^{\lambda_1 t}$  converge a 0 luego

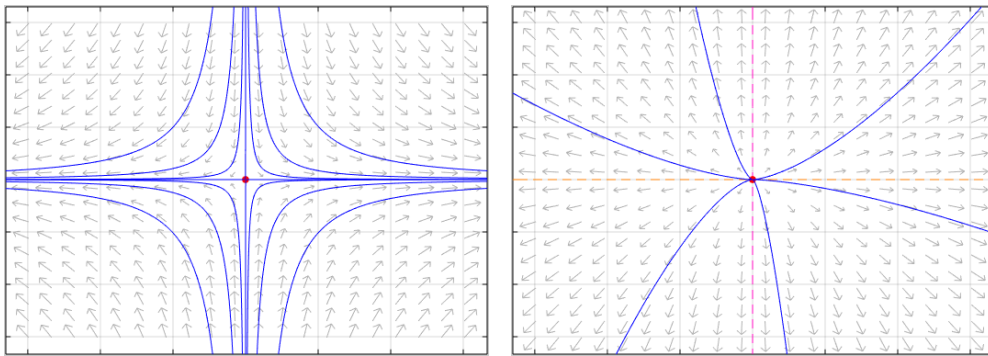
$$\phi_1(t) \approx c_{21}e^{\lambda_2 t} \rightarrow \infty,$$

$$\phi_2(t) \approx c_{22}e^{\lambda_2 t} \rightarrow \infty,$$

cuando  $t \rightarrow -\infty$ . Esto quiere decir que, al principio, las soluciones se acercan al punto de equilibrio. Visto el comportamiento de las soluciones en el tiempo podemos concluir que se trata de un punto de equilibrio **inestable** y el sistema lineal recibe este mismo nombre. Cuando ocurre esto ( $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ ) decimos que nos encontramos ante un **punto de silla (inestable)**. Ver figura 2.3a.

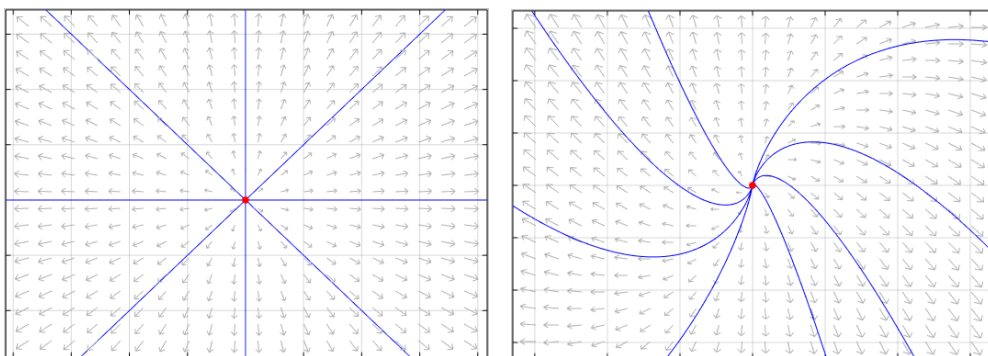
- Valores propios reales, distintos y positivos:  
Suponemos que  $\lambda_2 > \lambda_1 > 0$  (el caso  $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$  es análogo). La solución general del sistema es de la forma:

$$\phi_1(t) = c_{11}e^{\lambda_1 t} + c_{21}e^{\lambda_2 t},$$



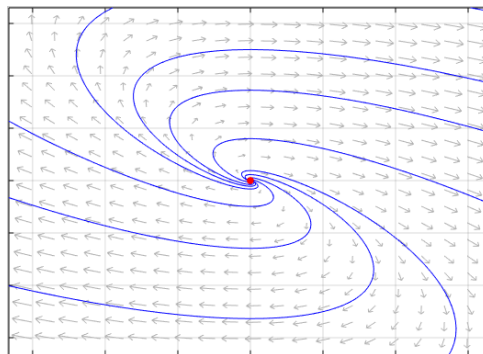
(a) Punto de silla. El origen es un punto de silla del sistema formado por las ecuaciones  $x' = 2x$ ,  $y' = -3y$ .

(b) Fuente. El origen es un punto de equilibrio del tipo fuente del sistema formado por las ecuaciones  $x' = 2x$ ,  $y' = 3y$ .



(c) Nodo estrella inestable. El origen es un punto de equilibrio del tipo nodo estrella inestable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = 4x$ ,  $y' = 4y$ .

(d) Nodo degenerado inestable. El origen es un punto de equilibrio inestable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = x$ ,  $y' = -x + y$ .



(e) Punto espiral inestable. El origen es un punto de equilibrio es un punto espiral inestable del sistema formado por las ecuaciones  $x' = 2x + 2y$ ,  $y' = -x$ .

Figura 2.3: Representación de puntos de equilibrio asintóticamente estables

$$\phi_2(t) = c_{12}e^{\lambda_1 t} + c_{22}e^{\lambda_2 t},$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$  arbitrarios. Claramente, cuando  $t \rightarrow -\infty$ ,  $\phi_1(t), \phi_2(t) \rightarrow 0$ . Esto es, las soluciones se acercan al origen en el plano de fases. Esto significa que las órbitas de las soluciones del sistema lineal se alejan del punto de equi-

brio. Luego este es un punto de equilibrio **inestable** y el sistema lineal recibe este mismo nombre.

Además, podemos conocer el comportamiento de dichas soluciones cerca del punto de equilibrio. Como  $\lambda_2 > \lambda_1 > 0$ , se tiene que cuando  $t \rightarrow -\infty$ , el término en  $e^{\lambda_2 t}$  converge a 0 más rápidamente luego

$$\phi_1(t) \approx c_{11}e^{\lambda_1 t},$$

$$\phi_2(t) \approx c_{12}e^{\lambda_1 t},$$

cuando  $t \rightarrow -\infty$ . Esto quiere decir que las órbitas se alejan del punto crítico a lo largo de la asíntota que pasa por dicho punto y cuya pendiente es  $m = \frac{c_{12}}{c_{11}}$ . Cuando ocurre esto ( $\lambda_2 > \lambda_1 > 0$ ) decimos que nos encontramos ante un **nodo inestable** o **fuelle**. Ver figura 2.3b.

- Valores propios reales, iguales y positivos:  
Distinguimos dos casos:

- A es diagonalizable, entonces la solución es de la forma:

$$\phi_1(t) = c_{11}e^{\lambda_1 t},$$

$$\phi_2(t) = c_{12}e^{\lambda_1 t},$$

Cuando  $t \rightarrow -\infty$ ,  $\phi_1, \phi_2 \rightarrow 0$ , luego el sistema es inestable, lo mismo pasa con el sistema. Además, las órbitas son rectas que se alejan al punto crítico cuyas pendientes son  $m = \frac{c_{12}}{c_{11}}$ . Cuando esto ocurre decimos que nos encontramos ante un **nodo estrella inestable**. Ver figura 2.3c.

- A no es diagonalizable, entonces la solución general es de la forma:

$$\phi_1(t) = (c_{11} + c_{21}t)e^{\lambda_1 t},$$

$$\phi_2(t) = (c_{12} + c_{22}t)e^{\lambda_1 t},$$

De igual manera, las órbitas se alejan del origen con el tiempo. Sin embargo, no se acercan a lo largo de una asíntota. A este punto lo llamamos **nodo degenerado inestable**. Ver figura 2.3d.

- Valores propios complejos conjugados con parte real positiva:  
Sean  $\lambda_1 = \alpha + i\beta$  y  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ , con  $\alpha$  claramente positivo. La solución general es de la forma:

$$\phi_1(t) = (c_{11}\cos\beta t + c_{21}\sen\beta t)e^{\alpha t},$$

$$\phi_2(t) = (c_{12}\cos\beta t + c_{22}\sen\beta t)e^{\alpha t},$$

para  $t > 0$ , con  $c_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$  arbitrarios. Se puede reescribir como

$$\phi_1(t) = c_1 e^{\alpha t} \cos(\beta t - e_1),$$

$$\phi_2(t) = c_2 e^{\alpha t} \cos(\beta t - e_2),$$

con  $c_i, c_2$  constantes y  $e_1, e_2$  reales. Cuando  $t \rightarrow -\infty$ , las soluciones oscilan y  $\phi_1(t), \phi_2(t) \rightarrow 0$ . Esto es, las soluciones se alejan del origen en el plano de fases de

manera espiral. Esto significa que las órbitas de las soluciones del sistema lineal se alejan del punto de equilibrio. Luego este es un punto de equilibrio **inestable** y el sistema lineal también. Cuando ocurre esto ( $Re(\lambda_1) = Re(\lambda_2) > 0$ ) decimos que nos encontramos ante un **punto espiral inestable** o **punto focal inestable**. Ver figura 2.3e.

Para resumir, el sistema lineal (2.6) es:

- **Asintóticamente estable** cuando  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) < 0$ .
- **Estable** cuando  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) \leq 0$ .
- **Inestable** cuando  $Re(\lambda_i) > 0$  para algún  $i = 1, 2$ .

## 2.3 Estudio de sistemas autónomos no lineales

Puesto que las situaciones planteadas en este trabajo son de naturaleza no lineal, en lo siguiente se presenta el procedimiento usual para el estudio sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales.

Estudiaremos el comportamiento de las soluciones de sistemas de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno autónomas no lineales, de la forma:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y),\end{aligned}\tag{2.7}$$

donde  $f$  y  $g$  son no lineales. Para un estudio de la estabilidad de (2.7) se procede a aproximar las ecuaciones por otras lineales. Así, la estabilidad del sistema no lineal vendrá determinada por la estabilidad del sistema linealizado. Dicha aproximación es posible si  $f$  y  $g$  poseen derivadas parciales de primer orden continuas para todo  $(x, y) \in \mathbb{R}$ . Veremos a continuación cómo se realiza dicha "linealización".

Ya sabemos además, que bajo ciertas condiciones de  $f$  y  $g$ , y añadiendo una condición inicial  $x(t_0) = x_0$ ,  $y(t_0) = y_0$ , se asegura la existencia y unicidad de solución (Ver por ejemplo el Teorema de Cauchy-Lipschitz 2.4 o el teorema de existencia y unicidad de solución para sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden uno 2.1).

### *Trayectorias en las cercanías de un punto crítico*

El primer paso es obtener los puntos críticos del sistema tal y como se indica en 2.2. Una vez obtenidos los puntos críticos, conviene estudiar el comportamiento del resto de soluciones en las cercanías de dichos puntos de equilibrio. Retomamos el sistema (2.7). Por lo tanto,  $f$  y  $g$  poseen sendas expansiones en serie de Taylor alrededor del



punto de equilibrio que denotamos por  $(x_e, y_e)$

$$\begin{aligned}
 f(x, y) &= f(x_e, y_e) + (x - x_e) \frac{\delta f}{\delta x}(x_e, y_e) + (y - y_e) \frac{\delta f}{\delta y}(x_e, y_e) + \frac{1}{2}(x - x_e)^2 \frac{\delta^2 f}{\delta x^2}(x_e, y_e) \\
 &\quad + \frac{1}{2}(y - y_e)^2 \frac{\delta^2 f}{\delta y^2}(x_e, y_e) + (x - x_e)(y - y_e) \frac{\delta^2 f}{\delta x \delta y}(x_e, y_e) + \dots \\
 g(x, y) &= g(x_e, y_e) + (x - x_e) \frac{\delta g}{\delta x}(x_e, y_e) + (y - y_e) \frac{\delta g}{\delta y}(x_e, y_e) + \frac{1}{2}(x - x_e)^2 \frac{\delta^2 g}{\delta x^2}(x_e, y_e) \\
 &\quad + \frac{1}{2}(y - y_e)^2 \frac{\delta^2 g}{\delta y^2}(x_e, y_e) + (x - x_e)(y - y_e) \frac{\delta^2 g}{\delta x \delta y}(x_e, y_e) + \dots
 \end{aligned}$$

Como  $(x_e, y_e)$  es un punto de equilibrio del sistema autónomo (2.7), se tiene que  $f(x_e, y_e) = 0 = g(x_e, y_e)$ . Luego haciendo el cambio de variables  $X = x - x_e$ ,  $Y = y - y_e$  y truncando tras los términos de primer orden, nos queda que

$$\begin{aligned}
 f(x, y) &\approx f(x_e, y_e) + X \frac{\delta f}{\delta x}(x_e, y_e) + Y \frac{\delta f}{\delta y}(x_e, y_e), \\
 g(x, y) &\approx g(x_e, y_e) + X \frac{\delta g}{\delta x}(x_e, y_e) + Y \frac{\delta g}{\delta y}(x_e, y_e).
 \end{aligned}$$

Por tanto, las soluciones del sistema autónomo (2.7) se pueden aproximar, cerca de  $(x_e, y_e)$ , por las soluciones del siguiente sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden lineal:

$$\begin{aligned}
 \frac{dX}{dt} &= a_{11}X + a_{12}Y, \\
 \frac{dY}{dt} &= a_{21}X + a_{22}Y,
 \end{aligned} \tag{2.8}$$

donde

$$\begin{aligned}
 a_{11} &= \frac{\delta f}{\delta x}(x_e, y_e), & a_{12} &= \frac{\delta f}{\delta y}(x_e, y_e), \\
 a_{21} &= \frac{\delta g}{\delta x}(x_e, y_e), & a_{22} &= \frac{\delta g}{\delta y}(x_e, y_e).
 \end{aligned}$$

La matriz de coeficientes  $A = (a_{ij})_{i,j=1,2}$  resulta ser la matriz jacobiana asociada al sistema autónomo (2.7) evaluada en el punto de equilibrio.

Consideramos que la estabilidad del sistema linealizado (2.8) coincide con la del SEDO no lineal (2.7).

## 2.4 Métodos numéricos

Puesto que vamos a tratar con sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales, va a ser interesante la obtención de soluciones de manera numérica ya que estos son irresolubles en la mayoría de los casos. Para esta sección se puede consultar el libro [6].



Dado un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias y una condición inicial (un PVI en definitiva, (2.2)), que ahora notaremos

$$\begin{aligned}x'(t) &= f(t, x), \\x(0) &= x_0,\end{aligned}\tag{2.9}$$

para su resolución numérica (es decir, para dar una aproximación numérica de su solución) necesitamos que exista y sea única la solución. El siguiente teorema nos da condiciones suficientes:

**Teorema 2.4.** (Cauchy-Lipschitz) *Sea un PVI de la forma (2.9). Sea  $D$  subconjunto de  $I \times \mathbb{R}^n$ , con  $I$  intervalo. Si  $f$  es continua en  $D$  y, además, es Lipschitz para  $x$  en  $D$  con constante de Lipschitz  $L$ , se tiene que:*

- *El PVI tiene solución única en  $D$ .*
- *Si perturbamos el sistema en las condiciones iniciales,*

$$\begin{aligned}\tilde{x}'(t) &= f(t, \tilde{x}), \\ \tilde{x}(t_0) &= \tilde{x}_0.\end{aligned}\tag{2.10}$$

Entonces

$$\|x - \tilde{x}\| \leq e^{Lt} \|x_0 - \tilde{x}_0\|.$$

- *Si perturbamos el sistema en  $f$  añadiendo un término de ruido,*

$$\begin{aligned}\tilde{x}'(t) &= f(t, \tilde{x}) + r(t, \tilde{x}), \\ \tilde{x}(t_0) &= \tilde{x}_0.\end{aligned}\tag{2.11}$$

Si  $\|r\| \leq M$ , entonces se tiene que

$$\|x - \tilde{x}\| \leq e^{Lt} \|x_0 - \tilde{x}_0\| + \frac{M}{L} (e^{Lt} - 1).$$

Además, vamos a considerar la estabilidad del PVI, es decir, que ante pequeñas perturbaciones del problema, nos de pequeñas perturbaciones en la solución. Es importante saber la estabilidad de una EDO antes de proceder a resolverla numéricamente. El estudio de la estabilidad de un PVI fue considerado en secciones anteriores.

Un **método numérico** es un esquema, que en este trabajo será expresando en diferencias, que permite aproximar de forma discreta la solución de un problema. En dicha ecuación en diferencias aparecerán un determinado número de aproximaciones sucesivas  $x_{n+j}$  con  $j = 0, 1, \dots, k$ . Se dice que  $k$  es el **número de pasos** del método.

Denotamos a la partición del intervalo  $[a, b]$  donde se pretenden obtener las aproximaciones como  $\{t_n\}_{n=0,1,\dots,m}$ . Entonces  $t_n = t_0 + hn$ , con  $t_0 = a$  y  $t_m = b$  de donde  $h = \frac{b-a}{m}$  es el llamado **paso**. Los valores exactos de la solución en  $t_n$  vendrán representados por  $x(t_n)$  y a sus aproximaciones mediante el método por  $x_n$ .

Los métodos numéricos pueden ser **explícitos**, si se puede expresar  $x_{n+k}$  en función de las anteriores aproximaciones  $x_{n+j}$ ,  $j = 0, 1, \dots, k-1$ , o **implícitos** si esto no es posible.

Una característica imprescindible de un método numérico es que a menor paso  $h$ , más exacta sea la aproximación. Se dice, entonces, que el método es **convergente**.

**Definición 2.12.** (Método numérico convergente) Si se cumple que

$$\max_{n=0,\dots,m} \|x(t_n) - x_n\| \rightarrow 0$$

cuando  $h \rightarrow 0$ .

Una aproximación numérica siempre va acompañada de una cantidad que determina lo cerca que se encuentra del valor real. A esta cantidad se le llama **error**. Veamos dos tipos de errores:

**Definición 2.13.** (Error global) Se llama **error global** en el  $i$ -ésimo paso a la diferencia

$$E_i = x(y_i) - x_i.$$

### Métodos numéricos de un paso

**Definición 2.14.** (Método numérico de un paso) Es un esquema de la forma

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + h\Phi(x_n, t_n, h), \\ x_0 &= x(t_0), \end{aligned} \quad (2.12)$$

donde  $\Phi : \mathbb{R}^m \times [a, b] \times \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^m$

Consideramos ahora el **método perturbado**

$$\begin{aligned} z_{n+1} &= z_n + h(\Phi(z_n, t_n, h) + \delta_{n+1}), \\ z_0 & \end{aligned} \quad (2.13)$$

Se puede definir ahora otra cualidad de los métodos numéricos que consiste en que los errores cometidos no amplifiquen los errores de las soluciones. Esta característica se conoce por **estabilidad**.

**Definición 2.15.** (Método numérico estable) Un método numérico de un paso se dice que es **estable** para el PVI si existen  $M$  y  $N$  constantes de tal manera que

$$\max_{n=0,\dots,m} \|x_n - z_n\| \leq M\|x_0 - z_0\| + N \max_{n=0,\dots,m-1} \|\delta_{n+1}\|$$

donde  $z_n$  es la solución del método perturbado.

La **consistencia** es un concepto que nos determina si la discretización realizada es correcta.

**Definición 2.16.** (Método numérico consistente) Se dice que un método numérico de un paso (2.12) es consistente con el PVI (2.9) si

$$\max_{n=0,\dots,m-1} \left\| \frac{x(t_{n+1}) - x(t_n)}{h} - \Phi(x(t_n), t_n, h) \right\| \rightarrow 0$$

cuando  $h \rightarrow 0$ , para cualquier solución de la ecuación diferencial dada por el PVI (2.9).

Existe una relación entre los anteriores conceptos de un método numérico. Viene dada por el siguiente resultado:

**Teorema 2.5.** (Lax) *Un método numérico de un paso es convergente, si y solo si, es consistente y estable.*

Además, se tiene un criterio práctico para el estudio de la convergencia:

**Teorema 2.6.** (Condición de convergencia de un método numérico de un paso) *Si  $\Phi$  es continua en  $\mathbb{R}^m \times [0, b] \times \mathbb{R}^+$ , Lipschitz respecto a la primera variable,  $x$ , y el paso  $h$  es suficientemente pequeño, entonces el método numérico de un paso es convergente.*

El orden de un método de un paso está fuertemente ligado al concepto de consistencia.

**Definición 2.17.** (Orden de un método numérico) *Un método numérico del tipo (2.12) se dice de orden  $p \in \mathbb{N}$  si*

$$\max_{n=0, \dots, m-1} \left\| \frac{x(t_{n+1}) - x(t_n)}{h} - \Phi(x(t_n), t_n, h) \right\| = O(h^p).$$

Consideremos ahora otra característica de los métodos numéricos que nos determinar si hace falta poner una restricción sobre la elección del paso  $h$ .

**Definición 2.18.** (A-estabilidad. Región de A-estabilidad. Radio de A-estabilidad) *Se dice que un método numérico de un paso es **A-estable** si para cualquier  $h > 0$  se tiene que la solución numérica  $x_n$  de la llamada **ecuación test**  $x'(t) = \lambda x(t)$  con  $\lambda \in \mathbb{C}$  y  $\text{Re}(\lambda) < 0$  cumple que*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x_n = 0.$$

*Si el método no es A-estable, existe una región del plano complejo llamada **región de A-estabilidad** donde sí lo es. Llamamos **radio de A-estabilidad** al valor real negativo  $r$  tal que sea el ínfimo de la intersección de la región de A-estabilidad con el eje real negativo.*

Existen un tipo de SEDO lineales que, a pesar de ser asintóticamente estables, requieren una restricción sobre el paso adicional para su resolución numérica. Son los llamados **problemas stiff**.

**Definición 2.19.** (Problema stiff. Radio de stiffness) *Un SEDO lineal con coeficientes constantes se dice que es un **problema stiff** si es asintóticamente estable, es decir, todos sus valores propios  $\lambda_i$  tienen parte real negativa y además*

$$\max_i |\text{Re}(\lambda_i)| \gg \min_i |\text{Re}(\lambda_i)|$$

Al valor

$$rs = \frac{\max_i |\text{Re}(\lambda_i)|}{\min_i |\text{Re}(\lambda_i)|}$$

se le llama **radio de stiffness**. Cuando  $rs \geq 10$ , consideramos que el problema es stiff.

Si nos encontramos ante un **problem stiff**, la condición que debe satisfacer el paso  $h$  para que el método de un paso que utilicemos para su resolución numérica sea adecuado ha de ser:

$$h < \frac{|r|}{\max_i |\text{Re}(\lambda_i)|}$$

donde  $r$  es el radio de A-estabilidad.

## Métodos de Runge-Kutta

Se describirán en esta sección, muy brevemente, los **métodos de Runge-Kutta**, que son métodos de un paso.

**Definición 2.20.** (Método de Runge-Kutta de  $R$  estados) Se trata del esquema numérico

$$x_{n+1} = x_n + h \sum_{i=1}^R b_i k_i(x_n, t_n, h)$$

donde  $k_i(x_n, t_n, h) = f(t_n + c_i h, y_n + h \sum_{j=1}^R a_{ij} k_j)$  para  $i = 1, \dots, R$ . Los parámetros reales  $a_{ij}, b_i$  y  $c_i$  vienen dados por la **tabla de Butcher** asociado al método de Runge-Kutta: Estos coeficientes cumplen que  $c_i = \sum_{j=1}^R a_{ij}$  para  $i = 1, \dots, R$ .

$c_1$	$a_{11}$	$a_{12}$	$\dots$	$a_{1R}$
$c_2$	$a_{21}$	$a_{22}$	$\dots$	$a_{2R}$
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
$c_R$	$a_{R1}$	$a_{R2}$	$\dots$	$a_{RR}$
	$b_1$	$b_2$	$\dots$	$b_R$

cientes cumplen que  $c_i = \sum_{j=1}^R a_{ij}$  para  $i = 1, \dots, R$ .

Por su comodidad en la implementación nos centraremos solo en los explícitos, esto ocurre cuando  $a_{ij} = 0$  con  $j \geq i$  quedando la tabla de Butcher como

$0$	$0$	$0$	$\dots$	$0$	$0$
$c_2$	$a_{21}$	$0$	$\dots$	$0$	$0$
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\ddots$	$\vdots$	$\vdots$
$c_{R-1}$	$a_{R-1,1}$	$a_{R-1,2}$	$\dots$	$0$	$0$
$c_R$	$a_{R1}$	$a_{R2}$	$\dots$	$a_{R,R-1}$	$0$
	$b_1$	$b_2$	$\dots$	$b_{R-1}$	$b_R$

Se da a continuación una condición para que un método de Runge-Kutta explícito sea convergente.

**Teorema 2.7.** (Convergencia de un método de Runge-Kutta) Un método de Runge-Kutta de  $R$  estados es convergente si, y solo si, se cumple que  $\sum_{j=1}^R b_j = 1$ .

El estudio del orden de los métodos de Runge-Kutta se puede hacer a través de la teoría de árboles que se puede consultar en el libro [1]. Se demuestra que hasta 4 estados, el orden de los métodos de Runge-Kutta coincide con el número de estados. Siendo por tanto el óptimo el caso  $R = 4$ . Por tanto, en este trabajo se hará uso de un método de Runge-Kutta de 4 estados y orden 4.

0	0				
1/2	1/2	0			
1/2	0	1/2	0		
1	0	0	1	0	
	1/6	1/3	1/3	1/6	

Cuadro 2.1: Tabla de Butcher para el método de Runge-Kutta clásico.

**Definición 2.21.** (*Método de Runge-Kutta clásico*) Es el método cuya tabla de Butcher es la que se muestra en la tabla anterior.

Los métodos Runge-Kutta se han ido mejorando a lo largo del siglo XX y, por ejemplo, MATLAB<sup>®</sup> en su comando ode45 usa lo que se denomina **método Runge-Kutta embebido**, en concreto, el **método de Dormand-Prince** de 1980 cuya tabla de Butcher ampliada es:

0							
1/5	1/5						
3/10	3/40	9/40					
4/5	44/45	-56/15	32/9				
8/9	19372/6561	-25360/2187	64448/6561	-212/729			
1	9017/3168	-355/33	46732/5247	49/176	-5103/18656		
1	35/384	0	500/1113	125/192	-2187/6784	11/84	
	5179/57600	0	7571/16695	393/640	-92097/339200	187/2100	1/40
	35/384	0	500/1113	125/192	-2187/6784	11/84	0
	71/57600	0	-71/16695	71/1920	-17253/339200	22/525	-1/40



# Estudio del modelo de Lotka-Volterra competitivo para dos especies

## 3.1 Ecuaciones del modelo

En este capítulo se considera la existencia de dos especies que compiten por un mismo recurso y que conviven en un mismo hábitat. Consideraremos poblaciones del tipo conejos o liebres, es decir, especies con gran capacidad reproductiva (que contrarresta eficientemente su mortalidad) y, habitualmente hervívoras (si nos referimos a especies animales). La variable  $x(t)$  representa el número o proporción de individuos de una especie en el tiempo  $t$  mientras que  $y(t)$  lo hace de la segunda especie.

Iremos añadiendo hipótesis hasta llegar a las ecuaciones del modelo:

- Tanto una especie como la otra, digamos la representada por  $x$  (respectivamente la representada por  $y$ ), en ausencia de individuos de la otra especie y suponiendo que existe una cantidad de recurso suficientemente grande como para que tampoco exista competencia entre individuos de la misma especie, crecen exponencialmente según el modelo maltusiano descrito en el primer capítulo, es decir,

$$x'(t) = \alpha x(t)$$

con  $\alpha > 0$  la constante natural de la primera especie. Análogamente,

$$y'(t) = \beta y(t)$$

con  $\beta > 0$  la constante natural de crecimiento de la segunda especie. Es evidente, que las dos poblaciones evolucionarían de manera independiente.

- Debido a que el crecimiento descrito es exponencial, se llegaría a un número de individuos demasiado grande para que el recurso fuera suficiente. En este momento, los individuos de la misma especie competirían entre sí por el recurso. El término que frena el crecimiento es  $-\gamma_{11}x^2$  en el caso de la primera especie, obteniendo que el crecimiento de la población  $x(t)$  viene modelado por

$$x'(t) = \alpha x(t) - \gamma_{11}x^2(t), \quad \gamma_{11} \geq 0.$$

A esta ecuación, como hemos comentado en el capítulo 1, se la conoce como **ecuación logística del crecimiento**. A la constante no negativa  $\gamma_{11}$  la llamaremos **constante de competición intraespecie para la primera especie**. La **constante de competición intraespecie para la segunda especie** se denotará por  $\gamma_{22}$ .

- Se añade finalmente la competición interespecie, que liga los crecimientos de ambas poblaciones. También hace un efecto de frenado en el número de individuos de cada especie. Por tanto, las ecuaciones diferenciales de primer orden que describen el **modelo competitivo de Lotka-Volterra** son las siguientes:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y), \\ \frac{dy}{dt} &= y(\beta - \gamma_{21}x - \gamma_{22}y). \end{aligned} \tag{3.1}$$

A las constantes no negativas  $\gamma_{12}$  y  $\gamma_{21}$  las llamaremos **efecto de la competición interespecie en la primera especie y en la segunda especie**, respectivamente. Los términos  $-\gamma_{12}xy$  y  $-\gamma_{21}yx$  pueden ser interpretados por la **Ley de acción de masas** en el siguiente sentido. Si  $x(t), y(t)$  representan el número de individuos de cada especie en un hábitat, cuando una aumenta, la otra ha de disminuir en el mismo número para así tener la misma cantidad de individuos total. Esto ocurriría cuando ambas constantes de competición interespecie fueran iguales, es decir,  $\gamma_{12} = \gamma_{21}$ .

Dado que las constantes malthusianas  $\alpha$  y  $\beta$  se han considerado estrictamente positivas, estamos restringiéndonos al caso de poblaciones cuya tasa de mortalidad sea naturalmente más baja que la de natalidad.

También se pueden interpretar las ecuaciones en términos del recurso disponible. Si para la especie primera hay una cantidad de recurso  $\alpha$  y para la segunda especie  $\beta$ , entonces los términos  $\alpha - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y$  y  $\beta - \gamma_{21}x - \gamma_{22}y$  representan la cantidad de comida restante para cada especie, respectivamente. Como se puede observar, los individuos de una especie pueden obtener el recurso disponible para la otra mediante la competición. De esta manera, las poblaciones aumentan proporcionalmente a la cantidad de recurso disponible. Si dichos términos fueran idénticos en cada momento, digamos

$$\alpha - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y = \beta - \gamma_{21}x - \gamma_{22}y = k(t),$$

las ecuaciones (3.1) quedarían de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k(t)x, \\ \frac{dy}{dt} &= k(t)y. \end{aligned}$$

Dividiendo una ecuación entre la otra y resolviendo por variables separadas obtenemos que una población es proporcional a la otra.

### 3.2 Obtención de puntos de equilibrio

Aunque no sea posible encontrar analíticamente todas las soluciones de los PVI asociados al modelo competitivo (3.1), existen algunas soluciones que sí se pueden obtener fácilmente y que son de gran interés. Estas soluciones son las llamadas **soluciones de equilibrio** y son aquellas en las que

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 0, \\ \frac{dy}{dt} &= 0. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Es decir, aquellas en las que la población de ambas especies se mantiene constante. Digamos que  $x(t) = x_e$ ,  $y(t) = y_e$ . Al punto  $(x_e, y_e) \in \mathbb{R}^2$  se le llama **punto de equilibrio** o **punto crítico**.

Desde el punto de vista ecológico, estas soluciones son de gran importancia pues el número de individuos no sufre ningún cambio. Además, conocerlas nos permitirá



determinar el comportamiento en los alrededores de los puntos de equilibrio del resto de soluciones no constantes.

Los puntos de equilibrio del sistema competitivo (3.1) son, por tanto, las soluciones del siguiente sistema algebraico no lineal:

$$\begin{aligned} x(\alpha - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y) &= 0, \\ y(\beta - \gamma_{21}x - \gamma_{22}y) &= 0. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Obtenemos cuatro puntos de equilibrio:

- El trivial  $(0, 0)$  que implica que ninguna de las dos poblaciones existe.
- Una solución en la que la primera especie está extinta  $(0, \frac{\beta}{\gamma_{22}})$ .
- Otra solución, esta vez con la extinción de la segunda especie  $(\frac{\alpha}{\gamma_{11}}, 0)$ .
- La **solución de coexistencia**, que se obtiene del sistema

$$\begin{aligned} \alpha - \gamma_{11}x - \gamma_{12}y &= 0, \\ \beta - \gamma_{21}x - \gamma_{22}y &= 0, \end{aligned} \quad (3.4)$$

es la siguiente:

$$\left( \frac{-\beta\gamma_{1,2} + \alpha\gamma_{2,2}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}}, \frac{-\alpha\gamma_{2,1} + \beta\gamma_{1,1}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}} \right).$$

La matriz asociada al sistema (3.4) es

$$\begin{pmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} \end{pmatrix}.$$

Evidentemente, para que dicho sistema tenga una única solución, y exista por lo tanto una única solución de coexistencia y sea la dada anteriormente, su determinante ha de ser no nulo. Es decir,  $\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1} \neq 0$ . En el caso de que el determinante fuera nulo, resolviendo mediante el método de Gauss, obtendríamos que existe una recta de soluciones de coexistencia cuando  $\beta = \alpha \frac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}}$ . Esta condición, sin embargo, determina unos valores muy concretos que muy raramente van a obtenerse en poblaciones reales.

Como resulta lógico, el punto de equilibrio de mayor interés es en el que ambas especies coexisten.

Resumiendo, para que se pueda dar en la naturaleza el caso de coexistencia, se ha de tener que

$$\frac{-\beta\gamma_{1,2} + \alpha\gamma_{2,2}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}} > 0,$$

y

$$\frac{-\alpha\gamma_{2,1} + \beta\gamma_{1,1}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}} > 0,$$

con  $\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1} \neq 0$ .

### 3.3 Clasificación de los puntos de equilibrio

Para clasificar los puntos de equilibrio se utilizarán dos herramientas. La primera es el estudio de los valores propios de la matriz jacobiana del sistema evaluada en los puntos críticos, tal y como se muestra en la sección 2.3. La segunda herramienta, que además servirá para saber la dirección de las trayectorias, será la división del plano (concretamente del primer cuadrante que es donde las ecuaciones tienen sentido real) en secciones según los signos de las derivadas de  $x$  e  $y$ .

#### Estudio de los valores propios

Como ya se ha visto,  $A = J(x_e, y_e)$  es una matriz real cuyos valores propios determinan cómo se comportan las trayectorias de las soluciones en los alrededores del punto de equilibrio  $(x_e, y_e)$ . Para el modelo competitivo de Lotka-Volterra (3.1) se tiene que:

$$A = J(x_e, y_e) = \begin{pmatrix} \alpha - 2\gamma_{11}x_e - \gamma_{12}y_e & -\gamma_{12}x_e \\ -\gamma_{21}y_e & \beta - \gamma_{21}x_e - 2\gamma_{22}y_e \end{pmatrix}$$

Vamos a estudiar los diferentes casos posibles:

- Punto de equilibrio  $(0, 0)$ .

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & \beta \end{pmatrix}.$$

Cuyos valores propios son, claramente,  $\lambda_1 = \alpha$ ,  $\lambda_2 = \beta$ . Suponiendo ambos distintos, por como se han definido  $\alpha$  y  $\beta$  (positivas), el estudio realizado en la sección 2.3 nos dice que el punto de equilibrio es **inestable**, concretamente un **nodo inestable (fuente)**. Si ambos valores propios son iguales, de nuevo la sección 2.3 nos afirma que el punto de equilibrio es un **nodo estrella inestable**.

- Punto de equilibrio  $\left(0, \frac{\beta}{\gamma_{22}}\right)$

$$J\left(0, \frac{\beta}{\gamma_{22}}\right) = \begin{pmatrix} \alpha - \gamma_{12}\frac{\beta}{\gamma_{22}} & 0 \\ -\gamma_{21}\frac{\beta}{\gamma_{22}} & -\beta \end{pmatrix}.$$

Cuyos valores propios son,  $\lambda_1 = \alpha - \beta\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}}$  y  $\lambda_2 = -\beta$ . Sabemos que  $\lambda_2 < 0$ . Sin embargo, para  $\lambda_1$  caben dos posibilidades:

- $\lambda_1 > 0$ , esto pasa cuando  $\alpha > \beta\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}}$  y se tendría un **punto de silla (inestable)**.
- $\lambda_1 < 0$ , cuando  $\alpha < \beta\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}}$ , y se tendría un **nodo estable (sumidero)**.

El caso de que sean los valores propios sean iguales es una situación muy particular de elección de los coeficientes del modelo, por lo que no es de interés para este estudio. En cualquier caso, por lo estudiado anteriormente, se obtendría un punto de equilibrio del tipo **nodo estrella estable**. Esto ocurre cuando  $\alpha = \beta(\gamma_{12}/\gamma_{22} - 1)$ .

- Punto de equilibrio  $\left(\frac{\alpha}{\gamma_{11}}, 0\right)$

$$J\left(\frac{\alpha}{\gamma_{11}}, 0\right) = \begin{pmatrix} -\alpha & -\gamma_{12}\frac{\alpha}{\gamma_{11}} \\ 0 & \beta - \gamma_{21}\frac{\alpha}{\gamma_{11}} \end{pmatrix}$$

Cuyos valores propios son  $\lambda_1 = -\alpha$ ,  $\lambda_2 = \beta - \alpha\frac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}}$ . Sabemos de primera mano que  $\lambda_1 < 0$ . Para  $\lambda_2$  caben dos posibilidades:

- $\lambda_2 > 0$ , esto pasa cuando  $\beta > \alpha\frac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}}$  y se tendría un **punto de silla**.
- $\lambda_2 < 0$ , cuando  $\beta < \alpha\frac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}}$ , y se tendría un **nodo estable (sumidero)**.

Igual que ocurría en la clasificación del anterior punto de equilibrio, el caso en que ambos valores propios coinciden, raramente se da en la realidad, luego no es de interés. Se tendría que  $\beta = \alpha(\gamma_{21}/\gamma_{11} - 1)$ . De igual manera, el punto será un **nodo estrella estable**.

- Punto de equilibrio de coexistencia

$$\left(\frac{-\beta\gamma_{1,2} + \alpha\gamma_{2,2}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}}, \frac{-\alpha\gamma_{2,1} + \beta\gamma_{1,1}}{\gamma_{1,1}\gamma_{2,2} - \gamma_{1,2}\gamma_{2,1}}\right).$$

Sobre la estabilidad de este punto se ha dedicado una sección más adelante, 3.4.

### *Estudio de los signos de las derivadas*

Antes de nada, vamos a distinguir dos tipos de competencia que llamaremos **competencia débil** y **competencia fuerte**. El primer suceso se da cuando la competencia interespecie tiene menor efecto que la intraespecie, es decir, cuando  $\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21} > 0$ . Por otro lado, la **competencia fuerte** sucede cuando la competencia interespecie sí tiene mayor efecto que la intraespecie, cuando  $\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21} < 0$ .

Para que se den las condiciones de coexistencia cuando existe competición débil se tiene que dar, entonces, que

$$\begin{aligned} \alpha\gamma_{22} &> \beta\gamma_{12}, \\ \beta\gamma_{11} &> \alpha\gamma_{21}, \end{aligned} \tag{3.5}$$

mientras que cuando existe competición fuerte tiene que suceder que

$$\begin{aligned} \alpha\gamma_{22} &< \beta\gamma_{12}, \\ \beta\gamma_{11} &< \alpha\gamma_{21}. \end{aligned}$$

Se van a representar gráficamente, para cada caso, las secciones en las que queda dividido el plano de fases cuando consideramos que las derivadas sean nulas en el modelo competitivo de Lotka-Volterra (3.1). Así, cuando se supone  $x'(t) = 0$ , se obtienen las dos rectas siguientes:

$$x = 0, \quad y = \frac{\alpha - \gamma_{11}x}{\gamma_{12}}.$$

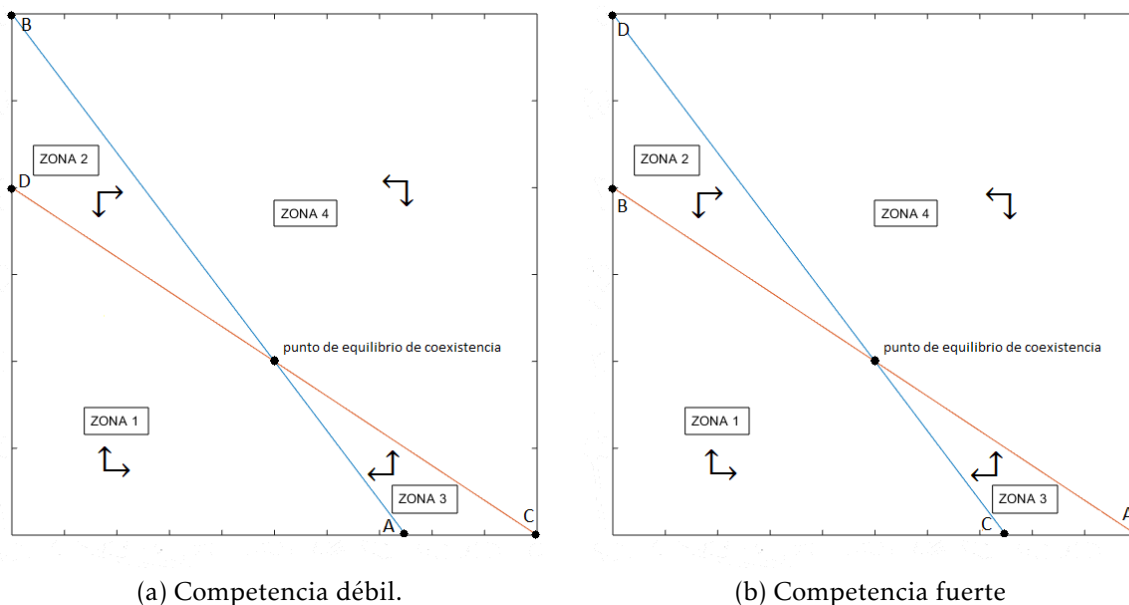


Figura 3.1

Suponiendo  $y'(t) = 0$ , se obtienen las siguientes rectas:

$$y = 0, \quad y = \frac{\beta - \gamma_{21}x}{\gamma_{22}}.$$

Nombramos a los puntos en los que las anteriores rectas cortan a los ejes de coordenadas:

$$A = \left( \frac{\alpha}{\gamma_{11}}, 0 \right), \quad B = \left( 0, \frac{\alpha}{\gamma_{12}} \right),$$

$$C = \left( \frac{\beta}{\gamma_{21}}, 0 \right), \quad D = \left( 0, \frac{\beta}{\gamma_{22}} \right).$$

En la figura 3.1a se han representado las cuatro secciones en las que queda dividido el primer cuadrante según los signos de las derivadas de  $x$  e  $y$  para el caso de competición débil con coexistencia. En la zona 1, las derivadas  $x'$  e  $y'$  son ambas positivas, luego las órbitas de las soluciones, cuando pasan por esta sección, se alejan del origen. Por tanto, gráficamente, el origen es un punto de equilibrio **inestable**, que coincide con la clasificación obtenida anteriormente. En la zona 2, se tiene que  $x' > 0$  e  $y' < 0$ , y en la zona 3  $x' < 0$  e  $y' > 0$ . Esto es, las órbitas en la zona 2 son curvas crecientes respecto de  $x$  y decrecientes respecto de  $y$ . En la zona 3 ocurre lo contrario. Por último, en la zona 4, ambas derivadas son negativas, lo cual apunta a que las órbitas no se alejan exclusivamente del punto de equilibrio de coexistencia (es decir, en la zona, pueden alejarse y acercarse al punto las órbitas, pero no únicamente alejarse), lo cual descarta las posibilidades de ser fuente, nodo estrella inestable, nodo inestable o punto espiral inestable (luego si es inestable ha de ser un **punto de silla**). También se descarta la opción de que sea un centro (estable) ya que en este caso las derivadas tienen signos distintos en cualquier punto de sus órbitas.

De los puntos de equilibrio de no coexistencia, que resultan ser  $A$  y  $D$ , no se puede concluir gráficamente su clasificación, ni del punto de coexistencia. Sin embargo, da-

do que el estudio de los valores propios nos ha acotado las posibilidades a que sean o bien puntos de silla o sumideros, y junto con las condiciones de coexistencia para la competencia débil (3.5), podemos afirmar que ambos son **puntos de silla (inestables)**.

Hemos llegado a una conclusión interesante,

**Teorema 3.1.** *Para que exista el punto de equilibrio de coexistencia con competencia débil en el modelo competitivo de Lotka-Volterra 3.1, los dos puntos de extinción han de ser inestables.*

Por otro lado, en la figura 3.1b se han representado las cuatro secciones en las que queda dividido el primer cuadrante para el caso de competición fuerte. Ocurre lo mismo que para el caso anterior. Podemos afirmar que el origen es un punto de equilibrio **inestable**. Utilizando de nuevo la información proporcionada por los valores propios e imponiendo la condición de coexistencia para competición fuerte (??), obtenemos así que ambos puntos de extinción son **estables**, más concretamente **sumideros**.

De nuevo hemos llegado a otra conclusión importante,

**Teorema 3.2.** *Para que, en el caso de competición fuerte en el modelo competitivo de Lotka-Volterra 3.1, exista el punto de equilibrio de coexistencia, ambos puntos de extinción han de ser estables.*

### 3.4 Estabilidad del punto de equilibrio de coexistencia

Finalmente, y en el marco que corresponde para la existencia del punto único de coexistencia, se determinará el carácter estable o inestable, así como la clasificación, de dicho punto.

**Teorema 3.3. (Criterio de estabilidad)** *Sea un punto de equilibrio  $(x_e, y_e) \in \mathbb{R}^2$  del sistema de ecuaciones que determinan el modelo competitivo de Lotka-Volterra 3.1, y sea  $A$  la matriz jacobiana asociada al sistema lineal 2.8 que a su vez está asociado a dicho modelo competitivo. Entonces, dicho punto de equilibrio será asintóticamente estable si, y solo si, la traza de  $A$  es negativa y su determinante positivo.*

Demostración:

Sean  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  los valores propios de  $A$ . Para que  $(x_e, y_e)$  sea un punto de equilibrio asintóticamente estable, se tiene que dar que  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) < 0$ .

Veamos primero que si  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) < 0$ , entonces la traza de  $A$  es negativa y su determinante positivo. Sea  $A = (a_{ij})_{i,j=1,2} \in \mathbb{M}(\mathbb{R})$ . Su polinomio característico es:

$$p(\lambda) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12}.$$

Entonces, sus raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  cumplen

$$\lambda_1 + \lambda_2 = a_{11} + a_{22} = tr(A),$$

$$\lambda_1 \lambda_2 = a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12} = det(A).$$

Si las raíces son complejas, entonces han de ser conjugadas y obtenemos

$$0 > 2\operatorname{Re}(\lambda_1) = \lambda_1 + \lambda_2 = \operatorname{tr}(A),$$

$$0 < \operatorname{Re}(\lambda_1)^2 + \operatorname{Im}(\lambda_1)^2 = \lambda_1 \lambda_2 = \det(A).$$

Y si las raíces son reales,

$$0 > \operatorname{Re}(\lambda_1) + \operatorname{Re}(\lambda_2) = \lambda_1 + \lambda_2 = \operatorname{tr}(A),$$

$$0 < \operatorname{Re}(\lambda_1)\operatorname{Re}(\lambda_2) = \lambda_1 \lambda_2 = \det(A).$$

Veamos ahora que si la traza de  $A$  es negativa y su determinante positivo, entonces  $\operatorname{Re}(\lambda_1), \operatorname{Re}(\lambda_2) < 0$ . Volvemos a diferenciar entre el caso de que las raíces sean complejas conjugadas o reales. Si son conjugadas:

$$\operatorname{tr}(A) = 2\operatorname{Re}(\lambda_1) < 0,$$

$$\det(A) = \operatorname{Re}(\lambda_1)^2 + \operatorname{Im}(\lambda_1)^2 > 0.$$

Si, por otro lado son reales

$$\operatorname{tr}(A) = \lambda_1 + \lambda_2 = \operatorname{Re}(\lambda_1) + \operatorname{Re}(\lambda_2) < 0,$$

$$\det(A) = \lambda_1 \lambda_2 = \operatorname{Re}(\lambda_1)\operatorname{Re}(\lambda_2) > 0.$$

De la segunda igualdad obtenemos que ambas partes reales han de ser del mismo signo. Junto con la primera desigualdad obtenemos que son negativas, como queríamos demostrar. ■

La matriz  $A$  correspondiente a nuestro punto de equilibrio es la siguiente:

$$A = J(x_e, y_e) = \begin{pmatrix} \alpha - 2\gamma_{11}x_e - \gamma_{12}y_e & -\gamma_{12}x_e \\ -\gamma_{21}y_e & \beta - \gamma_{21}x_e - 2\gamma_{22}y_e \end{pmatrix}.$$

Como el punto de coexistencia ocurre cuando

$$\alpha = \gamma_{11}x_e + \gamma_{12}y_e,$$

$$\beta = \gamma_{21}x_e + \gamma_{22}y_e.$$

Entonces

$$A = J(x_e, y_e) = \begin{pmatrix} -\gamma_{11}x_e & -\gamma_{12}x_e \\ -\gamma_{21}y_e & -\gamma_{22}y_e \end{pmatrix}.$$

Se tiene por tanto el siguiente resultado

**Teorema 3.4.** *En el caso de competencia débil, el punto de equilibrio de coexistencia es asintóticamente estable.*

Demostración:

La traza de  $A$  es  $tr(A) = -x_e\gamma_{11} - y_e\gamma_{22}$  es claramente negativa.

El determinante de  $A$  es  $det(A) = x_e y_e (\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{21}\gamma_{12})$ . Como para competición débil se tiene que  $\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{21}\gamma_{12} > 0$ , entonces  $det(A) > 0$ . Por el teorema 3.3, el punto de equilibrio es asintóticamente estable. ■

También podemos decir qué ocurre cuando existe competición fuerte:

**Teorema 3.5.** *En el caso de competencia fuerte, el punto de equilibrio de coexistencia es inestable, más concretamente, es un punto de silla (inestable).*

Demostración:

Lo probaremos mostrando que los valores propios son reales y de signos contrarios, concluyendo así que nos encontramos ante un punto de silla.

Veamos primero que son reales. En nuestro caso, el polinomio característico es

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \lambda(\gamma_{11}x_e + \gamma_{12}y_e) + (\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21})x_e y_e.$$

Por lo tanto el discriminante

$$(\gamma_{11}x_e + \gamma_{12}y_e)^2 - 4(\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21})x_e y_e > 0$$

ya que  $\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21} < 0$  por encontrarnos ante competencia fuerte. Esto nos asegura que los valores propios sean reales.

Es obvio que tienen distinto signo pues, usando de nuevo la condición de competencia fuerte,

$$\lambda_1 \lambda_2 = (\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21})x_e y_e < 0.$$

Luego, de acuerdo al capítulo 2, tenemos un punto de silla (inestable). ■





# Estudio del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra para dos especies

## 4.1 Ecuaciones del modelo

En este capítulo se considera la existencia en un mismo hábitat de dos especies, una siendo la especie **depredadora** y otra la especie **presa**. Es el tipo de modelo que serviría para estudiar el crecimiento conjunto de, por ejemplo, lince (depredador) y conejos (presa).

La especie **depredadora** se alimenta de la especie **presa**, mientras que ésta se alimenta de otro recurso, habitualmente de animales más pequeños o plantas. Denotaremos por  $x(t)$  al número de individuos de la presa en un momento  $t > 0$  y por  $y(t)$  al número de los depredadores en dicho momento.

Al igual que en el modelo competitivo de Lotka-Volterra, iremos añadiendo hipótesis hasta llegar a las ecuaciones del modelo.

- La **presa**, en ausencia de **depredadores**, sobrevive haciendo uso del recurso, y crece de manera exponencial según el modelo malthusiano, ya que se considera que de manera natural tiene una tasa de natalidad mayor que su tasa de mortalidad. Entonces  $x'(t) = \alpha x(t)$  con  $\alpha > 0$  la constante natural de las presas. Sin embargo, dado que las presas son el alimento requerido por los depredadores para subsistir, de manera natural y en ausencia de presas, los depredadores decrecen exponencialmente según el modelo malthusiano, es decir,

$$y'(t) = -\beta y(t)$$

con  $\beta > 0$  la constante natural de los depredadores. Por tanto, de manera individual, las presas crecerían exponencialmente mientras que los depredadores llegarían a la extinción en algún momento.

- Si ahora consideramos que las especies se hallan al mismo tiempo en el mismo hábitat, el número de presas se verá afectado negativamente por la depredación de la otra especie mientras que el número de depredadores, al obtener alimento de las presas, se vería afectado positivamente.

Para tener en cuenta esos efectos se añaden los términos  $-c_1 x(t)y(t)$  con  $c_1 > 0$  en la ecuación que determina el crecimiento de la especie presa, y  $c_2 x(t)y(t)$  con  $c_2 > 0$  en la ecuación de la especie depredadora. Como podemos ver, dichos efectos son proporcionales a las cantidades o proporciones de individuos de ambas especies.

- Las ecuaciones del **modelo depredador-presa de Lotka-Volterra** son, finalmente,

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - c_1 y), \\ \frac{dy}{dt} &= y(-\beta + c_2 x). \end{aligned} \tag{4.1}$$

A las constantes positivas  $c_1$  y  $c_2$  las llamaremos **efecto de la depredación en la especie presa** y **efecto de la depredación en la especie depredadora**.

Al igual que con el modelo competitivo antes estudiado, estas ecuaciones pueden tener una interpretación distinta. En términos de energía, consideramos que  $x(t)$  e  $y(t)$  representan la cantidad de energía que tienen la especie presa y la depredadora, respectivamente. Los sumandos  $-c_1x(t)y(t)$  y  $c_2x(t)y(t)$  representan entonces la cantidad de energía que los depredadores le restan a las presas y la cantidad de energía que obtienen los depredadores.

## 4.2 Obtención de puntos de equilibrio

Los puntos de equilibrio del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra son los que se obtienen de resolver el siguiente sistema:

$$\begin{aligned}x(\alpha - c_1y) &= 0, \\y(-\beta + c_2x) &= 0.\end{aligned}\tag{4.2}$$

Obtenemos los siguientes puntos de equilibrio:

- El trivial  $(0, 0)$  en el que ninguna de las dos especies sobrevive.
- La **solución de coexistencia**, que se obtiene del sistema

$$\begin{aligned}\alpha - c_1y &= 0, \\-\beta + c_2x &= 0,\end{aligned}\tag{4.3}$$

es la siguiente:

$$\left(\frac{\beta}{c_2}, \frac{\alpha}{c_1}\right).$$

La matriz asociada al sistema (4.3) es

$$\begin{pmatrix} 0 & c_1 \\ -c_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Para que dicho sistema tenga una única solución y así, exista un único punto de equilibrio de coexistencia, su determinante ha de ser no nulo,  $c_1c_2 \neq 0$ . Esto ocurre, claramente cuando  $c_1, c_2 \neq 0$ . Por como se han definido las constantes  $c_1$  y  $c_2$ , esto siempre ocurre. Entonces la solución de coexistencia obtenida existe y es única.

También, por la manera de definir todas las constantes, se tiene que

$$\frac{\beta}{c_2} > 0$$

y

$$\frac{\alpha}{c_1} > 0,$$

lo cual concuerda con el carácter ecológico del modelo.

### 4.3 Soluciones triviales

Para este modelo se pueden obtener, además, soluciones triviales que serán de utilidad para demostrar que el primer cuadrante es una región invariante.

Si en las ecuaciones del modelo (4.1) suponemos que la población de presas es inexistente,  $x(t) = 0$ , nos queda la ecuación diferencial de primer orden lineal

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y(t)$$

cuya solución es  $y(t) = y_0 e^{-\beta t}$ ,  $t > 0$  cuando se impone que la población inicial de depredadores sea  $y(0) = y_0 > 0$ . Esto quiere decir que la población de depredadores, tal y cómo adelantábamos antes, decrece exponencialmente hasta su extinción. En el plano de fases, esta solución se reduce al segmento situado sobre semieje de ordenadas positivo que va desde el valor de ordenadas  $y_0$  hasta el 0.

Por otro lado, si suponemos el número de individuos de la especie de depredadores nulo,  $y(t) = 0$ , nos queda la ecuación diferencial de primer orden lineal

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t)$$

cuya solución es  $x(t) = x_0 e^{\alpha t}$ ,  $t > 0$  con la condición inicial  $x(0) = x_0 > 0$ . Por tanto, la ausencia de depredadores supone un crecimiento exponencial de las presas. En el plano de fases, esta solución se sitúa sobre el semieje positivo de abscisas y es la semirrecta que comienza en  $x_0$  y recorre en sentido positivo el semieje.

Entonces, las órbitas de estas soluciones triviales delimitan el primer cuadrante del plano de fases. Es por tanto que, dado que bajo las condiciones necesarias para que se cumpla el teorema de existencia y unicidad de soluciones 2.1, este asegura que las trayectorias de las soluciones no se cortan, las soluciones no triviales se hallan o bien fuera del primer cuadrante, o bien dentro. Esto supone, pues, que dicho cuadrante es una región invariante del plano de fases. Dado que en nuestra formulación solo nos interesan condiciones iniciales no negativas, concluimos que las soluciones o bien suponen que una de las dos especies, al menos, está extinta o bien se asegura la coexistencia en el tiempo.

### 4.4 Clasificación de los puntos de equilibrio

Como ya se veía en el capítulo 2, para estudiar el comportamiento de las soluciones no triviales del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra necesitamos en primer lugar obtener los puntos de equilibrio. Seguidamente, para cada punto de equilibrio, hay que obtener un sistema lineal cuyas soluciones aproximen a las de nuestro modelo en las cercanías del punto de equilibrio. Estas nuevas ecuaciones darán lugar a la matriz de coeficientes  $A$  que coincide con la matriz jacobiana del sistema depredador-presa evaluada en dicho punto de equilibrio.

$$A = J(x_e, y_e) = \begin{pmatrix} \alpha - c_1 y_e & -c_1 x_e \\ c_2 y_e & -\beta + c_2 x_e \end{pmatrix}.$$

Según sean los valores propios, mediante la clasificación expuesta en el capítulo 2, se obtendrá el comportamiento de las soluciones no triviales cerca del punto de equilibrio.

Así pues, comenzamos por el punto de equilibrio trivial  $(0, 0)$ . La matriz asociada que se obtiene es

$$A = J(0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\beta \end{pmatrix}.$$

Claramente, sus valores propios son  $\lambda_1 = \alpha$  y  $\lambda_2 = -\beta$ , reales y de signos distintos por lo que nos encontramos ante un punto crítico del tipo **punto de silla (inestable)**.

Veamos ahora que ocurre con el punto de equilibrio de coexistencia

$$\left( \frac{\beta}{c_2}, \frac{\alpha}{c_1} \right).$$

Esta, vez

$$A = J\left(\frac{\beta}{c_2}, \frac{\alpha}{c_1}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\beta \frac{c_1}{c_2} \\ \alpha \frac{c_2}{c_1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Sus valores propios son la pareja de complejos imaginarios puros conjugados  $\lambda_1 = i\sqrt{\alpha\beta}$ ,  $\lambda_2 = -i\sqrt{\alpha\beta}$ . Por lo tanto, de acuerdo al capítulo 2, el punto de equilibrio de coexistencia es un **centro**.

## 4.5 Soluciones no estacionarias

Veamos finalmente, cómo son las trayectorias de las **soluciones no estacionarias**, es decir, de las soluciones que no son de equilibrio. Veremos que para el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra, éstas tienen forma de elipse alrededor del punto de equilibrio de coexistencia. Son trayectorias cerradas, por tanto, y además se recorren en sentido antihorario.

Primeramente, recordamos el cambio de variable que coloca al punto de equilibrio de coexistencia en el origen de coordenadas,  $X = x - \frac{\beta}{c_2}$ ,  $Y = y - \frac{\alpha}{c_1}$ . Por lo tanto, el sistema linealizado (2.8) queda

$$\begin{pmatrix} X' \\ Y' \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\beta \frac{c_1}{c_2} \\ \alpha \frac{c_2}{c_1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} \Rightarrow$$

$$X' = -\beta \frac{c_1}{c_2} Y, \tag{4.4}$$

$$Y' = \alpha \frac{c_2}{c_1} X. \tag{4.5}$$

Derivando la primera ecuación (4.4) respecto al tiempo y sustituyendo la segunda expresión (4.5), queda la ecuación diferencial de segundo orden

$$X'' = -\alpha\beta X,$$

cuya solución es

$$X(t) = k_1 \cos(\sqrt{\alpha\beta}t) + k_2 \sen(\sqrt{\alpha\beta}t),$$

siendo  $k_1$  y  $k_2$  constantes arbitrarias. Entonces, despejando  $Y(t)$  y sustituyendo lo anterior en (4.4)

$$Y(t) = \sqrt{\alpha\beta} \frac{c_2}{c_1\beta} (k_1 \sen(\sqrt{\alpha\beta}t) - k_2 \cos(\sqrt{\alpha\beta}t)).$$

Para obtener la expresión de la elipse, desfasamos la solución en un ángulo  $\theta$  tal que

$$\tan\theta = \frac{k_2}{k_1},$$

por lo que

$$\cos\theta = \frac{k_1}{\sqrt{k_1^2 + k_2^2}}, \quad \sen\theta = \frac{k_2}{\sqrt{k_1^2 + k_2^2}}.$$

Nos queda por tanto que

$$X(t) = \sqrt{k_1^2 + k_2^2} (\cos\theta \cos(\sqrt{\alpha\beta}t) + \sen\theta \sen(\sqrt{\alpha\beta}t)) = \sqrt{k_1^2 + k_2^2} \cos(\sqrt{\alpha\beta}t - \theta).$$

$$Y(t) = \sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \frac{c_2}{c_1} \sqrt{k_1^2 + k_2^2} (\cos\theta \sen(\sqrt{\alpha\beta}t) - \sen\theta \cos(\sqrt{\alpha\beta}t)) = \sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \frac{c_2}{c_1} \sqrt{k_1^2 + k_2^2} \sen(\sqrt{\alpha\beta}t - \theta).$$

Además, llamamos

$$a = \sqrt{k_1^2 + k_2^2}, \quad b = \frac{c_2}{c_1} \sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \sqrt{k_1^2 + k_2^2}.$$

Entonces, se tiene la expresión de la elipse

$$\frac{X^2}{a^2} + \frac{Y^2}{b^2} = 1.$$

Dado el cambio de variable utilizado anteriormente, la elipse obtenida tiene como centro al punto de equilibrio de coexistencia. Además, la frecuencia con la que las soluciones oscilan es, claramente,  $\sqrt{\alpha\beta}$ .

Veamos ahora que, efectivamente, las soluciones no estacionarias del modelo son elipses concéntricas alrededor del punto de equilibrio de coexistencia. Si dividimos las dos ecuaciones del modelo (4.1), eliminando así la dependencia temporal, obtenemos la ecuación en variables separadas

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(\alpha - c_1 y)}{y(-\beta + c_2 x)}.$$

Integrando por variables separadas:

$$\frac{dx}{x}(-\beta + c_2 x) = \frac{dy}{y}(\alpha - c_1 y),$$

$$-\beta \ln|x| + c_2 x = \alpha \ln|y| - c_1 y + K.$$

Tomando base exponencial

$$|x|^{-\beta} e^{c_2 x} = |y|^\alpha e^{-c_1 y} e^K.$$

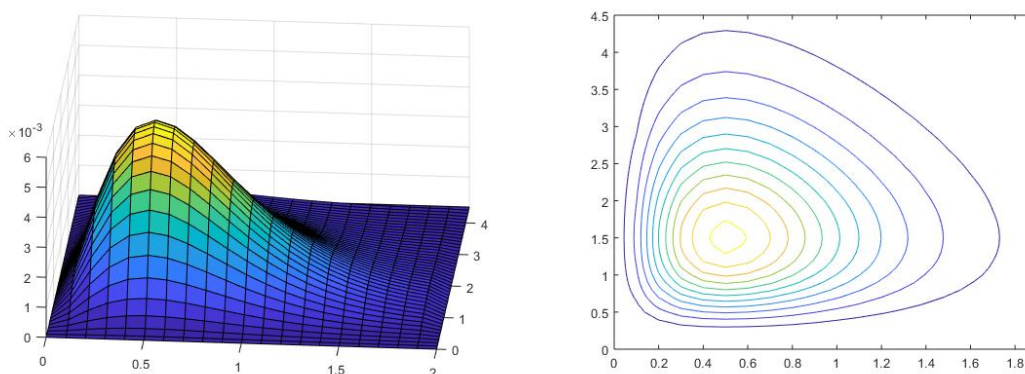
Luego,

$$C = \frac{y^\alpha x^\beta}{e^{c_1 y + c_2 x}}.$$

Consideramos la siguiente familia biparamétrica:

$$z = \frac{y^\alpha x^\beta}{e^{c_1 y + c_2 x}}.$$

Esta familia reúne a todas las curvas que son solución del modelo presa-depredador de Lotka-Volterra. La superficie que las recoge es la que se puede ver en la figura 4.1a. Cada una es una curva de nivel de la superficie  $z = x^\beta y^\alpha e^{-c_2 x - c_1 y}$ . Se pueden ver estas curvas de nivel en la figura 4.1b.



(a) Superficie que recoge todas las curvas solución del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra. (b) Curvas de nivel de la superficie de solución de los depredadores.

Figura 4.1: Superficie y curvas de nivel asociadas al modelo depredador-presa de Lotka-Volterra. Los parámetros escogidos son  $\alpha = 3$ ,  $\beta = 2$ ,  $c_1 = 2$ ,  $c_2 = 4$ .

Por último, determinaremos el sentido en el que se recorren dichas curvas. Usando el desarrollo de Taylor se tiene que cerca del punto de equilibrio del origen de coordenadas, las ecuaciones del modelo se pueden aproximar por las siguientes ecuaciones lineales

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x > 0, \\ y' &= -\beta y < 0. \end{aligned}$$

Dando lugar entonces a que, cerca del origen de coordenadas, el número de presas crece y el de depredadores decrece, lo que supone que las elipses se recorren en sentido antihorario.

La conclusión que hemos obtenido concuerda con la realidad del problema. De manera natural, las poblaciones de ambas especies van a ser oscilantes, puesto que cuando el número de presas se reduce, los depredadores tienen a su vez que verse mermados

por la escasez de alimento. Cuando los depredadores se vean reducidos en número, las presas van a tener oportunidad de crecer de nuevo. Si vuelve a haber alimento para los depredadores estos vuelven a aumentar y eso provoca que nuevamente las presas escaseen.





## Ejemplos

En este capítulo se utilizarán datos relacionados con dos poblaciones cuyas evoluciones en el tiempo pueden ser representada mediante un modelo competitivo de Lotka-Volterra y un modelo depredador-presa de Lotka-Volterra, respectivamente. Se aplicarán los resultados obtenidos anteriormente para el estudio cualitativo de sus soluciones y se resolverán numéricamente mediante el método Runge-Kutta con el software *Matlab*. Se puede ver el código utilizado en el Anexo 7.

### 5.1 Modelo competitivo de Lotka-Volterra

Para el estudio de un ejemplo concreto del modelo competitivo de Lotka-Volterra, se utilizarán los datos proporcionados por [3].

En este artículo se muestra que en un determinado intervalo de tiempo (un año) existe una competición que puede ser modelada por el modelo competitivo de Lotka-Volterra. Las dos especies implicadas son el fitófago *Phyllocnistis citrella* y la especie *Diaphorina citri* y el hábitat que ocupan es un campo de cultivo del cítrico *Citrus sinensis* (naranja dulce), del cual se alimentan ambas especies. Nos referiremos a la primera especie por el nombre de **minador** mientras que a la segunda por el de **psílido**. Mediante la modelización utilizada se demuestra que la competición entre las dos especies determina una preponderancia del psílido sobre el minador, tal y como mostraban los datos recaudados.

Representando  $N_1$  y  $N_2$  las cantidades de psílido y minador, respectivamente, en cada instante, respectivamente, las ecuaciones del modelo que se utilizan en el artículo, son las siguientes:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( 1 - \frac{N_1 + w_1 N_2}{K_1} \right), \quad (5.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{w_2 N_1 + N_2}{K_2} \right), \quad (5.2)$$

donde  $r_1, r_2$  son las tasas intrínsecas de crecimiento del minador y del psílido, respectivamente;  $K_1, K_2$  son las densidades máximas de población o capacidades de carga para cada especie;  $w_1, w_2$  son los coeficientes de competición de cada especie sobre la otra.

Este modelo es equivalente al modelo (3.1) presentado en este trabajo haciendo

$$\alpha = r_1, \quad \gamma_{11} = \frac{r_1}{K_1}, \quad \gamma_{12} = \frac{r_1 w_1}{K_1},$$

$$\beta = r_2, \quad \gamma_{21} = \frac{r_2 w_2}{K_2}, \quad \gamma_{22} = \frac{r_2}{K_2}.$$

Los datos proporcionados en el artículo son:

$$r_1 = 0,45, \quad K_1 = 8,86, \quad w_1 = 2,$$

$$r_2 = 0,05, \quad K_2 = 1,11, \quad w_2 = 0,25.$$

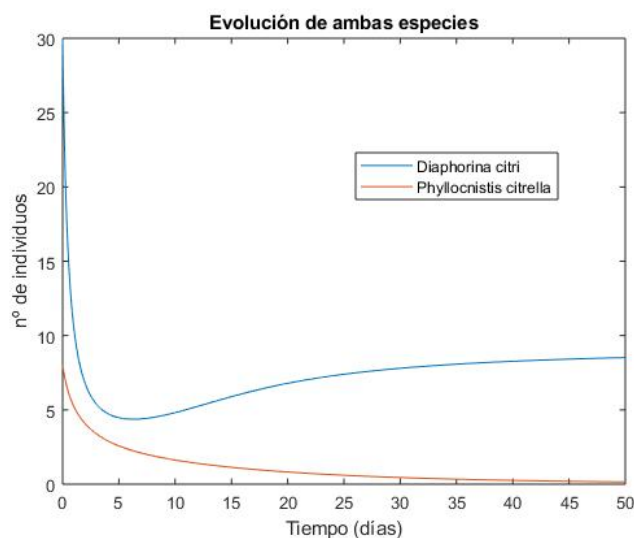


Figura 5.1: Trayectoria de la solución del sistema competitivo de *Diaphorina citri* y *Phyllocnistis citrella* cuando se parte de 30 individuos de la primera especie y 8 de la segunda.

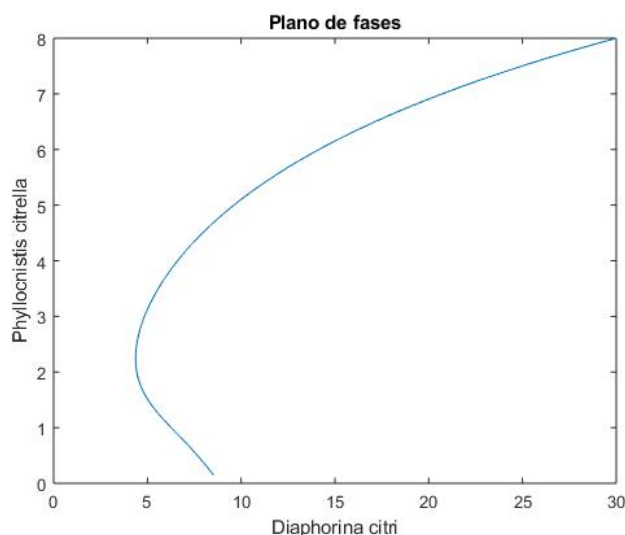


Figura 5.2: Órbita de la solución del sistema competitivo de *Diaphorina citri* y *Phyllocnistis citrella* cuando se parte de 30 individuos de la primera especie y 8 de la segunda.

Veamos, en primer lugar, si nos encontramos ante **competencia débil** o **competencia fuerte**. Como

$$\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21} \approx 0,001143920444146 > 0$$

concluimos que hay **competencia débil** entre las especies. Para que exista un punto de equilibrio de coexistencia, de acuerdo a (3.5), se ha de dar que

$$\alpha\gamma_{22} > \beta\gamma_{12},$$

$$\beta\gamma_{11} > \alpha\gamma_{21}.$$

Sin embargo, en nuestro caso la segunda desigualdad no se da, luego los únicos puntos de equilibrio que se tienen son los siguientes y, de acuerdo a la sección 3.3 se tiene:

- el origen, que es una **fuentes**.
- el punto  $(0, \frac{\beta}{\gamma_{22}}) = (0, 1, 11) \approx (0, 1)$ , que como  $\alpha > \beta \frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}}$ , es un **punto de silla**.
- el punto  $(\frac{\alpha}{\gamma_{11}}, 0) \approx (8, 86, 0) \approx (9, 0)$ , que como  $\beta < \alpha \frac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}}$ , es un **sumidero**.

En las figuras 5.1 y 5.2 se puede ver la resolución numérica mediante el método de Runge-Kutta clásico con el software *Matlab*.

Como bien se ve, la competición entre ambas especies se traduce en un desplazamiento de la especie minador causado por la especie de psíidos, llegando esta última a la eventual extinción. La primera llega a su valor de equilibrio 8, 86.

## 5.2 Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra

Para la ejemplificación del modelo depredador-presa, se utilizará el modelo dado en [2]. En este artículo, las especies de interés son el **lince canadiense** (depredador) y la **liebre americana**. La oscilación en el número de individuos de estas dos especies se observó hace más de doscientos años y se recopilaban datos a manos de la compañía de **Hudson's Bay**, la cual estaba interesada en la venta del pelaje de estos animales. Posteriormente se reconoció que el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra podía ser una buena modelización matemática.

Este artículo finalmente proporciona los siguientes parámetros del modelo, estimados previamente:

$$\alpha = 0,55, \quad c_1 = 0,028, \quad \beta = 0,8, \quad c_2 = 0,024,$$

que en el artículo son denominados por  $\tilde{\alpha}, \tilde{\beta}, \tilde{\gamma}$  y  $\tilde{\delta}$ , respectivamente. Así,  $x(t)$  e  $y(t)$  representan a las liebres (en miles) y a los linces (en miles) en el tiempo  $t$ .

Los puntos de equilibrio de este sistema son:

- el origen, que es un **punto de silla**.
- el punto de equilibrio de coexistencia que es, de acuerdo a la sección 4.4, un **centro**. El punto es el siguiente:

$$\left( \frac{0,8}{0,024}, \frac{0,55}{0,028} \right) \approx (33, \widehat{3}, 19,64)$$

que, al tratarse de animales podemos ubicar en (33, 20).

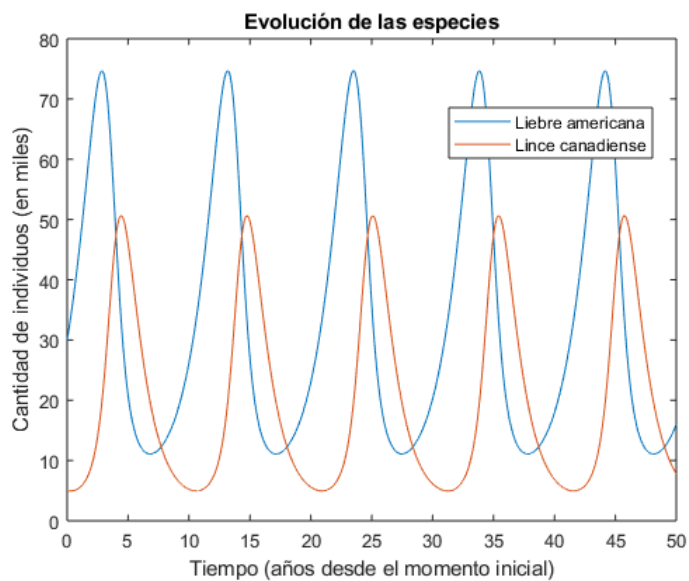


Figura 5.3: Trayectoria de la solución del sistema depredador-presa para linces canadienses y liebres americanas cuando se parte de 5000 linces y 30000 liebres.

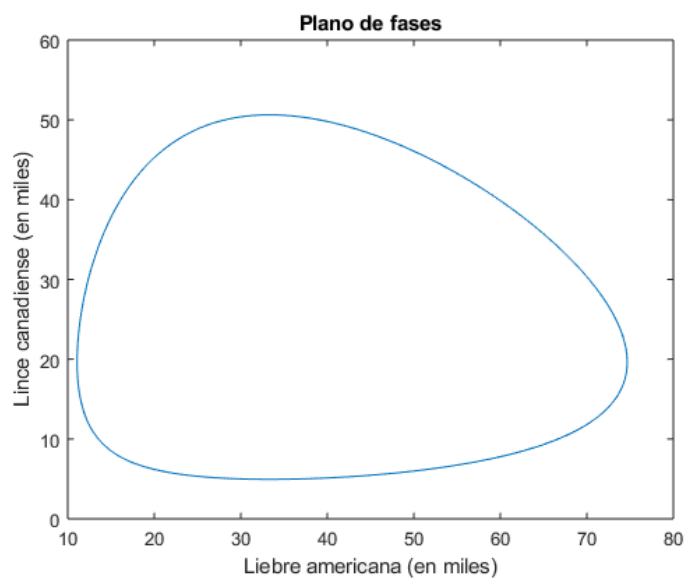


Figura 5.4: Órbita de la solución del sistema depredador-presa para linces canadienses y liebres americanas cuando se parte de 5000 linces y 30000 liebres.

En las figuras 5.3 y 5.4 se observan las trayectorias y órbitas obtenidas con MATLAB<sup>®</sup> para el PVI con condiciones iniciales  $x(0) = 30$  e  $y(0) = 5$ .

## Conclusiones

A continuación, se presentan las conclusiones a las que se han llegado en este trabajo respecto al comportamiento de las soluciones de los modelos **competitivo de Lotka-Volterra** y **depredador-presa de Lotka-Volterra**. Nos centraremos en la parte interpretativa de dichos modelos poblacionales .

En primer lugar, en cuanto al **modelo competitivo de Lotka-Volterra** con ecuaciones dadas por (3.1), se ha determinado que siempre existen, como mínimo, tres puntos de equilibrio para el sistema de ecuaciones asociado. Si además, se dan las condiciones de coexistencia, se tiene un cuarto punto de equilibrio. Es decir, existen tres soluciones como mínimo y cuatro como máximo del sistema en las cuales el número de individuos de cada especie se mantiene constante. Una de ellas es la trivial en la que no existen individuos de ninguna de las especies. Otras dos representan la situación en la que una de las especies está extinta y la otra se mantiene constante en número. La más importante, si la hay, es la solución de coexistencia, en la que ambas especies mantienen un número fijo no nulo de individuos. Según la clasificación realizada en el capítulo 2, la naturaleza de estos puntos puede ser relativamente dispersa. El origen es de tipo **inestable**, pudiendo ser una **fuerza** o un punto de equilibrio del tipo **nodo estrella inestable**. Esto es, ambas especies no pueden tender a extinguirse al mismo tiempo, al menos una de ellas sobrevive a lo largo del tiempo. El par de puntos en los cuales una de las dos especies está extinta juega un papel importante a la hora de determinar la existencia del punto de coexistencia. Así es, cuando se tiene competencia débil, si ambos puntos de extinción son de tipo **inestable** (en concreto **puntos de silla**), entonces existirá el punto de coexistencia, y viceversa. Dicho punto de coexistencia será **asintóticamente estable**. En cualquier otro caso, es decir, cuando alguno de los dos puntos de extinción sea **estable** (en concreto **sumidero**), no existirá el punto de coexistencia. Del mismo modo, para que exista coexistencia cuando se de la competencia fuerte, ambos puntos de extinción han de ser **estables** (en concreto **sumideros**). Se obtiene que el punto de coexistencia es un **punto de silla (inestable)**. Si alguno de los puntos de extinción es un **punto de silla**, no se da la coexistencia.

Para el modelo **depredador-presa de Lotka-Volterra** (4.1), se obtienen dos puntos de equilibrio, a lo sumo, el origen y el de coexistencia si lo hubiera. La naturaleza de ambos puntos de equilibrio es independiente de los parámetros del modelo, a diferencia del modelo competitivo. Así, el origen es siempre un punto de equilibrio **inestable**, en concreto un **punto de silla**, y el punto de equilibrio de coexistencia es **estable**, un **centro**. Además, el resto de soluciones del sistema son periódicas, cuyas órbitas son cerradas alrededor del punto de equilibrio de coexistencia. Esto es muy interesante pues reafirma la teoría con la que se construyó el modelo. Esto es, en una población en la que conviven dos especies, la una depredadora de la otra, y suponiendo que no existen otros factores externos, se produce una oscilación en el número de individuos de cada especie. Cuando aumenta una, disminuye la otra, y viceversa. Aunque esta situación es irreal pues, como ya se ha comentado, los parámetros no se suelen mantener constantes y también suelen existir factores externos, estas soluciones nos dicen que ninguna de las dos especies puede extinguirse. El único caso posible de que alguna de las dos especies esté extinta es la trivial en la que ninguna de las dos existe.



## Bibliografía

- [1] J. C. Butcher, *Numerical Methods for Ordinary Differential equations*, John Wiley & Sons Inc, 2016.
- [2] B. Carpenter, *Predator-Prey Population Dynamics: the Lotka-Volterra model in Stan*, 28/01/2018. Web: <https://mc-stan.org/users/documentation/case-studies/lotka-volterra-predator-prey.html> Consultada el 17/06/2019.
- [3] M. Fernández, I. Miranda, M. E. Díaz, *Competencia de Diaphorina citri Kuwayama y Phyllocnistes citrella Staiton en el agrosistema citrícola de la isla de la Juventud, Cuba*, Rev. Protección Veg. Vol. 22 No. 1 (2007): 18-24.
- [4] A. García, F. García, A. López, G. Rodríguez, A. de la Villa, *Ecuaciones diferenciales ordinarias. Teoría y problemas*, CLAG, S.A., 2006.
- [5] P. Glendinning, *Stability, instability and chaos: an introduction to the theory of non-linear differential equations*, Cambridge University Press, 1994.
- [6] D. Kincaid, W. Cheney, *Análisis numérico. Las matemáticas del cálculo científico*, Addison-WesleyIberoamericana, S.A., 1994.
- [7] J. Mazumdar, *An Introduction to Mathematical Physiology & Biology*, Cambridge University Press, Second Edition, 1999.
- [8] O. Plaat, *Ecuaciones diferenciales ordinarias*, Editorial Reverté, S.A., 1974.
- [9] Programa pplane en el repositorio de archivos de MATHWORKS<sup>®</sup>, <https://es.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/61636-pplane>.
- [10] J.L. Romero Romero, C. García Vázquez, *Modelos y Sistemas Dinámicos*, Servicio de publicaciones, Universidad de Cádiz, 1998.
- [11] S.L. Ross, *Ecuaciones diferenciales*, Editorial Reverté, S.A., 1992.





## Anexo

### 7.1 Códigos

A continuación se presentan los códigos utilizados para las distintas resoluciones numéricas llevadas a cabo mediante MATLAB<sup>®</sup>.

- Método Runge-Kutta clásico. Este código está tomado de los apuntes de la asignatura Métodos numéricos II.

```
function [t,y]=rkc(f,a,b,y0,n)
% Resuelve mediante el método Runge-Kutta clásico el PVI dado por  $y' = f(t, y)$ ,
 $y(0) = y_0$  en el intervalo  $[a, b]$ .
%  $n$  es el número de pasos
h=(b-a)/n;% paso
m=length(y0);
y=zeros(m,n+1);
t=a+h*(0:n); y(:,1)=y0';
for i=1:n
k1=feval(f,t(i),y(:,i));
k2=feval(f,t(i)+h/2,y(:,i)+h/2*k1);
k3=feval(f,t(i)+h/2,y(:,i)+h/2*k2);
k4=feval(f,t(i)+h,y(:,i)+h*k3);
y(:,i+1)=y(:,i)+h/6*(k1+2*k2+2*k3+k4);
end
```

- Función dada por el ejemplo práctico del modelo competitivo.

```
function f=comp(t,y)
g11=0.45./8.86;
g12=g11.*2;
g22=0.05./1.11;
g21=g22.*0.25;

a=0.45;
b=0.05;
f = [a*y(1) - g11*(y(1))^2 - g12*y(1)*y(2);
b*y(2) - g21*y(1)*y(2) - g22*(y(2))^2];
```

- Resolución del ejemplo práctico del modelo competitivo.

```
[t,y]=rkc('comp',0,50,[30,8],10000);
plot(t,y(1,:),t,y(2,:))% trayectoria
figure
plot(y(1,:),y(2,:))%órbita
```

- Función dada por el ejemplo práctico del modelo depredador-presa.

```
function f=dp(t,y)
f=[0.55*y(1)-0.028*y(1)*y(2); -0.80*y(2)+0.024*y(1)*y(2)];
```

- Resolución del ejemplo práctico del modelo depredador-presa.

```
[t,y]=rk4('dp',0,50,[30,5],10000);
plot(t,y(1,:),t,y(2,:))%trayectoria
figure
plot(y(1,:),y(2,:))%órbita
```

- Obtención superficie solución del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra y sus curvas de nivel, representado en la figuras [4.1a](#) y [4.1b](#).

```
x=0:0.1:1.9;
y=0:0.1:4.5;
```

```
[X,Y]=meshgrid(x,y);
z=zeros(length(y),length(x));
```

```
for i=1:length(x)-1
for j=1:length(y)-1
z(j,i)=(x(i)^2.*y(j)^3)./(exp(x(i).*4+y(j).^2));
end
end
```

```
for m=1:length(x)
z(length(y),m)=0;
z(1,m)=0;
end
```

```
for k=1:length(y)
z(k,length(x))=0;
z(k,1)=0;
end
```

```
surf(X,Y,z)
figure
contour(x,y,z)
```

Además, las figuras representadas en el capítulo 2, se han realizado con el programa **pplane8** de MATLAB<sup>®</sup>. Se puede encontrar este recurso en [\[9\]](#).