

INTRODUCCIÓN A LA MODELIZACIÓN MATEMÁTICA DE POBLACIONES A TRAVÉS DE SISTEMAS DIFERENCIALES NO LINEALES

Juan Carlos Cortés López
Gema Calbo Sanjuán

*Juan Carlos Cortés López, Departamento de Matemática Aplicada
Universidad Politécnica de Valencia
Gema Calbo Sanjuán, Departamento de Matemáticas
I.E.S. Els Évols. L'Alcúdia (Valencia)*

RESUMEN

En este trabajo se estudia un modelo perteneciente a la biomatemática para estudiar el comportamiento de un ecosistema formado por dos especies aisladas diseñado por Volterra-Lotka y basado en un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales. También se realiza un análisis de la sensibilidad ante perturbaciones en el estado de equilibrio. Finalmente se ilustran los resultados con un ejemplo utilizando el programa MatLab.

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo es realizar un estudio de tipo multidisciplinar Matemática-Biología para analizar mediante un modelo diferencial no lineal, el comportamiento de un ecosistema aislado constituido por dos especies que en lo sucesivo denotaremos abreviadamente por S_1 y S_2 . En el trabajo [1] se realizó un estudio de esta naturaleza, pero mediante un modelo diferencial más sencillo, dado a través de un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden a coeficientes constantes homogéneo

$$\left. \begin{aligned} p_1'(t) &= ap_1(t) + bp_2(t) \\ p_2'(t) &= cp_1(t) + dp_2(t) \end{aligned} \right\} \text{ donde } \begin{aligned} p_1(t) &> 0, \\ p_2(t) &> 0 \end{aligned} \quad (1)$$

siendo $a, b, c, d \in \mathbb{R}$. Tanto en (1) como en lo sucesivo, $p_1(t)$ y $p_2(t)$ denotarán, respectivamente, el número de ejemplares de S_1 y S_2 en el instante t .

El modelo no lineal que se analizará en este trabajo está formulado a partir del concepto de tasa relativa de variación. Recuérdesse que para

una población dada dinámicamente por $p(t)$, se define su tasa de variación relativa $R(t)$ por

$$R(t) = \frac{p'(t)}{p(t)}. \quad (2)$$

En el caso particular y más sencillo en que la tasa de variación es constante, digamos, $R(t)=R$, de (2) se obtiene el conocido modelo de crecimiento de Thomas Robert **Malthus** (1766-1834)

$$p'(t) = Rp(t), \quad (3)$$

que para una condición inicial $p(0) = p_0$, proporciona la *ley de crecimiento exponencial*

$$p(t) = p_0 e^{Rt}.$$

Cuando $R > 0$, este modelo resulta insatisfactorio pues

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = +\infty,$$

lo cual es evidentemente contradictorio con un mundo donde los recursos del medio siempre limitan el crecimiento de la población. Para evitar este defecto, en 1840, el matemático belga Pierre-François **Verhulst**, formuló el conocido *modelo logístico* en el cual se considera una tasa de crecimiento relativa no constante y dada por la función $R(t) = k(M - p(t))$ siendo $k > 0$ y $M > 0$ constantes. En este caso, de (2) se llega a la ecuación diferencial (no lineal) logística

$$p'(t) = (kM - kp(t))p(t), \quad (4)$$

cuya solución para una población inicialmente conocida $p(0) = p_0$ es

$$p(t) = \frac{Mp_0}{p_0 + (M - p_0)e^{-kMt}}.$$

Obsérvese que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = M,$$

lo que justifica la denominación de la constante M como *capacidad o umbral de saturación del sistema* y $M - P$ como el *potencial de expansión* cuando la población es P .

Tanto (3) como (4) son modelos para una especie, y como se adelantó

antes nosotros consideraremos aquí un modelo para dos especies. El modelo que trataremos responderá a la formulación siguiente, en términos de las tasas de crecimiento relativas $R_1(t)$ y $R_2(t)$ de S_1 y S_2 , respectivamente

$$\left. \begin{aligned} R_1(t) &= a + bp_2(t) \\ R_2(t) &= c + dp_1(t) \end{aligned} \right\} \text{ donde } \begin{aligned} p_1(t) &> 0 \\ p_2(t) &> 0 \end{aligned} . \quad (5)$$

Utilizando (2), el sistema (5) puede escribirse equivalentemente como

$$\left. \begin{aligned} p_1'(t) &= ap_1(t) + bp_1(t)p_2(t) \\ p_2'(t) &= cp_2(t) + dp_1(t)p_2(t) \end{aligned} \right\} \text{ donde } \begin{aligned} p_1(t) &> 0 \\ p_2(t) &> 0 \end{aligned} . \quad (6)$$

Del mismo modo que se hizo en [1] para (1), (6) puede interpretarse biológicamente:

- Si $b > 0$ y $d > 0$, entonces S_1 y S_2 están en simbiosis: **modelo simbiótico**.
- Si $b < 0$ y $d < 0$, entonces S_1 y S_2 están en competencia: **modelo de competencia**.
- Si $b < 0$ ($b > 0$) y $d > 0$ ($d < 0$), entonces S_1 es presa (depredador) del depredador (de la presa) S_2 : **modelo presa-depredador**, también llamado de Volterra-Lotka.

En efecto, veamos la interpretación anterior para el modelo presa-depredador, y análogamente se razonaría para los otros dos modelos. Supongamos $b < 0$ y $d > 0$, sin pérdida de generalidad. Como $b < 0$, de la primera ecuación de (6) se deduce que a medida que aumenta el número de ejemplares $p_2(t)$ de la especie S_2 , la variación de ejemplares de la especie S_1 que está dada por $p_1'(t)$ disminuirá: esto significa que S_1 es presa de S_2 . Por otra parte, al ser $d > 0$, de la segunda ecuación de (6) se deduce que al aumentar el número de efectivos $p_1(t)$ de S_1 , la variación de ejemplares de S_2 , que está dada por $p_2'(t)$ aumentará, lo cual se explica en un sistema aislado si S_2 es depredador de S_1 .

Los coeficientes a y c en (6) explican la variación autónoma de ambas especies. Si $a > 0$ ($c > 0$) la especie S_1 (S_2) tenderá autónomamente a crecer y en caso contrario a decrecer. Veamos esto para la primera especie, y análogamente se razonaría para la segunda. En efecto, si en la primera ecuación de (6) consideramos $b = 0$ (es decir, si suponemos S_1 aislada de S_2), entonces se deduce que

$$\frac{p_1'(t)}{p_1(t)} = a , \quad (7)$$

lo que nos indica la tasa de variación relativa de la primera especie.

El modelo puede sofisticarse más suponiendo que

$$\left. \begin{aligned} R_1(t) &= a + bf(p_1(t), p_2(t)) \\ R_2(t) &= c + dg(p_1(t), p_2(t)) \end{aligned} \right\}, \quad (8)$$

siendo f y g dos funciones arbitrarias de las poblaciones $p_1(t)$ y $p_2(t)$ de S_1 y S_2 , respectivamente. En el caso particular en que dichas funciones coinciden y son una combinación lineal de $p_1(t)$ y $p_2(t)$:

$$f(p_1(t), p_2(t)) = g(p_1(t), p_2(t)) = \alpha p_1(t) + \beta p_2(t), \quad (9)$$

el sistema (8) puede escribirse, considerando (2) y (9), en la forma

$$\left. \begin{aligned} p_1'(t) &= \{a + b[\hat{\alpha}p_1(t) + \hat{\beta}p_2(t)]\}p_1(t) \\ p_2'(t) &= \{c + d[\hat{\alpha}p_1(t) + \hat{\beta}p_2(t)]\}p_2(t) \end{aligned} \right\}, \quad (10)$$

conocido como *modelo de las dos especies*.

En lo que sigue de trabajo, analizaremos el modelo no lineal dado por el sistema de ecuaciones diferenciales autónomo (6) y dejaremos para un trabajo futuro el estudio de (10).

2. EL MODELO PRESA-DEPREDADOR: ESTUDIO CUALITATIVO MEDIANTE EL DIAGRAMA DE VOLTERRA

En este apartado analizaremos el modelo dado en (6) para el caso en que $b > 0$ y $d < 0$, es decir, cuando estamos ante un modelo presa-depredador siendo S_1 la especie depredadora y S_2 la especie presa. Además asumiremos que S_1 se extingue con tasa de variación o velocidad a cuando $p_2(t) = 0$, esto es, cuando S_1 no tiene alimento. Esto implica que suponemos $a < 0$. Del mismo modo, si la especie S_2 no tiene una especie depredadora, consideraremos que crece exponencialmente con tasa relativa de variación c , lo cual supone aceptar que $c > 0$. Por todas estas consideraciones partiremos de un sistema del tipo (6), pero cuyos signos de los coeficientes están identificados

$$\left. \begin{aligned} p_1'(t) &= -ap_1(t) + bp_1(t)p_2(t) \\ p_2'(t) &= cp_2(t) - dp_1(t)p_2(t) \end{aligned} \right\}, \quad a, b, c, d > 0. \quad (11)$$

Dado que el producto $p_1(t)p_2(t)$ puede interpretarse como el número de encuentros uno a uno de un ejemplar de la especie depredadora fre-

te a un ejemplar de la especie presa, la primera (segunda) ecuación de (11) puede traducirse como sigue: la variación del número de depredadores (presas) es suma de los (las) que resultan teniendo en cuenta su decrecimiento (crecimiento) autónomo y de una cantidad positiva (negativa) proporcional al número de encuentros con las presas (los depredadores), lo cual, resulta razonable desde el punto de vista intuitivo.

En lo que sigue admitiremos que $p_1(t)$ y $p_2(t)$ nunca se anulan, es decir, que ninguna especie se extingue. Esto no supone pérdida de generalidad, ya que, si esto ocurriese, el sistema a estudiar sería mucho más sencillo de resolver que (11). En efecto, si por ejemplo, en el instante $t_e > 0$, la especie presa se extingue, $p_2(t) = 0, \forall t \geq t_e > 0$, el modelo objeto de estudio se dividiría entonces en dos etapas: en la primera la dinámica de las especies estaría modelizada por (11) con $t \in [0, t_e]$ y en la segunda, la evolución de la única especie existente, la depredadora, estaría gobernada por

$$p_1'(t) = -ap_1(t) \quad , \quad t \geq t_e \quad , \quad (12)$$

que indica un decrecimiento exponencial de S_1 , motivado por el hecho de carecer de alimento. Obsérvese que la condición inicial en (12) sería $p_1(t_e) = p_{1e}$ siendo p_{1e} el número de ejemplares de la especie depredadora en el instante t_e de extinción de la especie presa.

Para analizar el comportamiento del sistema (11), como $p_1(t)$ y $p_2(t)$ no se anulan, lo escribimos equivalentemente como

$$\left. \begin{aligned} \frac{p_1'(t)}{p_1(t)(-a + bp_2(t))} &= 1 \\ \frac{p_2'(t)}{p_2(t)(c - dp_1(t))} &= 1 \end{aligned} \right\} \quad (13)$$

Obsérvese que estamos suponiendo que

$$p_1(t) \neq \frac{c}{d} \quad \text{y} \quad p_2(t) \neq \frac{a}{b} \quad , \quad (14)$$

aunque más tarde comentaremos esta hipótesis.

De (13),

$$\frac{1}{(-a + bp_2(t))} \cdot \frac{p_1'(t)}{p_1(t)} = \frac{1}{(c - dp_1(t))} \cdot \frac{p_2'(t)}{p_2(t)}$$

o escrito en forma diferencial

$$\left(\frac{c}{p_1(t)} - d\right) \cdot dp_1(t) = \left(\frac{-a}{p_2(t)} + b\right) \cdot dp_2(t). \quad (15)$$

Integramos (15) entre el instante $t=0$ y un instante genérico t :

$$c \int_0^t \frac{dp_1(\tau)}{p_1(\tau)} - d \int_0^t dp_1(\tau) = -a \int_0^t \frac{dp_2(\tau)}{p_2(\tau)} + b \int_0^t dp_2(\tau)$$

y obtenemos, aplicando las propiedades del logaritmo

$$c \ln \frac{p_1(t)}{p_1(0)} - d(p_1(t) - p_1(0)) = -a \ln \frac{p_2(t)}{p_2(0)} + b(p_2(t) - p_2(0))$$

$$\ln \left(\frac{p_1(t)}{p_1(0)}\right)^c + \ln \left(\frac{p_2(t)}{p_2(0)}\right)^a = d(p_1(t) - p_1(0)) + b(p_2(t) - p_2(0))$$

$$\left(\frac{p_1(t)}{p_1(0)}\right)^c \left(\frac{p_2(t)}{p_2(0)}\right)^a = e^{d(p_1(t)-p_1(0))} e^{b(p_2(t)-p_2(0))}. \quad (16)$$

Para facilitar el estudio de la relación (16), consideraremos los siguientes cambios de variable

$$q_1(t) = \frac{d}{c} p_1(t) \quad \text{y} \quad q_2(t) = \frac{b}{a} p_2(t), \quad (17)$$

que introducidos en (16) permiten escribir esta relación como

$$\left(\frac{cq_1(t)}{dp_1(0)}\right)^c \left(\frac{aq_2(t)}{bp_2(0)}\right)^a = e^{cq_1(t)-dp_1(0)} e^{aq_2(t)-bp_2(0)},$$

$$(q_1(t)e^{-q_1(t)}) (q_2(t)e^{-q_2(t)}) = \left(\frac{d}{c} p_1(0) e^{-\frac{d}{c} p_1(0)}\right)^c \left(\frac{b}{a} p_2(0) e^{-\frac{b}{a} p_2(0)}\right)^a. \quad (18)$$

Por otra parte de (17) se tiene

$$q_1(0) = \frac{d}{c} p_1(0) \quad \text{y} \quad q_2(0) = \frac{b}{a} p_2(0). \quad (19)$$

Introduciendo (19) en (18) resulta

$$(q_1(t)e^{-q_1(t)}) (q_2(t)e^{-q_2(t)}) = M, \quad (20)$$

donde

$$M = (q_1(0)e^{-q_1(0)}) (q_2(0)e^{-q_2(0)})^a > 0 \quad (21)$$

La fórmula (20) nos proporciona la siguiente relación de la dinámica de comportamiento de la especie presa y la depredadora (omitiremos por conveniencia la notación que marca la dependencia temporal)

$$(q_1 e^{-q_1})^a = M (q_2 e^{-q_2})^a \quad (22)$$

A continuación realizaremos un análisis básicamente cualitativo de la evolución de ambas especies. Los resultados que obtengamos los representaremos en un diagrama clásico de Volterra (véase figura 1). La finalidad de este gráfico es representar la curva de variación (conjunta) de q_1 y q_2 (o equivalentemente, según (17) de p_1 y p_2) para estudiar el comportamiento de las poblaciones de ambas especies. Dado que realizar el gráfico a partir de (22) resulta inviable, se procede de forma indirecta como a continuación se detalla.

Para la elaboración de este gráfico necesitamos introducir las variables

$$r_1 = (q_1 e^{-q_1})^a \quad ; \quad r_2 = M (q_2 e^{-q_2})^a \quad (23)$$

y como evidentemente $p_1 > 0$ y $p_2 > 0$, de (11) y de (17), $q_1 > 0$ y $q_2 > 0$, y por (21) y (23) también $r_1 > 0$ y $r_2 > 0$. Por eso en los cuatro cuadrantes del esquema de Volterra se supone siempre que las variables que intervienen dos a dos son positivas. Por ejemplo, en el segundo cuadrante sólo representamos r_1 (que según (23) depende de q_1) cuando $q_1 > 0$, e idénticamente para el resto de los cuadrantes. También se representa en el tercer cuadrante de la gráfica en la figura 1, la bisectriz

$$r_1 = r_2 \quad , \quad (24)$$

ya que su relevancia es evidente por (22), teniendo en cuenta el cambio de variable efectuado en (23).

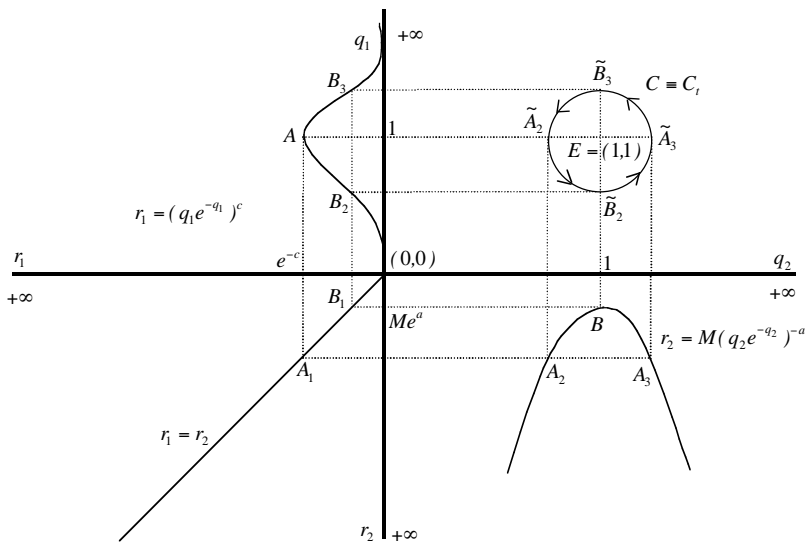


Figura 1. Diagrama clásico de Voltera.

Empecemos esbozando la curva r_1 (considerada como variable dependiente) cuando varía q_1 (ahora tratada como variable independiente). Su gráfica aparecerá en el segundo cuadrante. Para ello obsérvese que de (23)

$$\frac{dr_1}{dq_1} = c (q_1 e^{-q_1})^{c-1} (e^{-q_1} - q_1 e^{-q_1}) = 0 \Rightarrow q_1^* = 1$$

$$\left. \frac{d^2 r_1}{dq_1^2} \right|_{q_1^*=1} = -c e^{-c} < 0$$

luego $A(1, e^{-c})$ es un máximo de la función $r_1=r_1(q_1)$ y su comportamiento en los valores límite es

$$\lim_{q_1 \rightarrow 0^+} r_1 = 0 = \lim_{q_1 \rightarrow +\infty} r_1.$$

Para la función $r_2=r_2(q_2)$ se tiene

$$\frac{dr_2}{dq_2} = -M a (q_2 e^{-q_2})^{-a-1} (e^{-q_2} - q_2 e^{-q_2}) = 0 \Rightarrow q_2^* = 1$$

$$\left. \frac{d^2 r_2}{dq_2^2} \right|_{q_2^* = 1} = Mae^a > 0$$

luego $B(1Me^a)$ es un mínimo de $r_2=r_2(q_2)$ y su comportamiento en los valores límite es

$$\lim_{q_2 \rightarrow 0^+} r_2 = +\infty = \lim_{q_2 \rightarrow +\infty} r_2$$

En el cuarto cuadrante de la figura 1, se da una representación aproximada de su gráfica.

Mediante las correspondientes proyecciones de las gráficas de los cuadrantes segundo al cuarto, podemos esbozar la gráfica buscada que relaciona q_1 y q_2 , y correspondiente al primer cuadrante. La idea se basa en que la relación entre q_1 y q_2 está dada por (22), o equivalentemente, según (23), por (24).

Para lo que sigue conviene tener presente la figura 1. Tomemos el valor máximo de r_1 denotado por A . Al proyectarlo sobre $r_1=r_2$, obtenemos el punto A_1 , que proyectado sobre el eje r_2 , proporciona los puntos A_2 y A_3 , que definen los límites de variación de q_2 o lo que es lo mismo (salvo, según (17), el factor b/a) del número de presas p_2 . Del mismo modo, proyectando primero el punto B sobre $r_1=r_2$ se obtiene el punto B_1 y luego proyectando este punto sobre el segundo cuadrante, se obtienen los puntos B_2 y B_3 , que marcan los límites de variación de q_1 o equivalentemente (excepto, según (17), el factor d/c) del número de depredadores p_1 .

Obsérvese que mediante la proyección al primer cuadrante de los puntos A_2, A_3, B_2 y B_3 obtenemos, los puntos $\tilde{A}_2, \tilde{A}_3, \tilde{B}_2$ y \tilde{B}_3 , respectivamente, los cuales corresponden a los puntos de tangencia. En efecto, veámoslo por ejemplo, para el punto \tilde{B}_2 , y para el resto se procedería análogamente. Debemos probar

$$\left. \frac{dq_1}{dq_2} \right|_{\tilde{q}_2 = q_2^* = 1} = 0. \quad (25)$$

Para ello, como por (22) no podemos probar directamente (25), utilizaremos el teorema de la función implícita (T.F.I.). Definimos la función auxiliar

$$F(q_1; q_2) = (q_1 e^{-q_1})^c - M(q_2 e^{-q_2})^{-a}, \quad q_1, q_2 > 0 \quad (26)$$

la cual satisface en el abierto $D =]0, +\infty[\times]0, +\infty[$ que

- F es, por su definición, diferenciable con continuidad en D , es decir, $F \in C^1(D)$
- $F(\tilde{B}_2) = 0$. En efecto, de la construcción (véase figura 1), las coordenadas del punto \tilde{B}_2 son $\tilde{B}_2 = (\tilde{q}_1, \tilde{q}_2)$ con $\tilde{q}_2 = q_2^* = 1$ y \tilde{q}_1 tal que $Me^a = (\tilde{q}_1 e^{-\tilde{q}_1})^c$, luego sustituyendo en (26)

$$F(\tilde{B}_2) = (\tilde{q}_1 e^{-\tilde{q}_1})^c - M(1 \cdot e^{-1})^{-a} = Me^a - Me^a = 0.$$

- $\frac{\partial F}{\partial q_1}(\tilde{B}_2) \neq 0$. En efecto, esto se obtiene derivando (26), y observando de la figura 1 que $\tilde{q}_1 \neq 1$

$$\frac{\partial F}{\partial q_1} = c(q_1 e^{-q_1})^{c-1}(e^{-q_1} - q_1 e^{-q_1}) \Rightarrow \frac{\partial F}{\partial q_1}(\tilde{B}_2) \neq 0$$

por lo tanto aplicando el T.F.I. podemos garantizar la existencia de un entorno $N_{\tilde{q}_2=1} \subseteq]0, +\infty[$ del punto $\tilde{q}_2 = 1$ de modo que $q_1 = h(q_2)$ $\forall q_2 \in N_{\tilde{q}_2=1}$ y en particular, $\tilde{q}_1 = h(1)$. Además,

$$\left. \frac{dq_1}{dq_2} \right|_{\tilde{q}_2=1} = - \frac{\frac{dF}{dq_2}(\tilde{B}_2)}{\frac{dF}{dq_1}(\tilde{B}_2)} = 0$$

tal y como queríamos probar, ya que,

$$\frac{\partial F}{\partial q_2} = Ma(q_2 e^{-q_2})^{-a-1}(e^{-q_2} - q_2 e^{-q_2}) \Rightarrow \frac{\partial F}{\partial q_2}(\tilde{B}_2) = 0.$$

Ahora es importante subrayar que la curva C determinada en la figura 1 es válida para cada t , ya que, en el razonamiento desarrollado hasta el momento, esta variable ha permanecido oculta. Analicemos un poco más esta curva C , o mejor dicho esta familia de curvas para cada t , que denotaremos por C_t .

Obsérvese que los puntos de tangencia $\tilde{A}_2, \tilde{A}_3, \tilde{B}_2$ y \tilde{B}_3 de la curva C_t dependen de las coordenadas de los puntos A y B . A su vez, el punto $A = (1, e^{-c})$ depende de c (la tasa de variación relativa de la especie presa) y el punto $B = (1, Me^a)$ depende de a (la tasa de variación relativa de la especie depredadora) y de M que, según (21) y (17) depende tanto de a, b, c y d , como de las condiciones iniciales. Estudiemos la manera en que depende la forma de la familia de curvas C_t en términos de las condiciones iniciales. Para ello consideremos el caso límite en que A y B coinciden al proyectarlos en el tercer cuadrante, es decir, cuando

$$Me^a = e^{-c} \Rightarrow M = e^{-(a+c)} \quad (27)$$

en cuyo caso, la familia de curvas C_t se reduciría a un único punto $E(1,1)$ llamado **punto de equilibrio**. En este caso, según (17)

$$q_1(t) = 1 = q_2(t) \Rightarrow \begin{cases} p_1(t) = \frac{c}{d} \\ p_2(t) = \frac{a}{b} \end{cases} \quad \forall t \geq 0 \quad (28)$$

lo cual nos indica que se llega a una situación de equilibrio o crecimiento nulo, o más precisamente dado que (27) debe ser compatible con (17) y (21), se parte de una situación fijada por las condiciones iniciales

$$p_1(0) = \frac{c}{d}, \quad p_2(0) = \frac{a}{b}$$

que no varían con el tiempo, por ser precisamente el punto de equilibrio. En efecto, veamos esto último, buscando directamente los puntos de equilibrio, que por definición son aquellas soluciones $p_1(t)$ y $p_2(t)$ de (11) que son constantes con el paso del tiempo, es decir, que satisfacen

$$\begin{cases} p_1'(t) = 0 \\ p_2'(t) = 0 \end{cases}$$

esto es, imponiendo estas condiciones en el sistema diferencial autónomo (11), se debe cumplir

$$\begin{cases} 0 = p_1(t)(-a + bp_2(t)) \\ 0 = p_2(t)(c - dp_1(t)) \end{cases} \begin{matrix} \xrightarrow{p_1(t)>0} \\ \xrightarrow{p_2(t)>0} \end{matrix} \begin{cases} p_1(t) = \frac{c}{d} \\ p_2(t) = \frac{a}{b} \end{cases} \quad \forall t \geq 0$$

que corresponde a la conclusión ya dada en (28). Obsérvese que entonces la hipótesis asumida en (14) se traduce en que ni se parte del equilibrio, ni éste se alcanza en un instante finito para luego abandonarlo, lo cual es razonable asumir.

Para terminar el análisis de la familia de curvas C_t , obsérvese que de (17), como a, b, c y d son positivos, el sentido de variación (creciente o decreciente) de las poblaciones $p_1(t)$ y $p_2(t)$ de las especies S_1 y S_2 cuando no se ha alcanzado el equilibrio, es decir, cuando $q_1(t) \neq 1 \neq q_2(t)$, es el mismo que el de las funciones auxiliares $q_1(t)$ y $q_2(t)$ representadas en la figura 1. Más aún, para cada $t > 0$ se tiene que

$$\text{si } q_2 < 1 \xrightarrow{(17)} bp_2(t) < a \xrightarrow{(11)} p_1'(t) < 0 \Rightarrow q_1'(t) < 0 \Rightarrow q_1(t) \text{ decrece} \quad (29)$$

y

$$\text{si } q_2 > 1 \xrightarrow{(17)} bp_2(t) > a \xrightarrow{(11)} p_1'(t) > 0 \Rightarrow q_1'(t) > 0 \Rightarrow q_1(t) \text{ crece.} \quad (30)$$

Tanto (29) como (30) nos indican que el sentido de variación, con el paso del tiempo, de la curva C_1 es antihorario (véase figura 1).

Demos significado biológico a estas conclusiones. Para ello recordemos que $q_1(t)$ y $q_2(t)$ representan (salvo un factor constante y positivo) el número de ejemplares de la especie depredadora y presa, respectivamente. Interpretemos (29): si en un instante $t > 0$ partimos de un número de ejemplares presa inferior al estado de equilibrio ($q_2(t) < 1$), el número de ejemplares depredadores ($q_1(t)$) decrecerá como consecuencia de no poseer suficiente alimento. Para (30) se sigue una interpretación similar: si hay una población de presas superior al equilibrio ($q_2(t) > 1$), la abundancia de alimentos provocará que la población de depredadores ($q_1(t)$) crezca. En ambos casos, el sistema fluctúa siguiendo la trayectoria y sentido que marca la curva C_1 alrededor del punto de equilibrio, pero sin alcanzarlo.

3. ANÁLISIS DE LA SENSIBILIDAD MEDIANTE LINEALIZACIÓN

Una de las cuestiones que más interesa al estudiar un modelo diferencial con estado de equilibrio, es su comportamiento ante pequeñas perturbaciones alrededor de dicho estado. En efecto, es admisible que los sistemas bien diseñados (sobre todo, aquellos que están inmersos en el mundo biológico) tiendan a autorregularse y buscar, para su propia supervivencia, un estado estable que es el de equilibrio. Esta búsqueda viene impuesta por las restricciones del entorno: depredadores, falta de agua, condiciones alimenticias, ... y así el estado de equilibrio, acaba siendo no sólo el único, el real, si no el menos adverso. Pero mantenerse en un estado concreto y preciso como es el de equilibrio es muy difícil, porque el entorno siempre está sujeto a cambios y perturbaciones que tienden a variarlo. Lo que sigue de apartado, tratará de analizar matemáticamente cómo afecta al equilibrio hallado en el apartado anterior la introducción de pequeñas perturbaciones.

Para realizar el estudio, escribiremos primero (11) en función de q_1 y q_2 definidas en (17)

$$\left. \begin{aligned} q_1' &= -aq_1 + aq_1q_2 \\ q_2' &= cq_2 - cq_1q_2 \end{aligned} \right\}, \quad (31)$$

y como el punto de equilibrio es $q_1^* = 1 = q_2^*$, centramos en el origen el sistema (31) realizando el cambio de variable

$$Q_1 = q_1 - 1 \quad ; \quad Q_2 = q_2 - 1, \quad (32)$$

resultando el sistema

$$\left. \begin{aligned} Q_1' &= aQ_2 + aQ_1Q_2 \\ Q_2' &= -cQ_1 - cQ_1Q_2 \end{aligned} \right\} \quad (33)$$

Obsérvese que el nuevo punto de equilibrio de (33) será según (32), $Q_1^* = 0 = Q_2^*$, por lo tanto una pequeña perturbación alrededor del punto (0,0) permite asegurar que el producto $Q_1Q_2 \approx 0$ y es despreciable en (33) a nivel de comportamiento de dicho sistema. Por lo tanto, el sistema no lineal (33) se comportará como el sistema lineal

$$\left. \begin{aligned} Q_1' &= aQ_2 \\ Q_2' &= -cQ_1 \end{aligned} \right\} \quad (34)$$

De aquí se deduce que

$$\frac{Q_1'}{aQ_2} = \frac{Q_2'}{-cQ_1}$$

(obsérvese que como estamos suponiendo que debido a las perturbaciones no estamos en el punto de equilibrio, entonces Q_1 y Q_2 no se anulan) que escrito en forma diferencial nos da

$$-cQ_1 dQ_1 = aQ_2 dQ_2$$

e integrando obtenemos,

$$-c \frac{Q_1^2}{2} + L = a \frac{Q_2^2}{2}, \quad (L \text{ constante de integración}). \quad (35)$$

La ecuación (35) puede disponerse de la forma

$$\frac{Q_2^2}{2L} + \frac{Q_1^2}{2L} = 1$$

o en términos de q_1 y q_2

$$\left(\frac{q_2 - 1}{\sqrt{\frac{2L}{a}}} \right)^2 + \left(\frac{q_1 - 1}{\sqrt{\frac{2L}{c}}} \right)^2 = 1 \quad (36)$$

que es una familia de elipses de centro el punto de equilibrio y semiejes, según la figura 1, horizontal $\sqrt{\frac{2L}{a}}$ y vertical $\sqrt{\frac{2L}{c}}$. Finalmente,

podemos decir, que el sistema linealizado (34) es una aproximación razonable del sistema inicial (centrado) (33) y permite asegurar que ante perturbaciones, el ecosistema formado por ambas especies S_1 y S_2 subsistirá siguiendo una trayectoria del mismo tipo que la curva C_1 de la figura 1.

Para terminar obsérvese que la obtención del sistema linealizado de (33), dado por (34), también puede calcularse aplicando la fórmula de Taylor en dos variables centrada en el punto de equilibrio $Q_e^*=(Q_1^*, Q_2^*)=(0,0)$ (aunque en este caso, al estar definido el sistema diferencial por polinomios de dos variables, la linealización puede realizarse directamente como lo hemos hecho antes) y truncando el desarrollo por los términos lineales. En efecto, consideremos el sistema no lineal (33) escrito en la forma

$$\left. \begin{aligned} Q_1' &= f_1(Q_1, Q_2) \\ Q_2' &= f_2(Q_1, Q_2) \end{aligned} \right\} ; \quad \begin{aligned} f_1(Q_1, Q_2) &= aQ_2 + aQ_1Q_2 \\ f_2(Q_1, Q_2) &= -cQ_1 - cQ_1Q_2 \end{aligned}, \quad (37)$$

como $f_1, f_2 \in C^2(D)$ siendo $D \subseteq \mathbb{R}^2$ un entorno del punto $(Q_1^*, Q_2^*)=(0,0)$, entonces aplicando la fórmula de Taylor a ambas funciones se tiene

$$\begin{pmatrix} Q_1 - Q_1^* \\ Q_2 - Q_2^* \end{pmatrix}' = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial Q_1} & \frac{\partial f_1}{\partial Q_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial Q_1} & \frac{\partial f_2}{\partial Q_2} \end{array} \right) \Bigg|_{(Q_1^*, Q_2^*)} \cdot \begin{pmatrix} Q_1 - Q_1^* \\ Q_2 - Q_2^* \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} r_1(Q_1, Q_2) \\ r_2(Q_1, Q_2) \end{pmatrix}$$

o en notación vectorial

$$\vec{Q}' = J_{\vec{f}}(Q_e^*) \cdot \vec{Q} + \vec{r}(\vec{Q})$$

siendo $\vec{Q}^T = (Q_1 - Q_1^*, Q_2 - Q_2^*)$, $J_{\vec{f}}(Q_e^*)$ la matriz jacobiana de $\vec{f}: D \subseteq \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ en el punto de (Q_e^*) donde

$$\vec{f} = \vec{f}(Q_1, Q_2) = (f_1(Q_1, Q_2), f_2(Q_1, Q_2))$$

y

$$\vec{r}^T = \vec{r}^T(Q_1, Q_2) = (r_1(Q_1, Q_2), r_2(Q_1, Q_2))$$

y supondremos que los términos de error satisfacen

$$\lim_{(Q_1, Q_2) \rightarrow (Q_1^*, Q_2^*)} \frac{r_i(Q_1, Q_2)}{\|(Q_1 - Q_1^*, Q_2 - Q_2^*)\|} = 0 \quad ; \quad i = 1, 2.$$

Con todo ello podemos aceptar la aproximación lineal siguiente

$$\begin{pmatrix} Q_1 - Q_1^* \\ Q_2 - Q_2^* \end{pmatrix}' = \left. \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial Q_1} & \frac{\partial f_1}{\partial Q_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial Q_1} & \frac{\partial f_2}{\partial Q_2} \end{pmatrix} \right|_{(Q_1^*, Q_2^*)} \cdot \begin{pmatrix} Q_1 - Q_1^* \\ Q_2 - Q_2^* \end{pmatrix}. \quad (38)$$

Aplicado a nuestro caso, es decir, para $(Q_1^*, Q_2^*) = (0, 0)$, como

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial Q_1} &= aQ_2 \Rightarrow \left. \frac{\partial f_1}{\partial Q_1} \right|_{(0,0)} = 0 \\ \frac{\partial f_1}{\partial Q_2} &= a + aQ_1 \Rightarrow \left. \frac{\partial f_1}{\partial Q_2} \right|_{(0,0)} = a \\ \frac{\partial f_2}{\partial Q_1} &= -c - cQ_1 \Rightarrow \left. \frac{\partial f_2}{\partial Q_1} \right|_{(0,0)} = -c \\ \frac{\partial f_2}{\partial Q_2} &= -cQ_2 \Rightarrow \left. \frac{\partial f_2}{\partial Q_2} \right|_{(0,0)} = 0 \end{aligned}$$

y sustituyendo en (38) se obtiene el sistema linealizado dado en (34):

$$\begin{pmatrix} Q_1 - 0 \\ Q_2 - 0 \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} 0 & a \\ -c & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} Q_1 - 0 \\ Q_2 - 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{cases} Q_1' = aQ_2 \\ Q_2' = -cQ_1 \end{cases}. \quad (39)$$

4. UNA APLICACIÓN NUMÉRICA

En esta sección particularizaremos el estudio realizado en los apartados anteriores tomando en (11)

$$a=0.1 ; b=0.001 ; c=0.2 ; d=0.01$$

(estamos asumiendo que $a < c$ y que $b < d$, lo cual está en consonancia con lo observado en la realidad natural), siendo las condiciones iniciales $p_1(0) = p_2(0) = 100$.

Estamos interesados en responder a las siguientes cuestiones:

- ¿Cuál es el número N_d máximo de depredadores?
- ¿Cuál es el número n_d mínimo de depredadores?
- ¿Cuál es el número N_p máximo de presas?
- ¿Cuál es el número n_p mínimo de presas?

Para calcular N_d (n_d) debemos determinar la segunda coordenada del punto \tilde{B}_3 y (\tilde{B}_2) (véase figura 1). Para ello observemos que por (19) se tiene

$$q_1(0) = \frac{0.01}{0.2} \cdot 100 = 5 \quad \text{y} \quad q_2(0) = \frac{0.001}{0.1} \cdot 100 = 1$$

con lo cual la constante M , según (21), vale

$$M(5e^{-5})^{0.2} (1e^{-1})^{0.1} = 5^{0.2} e^{-1.1} > 0$$

Por otra parte, sabemos que las coordenadas del punto B vienen dadas por $B(q_2, r_2) = (1, 5^{0.2} e^{-1.1} e^{0.1}) = (1, 5^{0.2} e^{-1})$, por lo tanto las coordenadas del punto B_1 son $B_1(r_1, r_2) = (r_2, r_2) = (5^{0.2} e^{-1}, 5^{0.2} e^{-1})$, que permite deducir las coordenadas del punto $B_3(q_1, r_1) = (q_1, 5^{0.2} e^{-1})$ donde se satisface

$$5^{0.2} e^{-1} = (q_1 e^{-q_1})^{0.2} \quad (40)$$

esta ecuación puede ser resuelta por algún método iterativo, por ejemplo por bisección, obteniéndose

$$q_1 = 0.0348858 \quad ; \quad q_1 = 5$$

como para B_3 , se debe cumplir que $q_1 > 1$, elegimos la solución $q_1 = 5$. Así pues, $B_3(5, 5^{0.2} e^{-1})$, de donde se obtiene la segunda coordenada del punto \tilde{B}_3 , ya que ésta es la primera coordenada del punto B_3 , y por tanto el número máximo de depredadores será, aplicando (17)

$$N_d = \frac{0.2}{0.01} \cdot 5 = 100.$$

Para estimar n_d , procedemos de forma similar. Obsérvese que pueden aprovecharse todos los cálculos anteriores, y basta considerar ahora la solución de (40) que cumpla $0 < q_1 < 1$, es decir, $q_1 = 0.0348858$, por lo que

$$n_d = \frac{0.1}{0.001} \cdot 0.0348858 \cong 3,$$

donde debido a la interpretación de n_d hemos redondeado el resultado al entero positivo más próximo.

Procedamos ahora a calcular los valores N_p y n_p . El procedimiento es análogo al anterior. Primero procedemos a calcular las coordenadas del punto A , que son $A(q_1, r_1) = (1, e^{0.2})$, luego las coordenadas del punto A_1 son $A_1(r_1, r_2) = (r_2, r_2) = (e^{0.2}, e^{0.2})$. Esto permite deducir las coor-

denadas del punto A_3 : $A_3(q_2, r_2) = (q_2, e^{0.2})$ donde se satisface

$$e^{-0.2} = (5^{0.2} e^{-1.1})(q_2 e^{-q_2})^{-0.1}. \quad (41)$$

Ahora resolvemos esta ecuación y obtenemos

$$q_2 = 0.00309481 \quad ; \quad q_1 = 7.84042$$

como para A_3 , se debe cumplir que $q_2 > 1$, elegimos la solución $q_2 = 7.84042$. Así pues, $A_3(7.840425, e^{0.2})$, de donde se obtiene la segunda coordenada del punto \tilde{A}_3 , ya que ésta es la primera coordenada del punto A_3 , y por tanto el número máximo de presas será, aplicando (17) y redondeando al entero positivo más próximo

$$N_p = \frac{0.1}{0.001} \cdot 7.84042 \cong 784.$$

Por su parte, el número mínimo de presas será

$$n_p = \frac{0.1}{0.001} \cdot 0.00309481 \cong 0$$

es decir, que se puede llegar a la extinción.

Aplicando (28), sabemos que el punto de equilibrio $E(q_1^*, q_2^*) = (1, 1)$ se obtiene para

$$p_1(0) = \frac{c}{d} = \frac{0.2}{0.01} = 20 \quad , \quad p_2(0) = \frac{a}{b} = \frac{0.1}{0.001} = 100.$$

Para pequeñas perturbaciones alrededor del punto de equilibrio, las trayectorias que siguen el número de depredadores y de presas tiene la forma dada en (36) que para nuestros datos particulares y deshaciendo el cambio de variable dado en (17) toma la forma

$$(0.01p_2 - 1)^2 + 2(0.05p_1 - 1)^2 = 20L$$

que puede expresarse en la forma

$$\left(\frac{p_2 - 100}{100\sqrt{20L}} \right)^2 + \left(\frac{p_1 - 20}{20\sqrt{10L}} \right)^2 = 1$$

que permite reconocer las trayectorias p_1 y p_2 como elipses centradas alrededor del punto de equilibrio referido a p_1 y p_2 : $(p_1, p_2) = (20, 100)$.

5. UNA APLICACIÓN GRÁFICA CON MATLAB[®]

Utilizando el asistente de cálculo numérico MatLab[®] podemos realizar un estudio gráfico de las trayectorias del problema (11). Paralelo, aplicaremos primero la teoría cualitativa clásica para clasificar de forma estándar el punto de equilibrio. Únicamente por motivos didácticos en la exposición desaprovecharemos los resultados ya obtenidos antes en (39), donde se linealizaba el sistema, pero en términos de las variables artificiales Q_1 y Q_2 , las cuales se introdujeron a partir de q_1 y q_2 para poder realizar el esquema gráfico de Volterra. Sin embargo, es más usual (y natural) proceder a la linealización del sistema (11) directamente aplicando el desarrollo de Taylor alrededor del punto de equilibrio (ya

calculado en (28)): $(p_1, p_2) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$. Aplicando (38) se tiene

$$\begin{pmatrix} p_1 - \frac{c}{d} \\ p_2 - \frac{a}{b} \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial p_1} & \frac{\partial g_1}{\partial p_2} \\ \frac{\partial g_2}{\partial p_1} & \frac{\partial g_2}{\partial p_2} \end{pmatrix} \bigg|_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} \cdot \begin{pmatrix} p_1 - \frac{c}{d} \\ p_2 - \frac{a}{b} \end{pmatrix}, \quad (42)$$

siendo

$$\left. \begin{aligned} p_1' &= g_1(p_1, p_2) \\ p_2' &= g_2(p_1, p_2) \end{aligned} \right\}, \quad \begin{aligned} g_1(p_1, p_2) &= -ap_1 + bp_1p_2 \\ g_2(p_1, p_2) &= cp_2 - dp_1p_2 \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} \frac{\partial g_1}{\partial p_1} &= -a + bp_2 \Rightarrow \frac{\partial g_1}{\partial p_1} \bigg|_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = 0 \\ \frac{\partial g_1}{\partial p_2} &= bp_1 \Rightarrow \frac{\partial g_1}{\partial p_2} \bigg|_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = \frac{bc}{d} \\ \frac{\partial g_2}{\partial p_1} &= -dp_2 \Rightarrow \frac{\partial g_2}{\partial p_1} \bigg|_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = -\frac{ad}{b} \\ \frac{\partial g_2}{\partial p_2} &= c - dp_1 \Rightarrow \frac{\partial g_2}{\partial p_2} \bigg|_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = 0 \end{aligned}$$

y sustituyendo estos valores en (42) se obtiene el sistema linealizado y centrado en el punto de equilibrio $(p_1, p_2) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ con las coordenadas del problema original:

$$\begin{pmatrix} p_1 - \frac{c}{d} \\ p_2 - \frac{a}{b} \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} 0 & \frac{bc}{d} \\ -\frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_1 - \frac{c}{d} \\ p_2 - \frac{a}{b} \end{pmatrix}. \quad (43)$$

Por la teoría cualitativa (véase [3]-[4]) sabemos que los valores propios de la matriz del sistema linealizado nos aportan una clasificación del punto de equilibrio. En este caso como los valores propios son imaginarios puros

$$\begin{vmatrix} -\lambda & \frac{bc}{d} \\ -\frac{ad}{b} & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + ac = 0 \Rightarrow \lambda = \pm\sqrt{-ac} = \pm\sqrt{ac} \cdot i,$$

se tiene que $(p_1, p_2) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ es un punto centro, es decir, tal y como hemos visto en la figura 1, todas las trayectorias son periódicas (y cerradas) en torno a dicho punto. Esto lo veremos a continuación, utilizando MatLab[®].

Primero definiremos el fichero de función tipo .m que describe el sistema (11) con los valores de los parámetros tomados en el apartado anterior, es decir, $a=0.1$; $b=0.001$; $c=0.2$; $d=0.01$;

```
function dz=volt_lotka(t,yy)
a=0.1 ; b=0.001; c=0.2; d=0.01;

x=yy(1);
y=yy(2);

dz1=-a*x+b*x*y;
dz2=c*y-d*x*y;

dz=[dz1;dz2];
```

a continuación resolvemos numéricamente el sistema autónomo (11) utilizando un método de Runge - Kutta

```
function [t,y]=rungekut(f,t,y0)

% Método de Runge-Kutta para el problema de valor inicial
%
%  $y'(t) = f(t,y(t)); y(t_0)=y_0;$ 
%
% en los instantes dados por t

% jlh, abr-04

h = diff(t);
n = length(t);
y(1,:) = y0;
for k=1:n-1
    k1 = feval(f,t(k), y(k,:));
    k2 = feval(f,t(k)+h(k)/2, y(k,:)+h(k)/2*k1);
    k3 = feval(f,t(k)+h(k)/2, y(k,:)+h(k)/2*k2);
    k4 = feval(f,t(k+1),y(k,:)+h(k)*k3);
    y(k+1,:) = y(k,:)+h(k)/6*(k1+2*k2+2*k3+k4);
end
```

y finalmente con las siguientes órdenes generamos la figura 2, que son diferentes trayectorias a partir de diferentes condiciones iniciales

```
for k=-10:2:10
    [t,y]=rungekut('volt_lotka',0:0.1:50,[20-k,100+k]);
    plot(y(:,1),y(:,2))
end
hold on
for k=-10:2:10
    [t,y]=rungekut('volt_lotka',0:0.1:50,[20+k,100-k]);
    plot(y(:,1),y(:,2))
end
```

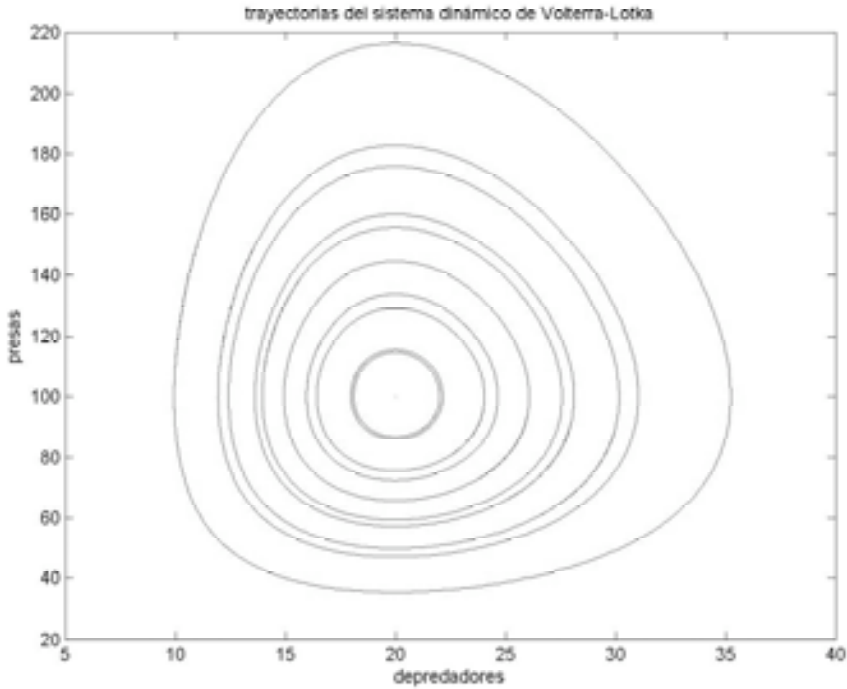


Figura 2- Trayectorias alrededor del punto de equilibrio.

6. CONCLUSIONES

En este trabajo se ha estudiado un modelo perteneciente a la Biomatemática basado en un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo no lineal para explicar el comportamiento de un ecosistema formado por dos especies, una presa y otra su depredadora, motivando su planteamiento desde los modelos más básicos de comportamiento de poblaciones. El estudio realizado se ha desarrollado en varios niveles: cuantitativo, cualitativo, numérico y gráfico, intentando con ello mostrar una aplicación matemática de carácter interdisciplinar.

Para terminar señalemos que como cualquier modelo matemático que intenta explicar la realidad, el modelo de Volterra-Lotka resulta una versión simplificada (exactamente hasta un punto que permita ser tratado con herramientas matemáticas) que por tanto contiene algunos defectos. Entre los que se han señalado más frecuentemente, están que el modelo genera oscilaciones arbitrariamente grandes que sin embargo no se observan en la realidad y por otro que padece una importante inestabilidad estructural, ya que pequeñas perturbaciones conducen a cambios notables en la dinámica del modelo.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Cortés López, J.C. y Calbo Sanjuán, G, *Aplicación de los sistemas de ecuaciones diferenciales al estudio de ecosistemas*. Puig Adam 65, 2003, pp.57-66.
- [2] Cortés López, J.C., Calbo Sanjuán, G y León Manzano A., *Un modelo matemático para el estudio de poblaciones biológicas*. Ensayos 17, 2002, pp. 269-280.
- [3] Fernández Pérez, C. Y Vegas Montaner, J.M., *Ecuaciones Diferenciales II. Ecuaciones no Lineales*.. Ed. Pirámide, Madrid, (1996).
- [4] Luenberg, D.G., *Introduction to Dynamics Systems. Theory Models and Applications*.. Ed. John Wiley & Sons, New York, (1979).
- [5] Martínez Calvo, M^a.C. y Pérez de Vargas, A., *Métodos Matemáticos en Biología*. Ed. Centro de Estudios Ramón Areces, Madrid, (1993).
- [6] Hueso Paga, J.L., *Matemática Aplicada. Prácticas con MatLab*, Ed. De la Universidad Politécnica de Valencia, (1999).