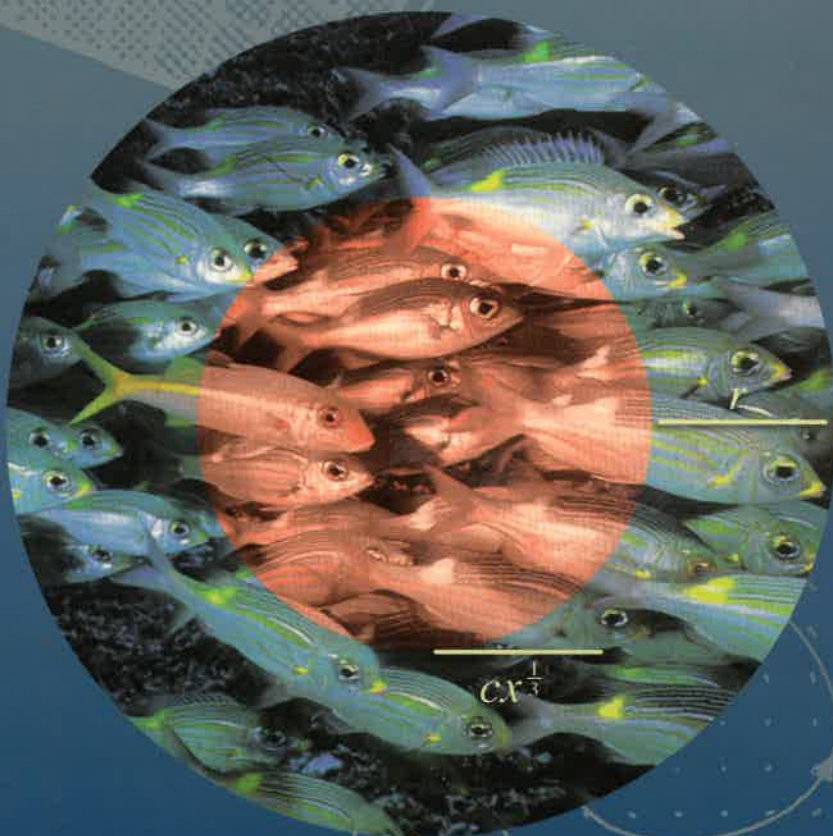


M ODELOS Y S ISTEMAS D INÁMICOS

Juan Luis Romero Romero
Concepción García Vázquez



Servicio de Publicaciones
Universidad de Cádiz

MODELOS Y SISTEMAS DINÁMICOS

Juan Luis Romero Romero
Concepción García Vázquez



UNIVERSIDAD DE CADIZ
SERVICIO DE PUBLICACIONES

1998

Romero Romero, Juan Luis

Modelos y sistemas dinámicos / Juan Luis Romero Romero, Concepción García Vázquez. --Cádiz : Universidad, Servicio de Publicaciones, 1998. -- 195 p.

ISBN 84-7786-516-7

1. Sistemas dinámicos. I.García Vázquez, Concepción. II. Universidad de Cádiz. Servicio de Publicaciones, ed. III. Título.

517.938

Copyright:	Juan Luis Romero Romero y Concepción García Vázquez
Edita:	Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz.
I.S.B.N.:	84-7786-516-7
Depósito Legal:	CA: 777 / 98
Diseño de portada:	Creasur
Imprime:	Imprenta Repeto - Cádiz

Introducción

Estudiar el mundo que nos rodea ha sido, desde el principio de los tiempos, el principal objetivo de todas las ciencias de carácter experimental. Desde hace algunos años, se ha desarrollado ampliamente este estudio a través de modelos matemáticos que describen, o intentan describir, tanto fenómenos naturales como, incluso, comportamientos humanos.

En muchos casos, un modelo matemático no es más que una ecuación, o conjunto de ecuaciones, que recoge toda la información relevante de una determinada situación. De esta forma, las soluciones del modelo se ajustan, con un grado de fiabilidad conocido, al comportamiento real del fenómeno en cuestión y puede ser utilizado, por ejemplo, para predecir qué ocurriría en circunstancias que no puedan ser reproducidas en un laboratorio.

En realidad, el párrafo anterior describe cuál va a ser el estilo desarrollado por el resto de la obra. En la construcción de los modelos, siguiendo las ideas desarrolladas por [33], esta visión *matemática* ofrece más información si los datos observados no se ajustan a los de las ecuaciones que si, por el contrario, sí lo hacen, ya que entonces podemos *destruir* una teoría hasta entonces reconocida o deducir que no estamos considerando circunstancias que influyen en el fenómeno de forma determinante.

Si las condiciones del medio no pueden ser controladas totalmente, o bien tienen en cuenta la interacción de cientos o miles de variables, es difícil encontrar leyes para describir las ecuaciones. En estos casos, es más útil aproximarnos al modelo a partir de una visión *estadística* del medio. Desde este punto de vista, las conjeturas que se utilizan se construyen a partir de los datos observables y no de abstracciones más o menos matemáticas. En cualquier caso, la introducción de procesos de carácter estadístico trae consigo otros problemas: dificultad en la elección y recogida de muestras, tratamiento de datos espúeos...

Lógicamente, el horizonte que se abre tras este planteamiento es muy amplio y no puede ser abarcado en una sola obra: de hecho, la literatura existente en la materia aumenta día a día. Nos centraremos en la primera visión descrita, cuyo conocimiento resulta básico tanto para comprender correctamente cómo funciona un determinado sistema como para predecir qué ocurrirá con él en el futuro.

En este texto se recogen las materias que, durante cinco años, han sido impartidas por los autores en la asignatura "*Modelos y Sistemas Dinámicos*" de la licenciatura de Ciencias del Mar de la Universidad de Cádiz. Aunque la mo-

tivación y nomenclatura esté basada fundamentalmente en los problemas que dicha ciencia estudia, la aplicabilidad de los métodos que aquí se presentan es mucho más amplia. Algunos de los modelos descritos podrían diseñarse para ser utilizados en disciplinas tan dispares como la Biología marina, la Química, la Economía, etc. Sin embargo, el planteamiento e interpretación de los resultados consiguientes requerirían conocimientos demasiado específicos de dichas materias y no pueden ser abarcados en un único volumen.

La casi total ausencia de libros en castellano que traten sobre la materia y lo específico de la mayor parte de la bibliografía existente ha sido nuestro móvil inicial, aunque luego hemos intentado que esta obra sea una primera aproximación “al alcance de todos” sobre el fascinante mundo de los sistemas dinámicos. La inclusión de ejercicios al final de cada capítulo intenta estimular al lector a trabajar con sus propios modelos y a afianzar determinadas técnicas descritas para comenzar a abordar estos problemas. La gran cantidad de figuras intentan asimismo facilitar al lector la comprensión del texto. Muchas de ellas han sido realizadas con el programa de cálculo formal Mathematica, otras en cambio son simples bocetos que simplemente intentan ilustrar las ideas recogidas.

El trabajo aparece estructurado en siete capítulos, que desarrollan, de forma progresiva, los conceptos fundamentales de la teoría habitual de sistemas dinámicos, desde un punto de vista práctico e intentando que el lector no resulte *perdido* en el formalismo matemático de los problemas.

Con este fin, en el primer capítulo se resumen todas aquellas ideas y conceptos, ya conocidos por cualquier estudiante que haya cursado una asignatura de Cálculo Diferencial, que fundamentan de alguna forma los aspectos puramente matemáticos que seguirán en el resto del libro. Con objeto de que la redacción no se haga demasiado extensa, nos limitaremos a enunciar los resultados principales remitiendo sus demostraciones a la abundante literatura existente sobre esta materia. Además, muchas de ellas requieren conocimientos importantes, o al menos *específicos*, de Análisis Matemático y su descripción constituiría por sí misma un volumen completo, quedando fuera del ámbito de estudio de una disciplina de carácter aplicado.

En el segundo capítulo, nos centraremos en el análisis de modelos de carácter unidimensional que pueden ser descritos mediante una ecuación diferencial de la forma $\dot{x} = f(x)$. Nuestro estudio se basará, de modo especial, en los aspectos cualitativos y, por tanto, estará orientado a un tratamiento gráfico del problema para determinar la evolución del modelo. Nos basaremos en problemas de dinámica de poblaciones aunque quedan también recogidas, de forma breve, muchas otras situaciones cuyas leyes de comportamiento se traducen, también, como ecuaciones de primer orden.

El tercer capítulo continúa la línea argumental, describiendo modelos unidimensionales que recogen el comportamiento de una especie que se renueva a sí misma cuando se ve sometida a explotación por el ser humano. Para fijar ideas, nos limitaremos a una población determinada de peces, con un modelo de crecimiento conocido, que se ve sometida a distintos tipos de pesca.

La pesca tiene de hecho dos aspectos bien diferenciados pero con notables influencias mutuas: el puramente biológico y el comercial y cada uno de ellos

se ve influenciado por parámetros muy diversos. En el aspecto biológico interviene tanto circunstancias intrínsecas a la especie como otras externas que la relacionan con el medio en el que habita. En el económico, sin embargo, influyen argumentos como el coste de las capturas, los mecanismos de precios, el estado general del mercado, etc. Ambos aspectos se recogen en el análisis realizado.

Hasta ahora hemos descrito la evolución determinista de poblaciones sujetas a diversos factores. Sin embargo, muchas veces no se puede analizar de forma independiente el crecimiento de una especie concreta ya que su variación depende no sólo de factores externos, que puedan ser considerados constante, sino de la evolución de una segunda especie. En los capítulos cuatro y cinco consideraremos modelos bidimensionales (Lotka-Volterra, competición, simbiosis. . .) que recogen la evolución de dos poblaciones que aparecen, indefectiblemente, ligadas entre sí.

Manteniendo la estructura general de este trabajo, el capítulo seis se centra en un modelo bidimensional para describir el comportamiento de una especie determinada sometida a pesca en un caladero abierto y algunos de los aspectos económicos que aparecen en un primer análisis de este tipo.

Por último, en el capítulo siete, se recoge una introducción a un modelo de difusión. Las técnicas utilizadas son distintas a las desarrolladas en el resto de la obra pero hemos considerado interesante su inclusión para señalar algunos de los aspectos fundamentales que distinguen el tratamiento de las ecuaciones diferenciales ordinarias (de los que trata principalmente este trabajo) y las ecuaciones en derivadas parciales, que son el paso obligado si se pretende estudiar la evolución espacial y temporal de las especies.

La importante relación de la mayoría de las ciencias aplicadas con las matemáticas se pone de manifiesto tanto en éste como en otros muchos libros cuyo análisis demuestra que es posible formalizar y tratar de forma rigurosa muchos de los problemas que se plantean en situaciones de trabajo reales. Las matemáticas proporcionan poderosas herramientas y, sobre todo, capacidad analítica necesaria para el tratamiento de los distintos problemas a los que podemos llegar a enfrentarnos.

Finalmente, nos gustaría agradecer su apoyo y su cariño a todos los que nos han animado a continuar con este trabajo, en especial a los doctores Manuel Berrocoso Domínguez y Jose Manuel Díaz Moreno porque, sin su ayuda y ánimo en los momentos duros, este libro probablemente no hubiera llegado a tus manos.

Puerto Real, febrero 1998.

*Juan Luis Romero Romero
Concepción García Vázquez*

Contenido

1	Sistemas dinámicos	5
1.1	Sistemas de ecuaciones diferenciales y concepto de solución . . .	5
1.2	Problemas de valores iniciales	6
1.2.1	Interpretación geométrica	8
1.2.2	Trayectorias y órbitas	9
1.3	Sistemas autónomos	11
1.3.1	Propiedades de las soluciones	12
1.3.2	Sistemas dinámicos	14
1.4	Geometría de flujos: caso unidimensional	15
1.5	Sistemas lineales planos	17
1.5.1	Sistemas lineales en forma canónica normal de Jordan . .	19
1.5.2	Reducción a formas canónicas	25
1.5.3	Sistemas no hiperbólicos	28
1.6	Sistemas lineales autónomos de dimensión n	30
1.7	Comportamiento local de las soluciones para sistemas autónomos no lineales	32
1.8	Estabilidad de las soluciones	35
1.9	Comportamiento asintótico de las soluciones	37
1.9.1	Aparición de ciclos límite	38
1.10	Introducción a la teoría de bifurcaciones	43
1.10.1	Tratamiento de los problemas: nuevos conceptos	43
1.10.2	Clasificación de puntos de bifurcación	44
1.11	Algunos ejemplos unidimensionales	47
1.11.1	Bifurcación del tridente	47
1.11.2	Histéresis	48
1.12	La bifurcación de Hopf-Poincaré-Andronov	50
1.12.1	Un ejemplo concreto	50
1.12.2	Un teorema de caracterización de la bifurcación de Hopf .	52
1.13	Ejercicios	53
2	Modelos unidimensionales	57
2.1	Modelo de Malthus	59
2.1.1	Descripción	59
2.1.2	Crítica al modelo	60

2.2	Otras situaciones regidas por leyes de primer orden	61
2.2.1	Descripción de modelos	61
2.2.2	Desintegración de elementos radiactivos	63
2.3	El modelo logístico	66
2.3.1	Descripción	66
2.3.2	Estudio gráfico de las soluciones	69
2.3.3	Crítica al modelo logístico	70
2.4	El efecto Allee: modelos despensatorios	71
2.5	Análisis de la tasa de crecimiento relativo	73
2.6	Análisis dependiente de parámetros: el modelo de Ludwig	76
2.6.1	Descripción del modelo	76
2.6.2	Reducción de parámetros: adimensionalización	78
2.6.3	Estabilidad de los puntos de equilibrio	80
2.6.4	Bifurcaciones y catástrofes	82
2.6.5	Control del modelo	84
2.7	El modelo de Gompertz	87
2.8	Modelos de crecimiento de von Bertalanffy	89
2.8.1	Un modelo de crecimiento VBGF: talla-edad	90
2.8.2	Un modelo de crecimiento VBGF: volumen-edad	91
2.9	Otros modelos que no son del tipo VBGF	92
2.10	Ejercicios	94
3	Explotación de recursos renovables	97
3.1	Poblaciones ajustadas a modelos logísticos	98
3.1.1	Pesca con tasa de capturas constante	99
3.1.2	Pesca con esfuerzo constante	101
3.2	Beneficios económicos obtenidos por la pesca	103
3.2.1	Pesquerías abiertas: una mala política	104
3.2.2	El peligro de la extinción	105
3.3	Compensación y despensación sujetas a pesca con capturas constante	106
3.4	Modelos compensatorios sometidos a pesca con esfuerzo constante	107
3.5	Modelos despensatorios sometidos a pesca con esfuerzo constante	108
3.5.1	Análisis de beneficios para modelos despensatorios	109
3.6	Despensación crítica: Análisis de la estabilidad y beneficios obtenidos	110
3.7	Una situación real	111
3.8	Utilidad de la política de paros ecológicos	112
3.9	Modelo de Beverton-Holt	114
3.9.1	De alevines a reclutas	117
3.10	Modelo de Brock-Riffenburgh	119
3.11	Ejercicios	122

4 Modelos depredador-presa	125
4.1 Un modelo clásico de Lotka-Volterra	126
4.2 Análisis de dicho modelo	128
4.2.1 Soluciones triviales	128
4.2.2 Puntos de equilibrio	130
4.3 Soluciones no estacionarias del modelo de Lotka-Volterra	131
4.4 Algunas conclusiones interesantes	133
4.4.1 Crítica al modelo de Lotka-Volterra	134
4.5 Aplicación de la solución	135
4.6 Un modelo depredador-presa más general	136
4.7 Simplificación del modelo: adimensionalización de las ecuaciones	138
4.8 Soluciones asociadas a un modelo generalizado	139
4.8.1 Estabilidad de los puntos de equilibrio	139
4.8.2 Comportamiento asintótico del sistema en caso de inestabilidad	145
4.9 Propiedades de bifurcación de este modelo	148
4.10 Ejercicios	149
5 Otros modelos de interacción de especies	153
5.1 Ecuaciones de competición entre distintas especies	154
5.1.1 Ecuaciones adimensionalizadas	155
5.2 Soluciones estacionarias de un modelo de competición	156
5.3 Estabilidad y principio de exclusión competitiva	158
5.3.1 Caso I: $b_{12} < 1$ y $b_{21} < 1$	159
5.3.2 Caso II: $b_{12} > 1$ y $b_{21} > 1$	160
5.3.3 Casos III y IV: un único parámetro mayor que la unidad .	161
5.4 Conclusiones deducidas del modelo de competición	161
5.5 Modelos de mutualismo o simbiosis	163
5.5.1 Descripción de las ecuaciones que describen esta situación	163
5.5.2 Reducción del número de parámetros. Puntos de equilibrio del sistema	163
5.6 Comportamiento asintótico de las soluciones	165
5.7 Cinética de reacciones químicas	166
5.7.1 Un modelo básico	166
5.8 Autocatálisis: activación e inhibición	170
5.8.1 El modelo autocatalítico más simple posible	171
5.8.2 Cadena de reacciones de tipo autocatalítico. Bifurcaciones	171
5.9 Osciladores químicos biológicos. Historia y ecuaciones	172
5.9.1 ¿Cómo construir un modelo de oscilador químico?. Un ejemplo muy sencillo	174
5.9.2 Modelos de competición y simbiosis	175
5.10 Interacción de más de dos especies	176
5.11 Ejercicios	177

6 Recursos renovables: un modelo de pesquería abierta	181
6.1 Un modelo de pesca en régimen abierto	182
6.2 Equilibrio y estabilidad	183
6.2.1 Determinación de los puntos de equilibrio	183
6.2.2 Estabilidad de las soluciones estacionarias	184
6.3 Solución estacionaria no trivial: curvas compensatorias	186
6.4 Solución estacionaria no trivial: curvas despensatorias	187
6.5 Comportamiento asintótico del sistema	188
6.6 Aparición de ciclos límite	190
6.7 Conclusiones	192
6.8 Ejercicios	192
7 Aspectos relacionados con la difusión	197
7.1 Ecuación de difusión unidimensional	198
7.1.1 Difusión y caminos aleatorios	198
7.1.2 Ecuación de difusión y ley de Fick	202
7.2 Difusión y dinámica de poblaciones	205
7.2.1 Determinación del problema. Frentes de ondas	205
7.2.2 Soluciones estacionarias y estabilidad	206
7.2.3 Conclusiones finales	210
7.3 Ejercicios	211

Capítulo 1

Sistemas dinámicos

Trataremos en este capítulo de recordar todas aquellas ideas, ya conocidas por el lector, que fundamentan de alguna forma los aspectos puramente matemáticos que seguirán en el resto del libro. Con objeto de que la redacción no se haga demasiado extensa, nos limitaremos a enunciar los resultados principales, remitiéndonos, para desarrollar sus demostraciones, a la abundante literatura existente sobre esta materia. Además, muchas de ellas requieren conocimientos importantes de Análisis Matemático y su descripción constituiría por sí misma un volumen completo, quedando fuera del ámbito de estudio de las disciplinas de carácter aplicado, a las que va dirigido este trabajo.

Qué es una ecuación diferencial o su solución, qué es un punto de equilibrio o cómo interpretar el concepto de estabilidad, son preguntas que deben de quedar resueltas tras una lectura atenta de este capítulo. Asimismo realizaremos una pequeña introducción a la teoría de bifurcaciones, enunciando algunos resultados de carácter elemental.

Consideramos útil, en este momento, introducir todas estas ideas—que desarrollaremos sobre ecuaciones concretas en cada uno de los temas que siguen— ya que nos proporcionarán el vocabulario, las herramientas y las técnicas adecuadas para trabajar.

1.1 Sistemas de ecuaciones diferenciales y concepto de solución

Comencemos planteando un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, de orden uno¹

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

¹En general, aplicamos toda nuestra teoría de ecuaciones diferenciales a ecuaciones de primer orden que se ajustan al esquema anterior. Si nos encontráramos con un sistema de orden superior siempre lo podríamos encuadrar en el tipo indicado con un cambio de variables muy sencillo a costa de aumentar la dimensión del espacio de variables dependientes donde trabajamos, como veremos más adelante.

Para abreviar, notaremos $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$ esto es, el vector cuyas componentes son las variables dependientes del sistema diferencial, y llamaremos f a la función vectorial (f_1, \dots, f_n) , donde cada una de las f_i está definida en un subconjunto abierto \mathcal{U} de $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$. Esta representación permite escribir el sistema de ecuaciones diferenciales anterior como

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = f(t, \mathbf{x}). \quad (1.1)$$

Resolver la ecuación es el objetivo al que, inicialmente, pretendemos llegar. En consecuencia, el primer paso será definir qué se entiende como solución de un problema de este tipo.

Definición 1.1.1

Una **solución** del sistema (1.1) es una aplicación

$$t \mapsto \Phi(t) = (\phi_1(t), \dots, \phi_n(t)),$$

definida en algún intervalo abierto $I \subset \mathbb{R}$ con valores en \mathbb{R}^n y tal que satisface la ecuación diferencial original:

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

para $i = 1, 2, \dots, n$ y $t \in I$. O bien, siguiendo la idea de notación vectorial introducida antes,

$$\frac{d\Phi(t)}{dt} = f(t, \Phi(t)).$$

1.2 Problemas de valores iniciales

Definición 1.2.1

Un **problema de valores iniciales**, o problema de Cauchy² asociado a la ecuación (1.1), es una expresión del tipo³

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(t, x), \\ x(t_0) = x_0. \end{cases} \quad (1.2)$$

Determinar las soluciones de (1.2) consistirá en encontrar funciones $\phi(t)$ que satisfagan la ecuación diferencial y tales que $\phi(t_0) = x_0$.

²Augustin-Louis Cauchy (1789-1857), matemático francés, pionero en el estudio del análisis y la teoría de grupos de permutaciones. También investigó en la convergencia y divergencia de series infinitas, ecuaciones diferenciales, determinantes, probabilidad y física matemática.

³Una vez señalado el carácter vectorial de las variables y funciones que describen las ecuaciones de orden uno con que vamos a trabajar, simplificaremos la descripción del problema eliminando la notación en negrita de los vectores que intervienen.

Hasta ahora no hemos ofrecido ninguna condición que nos confirme la existencia de solución de un problema de este tipo. De hecho, esta afirmación es, en general, falsa. Hay multitud de ecuaciones que no tienen solución o, si la presentan, no es única. Enunciaremos pues, en el teorema siguiente, una condición suficiente que nos permite asegurar la existencia de solución, aunque no será la hipótesis más general posible.

El teorema de existencia y unicidad establece, en consecuencia, que bajo ciertas condiciones de regularidad sobre la función f , para cada condición inicial (t_0, x_0) existe una única solución local del problema (1.2).

Teorema 1.2.2 (de existencia y unicidad de solución)⁴

Sea f una función continua en el punto $(t_0, x_0) \in \mathcal{U}$. Entonces, existe un entorno I_1 del punto t_0 , suficientemente pequeño, tal que ahí podemos asegurar la existencia de una solución, $\phi_1 : I_1 \mapsto \mathbb{R}^n$, de (1.2) que satisface la condición inicial $\phi_1(t_0) = x_0$.

Además, si f es de clase C^r , con $r \geq 1$, (es decir, al menos se puede asegurar que $\frac{\partial f}{\partial x}$ es una función continua) y $\phi_2 : I_2 \mapsto \mathbb{R}^n$ es también solución de (1.2) satisfaciendo la misma condición inicial, $\phi_2(t_0) = x_0$, entonces ambas funciones son iguales en los puntos comunes a los entornos I_1 e I_2 .

$$\phi_1(t) = \phi_2(t), \quad t \in I_3 = I_1 \cap I_2.$$

Observaciones:

- Nótese el carácter puramente local que tiene la solución cuya existencia queda establecida por el teorema.
- La solución correspondiente a (1.2) dependerá tanto de t , como de t_0 e x_0 . Por esta razón, a veces es conveniente hacer notar de forma explícita esa dependencia, escribiendo la solución que pasa por x_0 en el instante $t = t_0$ como $\phi(t; t_0, x_0)$, con lo que $\phi(t_0; t_0, x_0)$ no es más que x_0 .
- Al suponer que f tiene condiciones suficientes de regularidad, es decir, que es de clase C^r , puede probarse también que la función solución $\phi(t; t_0, x_0)$, para $(t_0, x_0) \in \mathcal{U}$, es de clase C^{r+1} en t y C^r en las variables t_0 y x_0 .
- Por conveniencia de notación, en muchos casos supondremos que la condición inicial se especifica en $t = 0$, es decir, definiremos $x(0) = x_0$. En este caso las soluciones se denotarán como $\phi(t; x_0)$ con $\phi(0; x_0) = x_0$.
- Una solución del problema de valores iniciales (1.2) no necesariamente existe para todos los valores de t . No obstante, siempre existe un intervalo $(a, b) \subset \mathbb{R}$ entorno del punto t_0 tal que es el mayor entorno de ese punto donde está definida la solución, en el sentido que sigue:

$$\begin{aligned} \text{Si } a \text{ es finito} &\Rightarrow \lim_{t \rightarrow a^+} |\phi(t)| = +\infty. \\ \text{Si } b \text{ es finito} &\Rightarrow \lim_{t \rightarrow b^-} |\phi(t)| = +\infty. \end{aligned}$$

⁴Para su demostración pueden consultarse los libros [12] o [8].

Dicha solución recibirá el nombre de *solución maximal*.

Por ejemplo, si $n = 1$, podemos afirmar la existencia y unicidad de solución del problema de valores iniciales

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 1 + x^2 \\ x(0) = 0 \end{cases}$$

ya que verifican las hipótesis del teorema. La solución, en este caso, se obtiene por integración directa como $x(t) = \tan t$, en un entorno del cero suficientemente pequeño. Sin embargo, el abierto maximal de existencia de esa solución sería el intervalo $t \in (a, b) = (-\frac{\pi}{2}, \frac{\pi}{2})$ ya que la función tangente no está definida en los dichos extremos, por tanto no podemos hablar de continuidad, y mucho menos de derivabilidad, sobre ellos.

- En lo que sigue, salvo que indiquemos lo contrario, supondremos que $f(t, x)$ es una función diferenciable con continuidad (esto es, derivable y con derivadas parciales de primer orden continuas) en todos sus argumentos.

1.2.1 Interpretación geométrica

Para fijar ideas, supongamos que x representa, de algún modo, variables de carácter espacial (por ejemplo, las tres dimensiones del espacio ordinario) y t describe el paso del tiempo. $x(t)$, solución de la ecuación (1.2), describe pues la evolución, el camino seguido por una determinada partícula que se ve arrastrada por el aire desde una posición inicial fijada en un instante dado $x(t_0) = x_0$. En ese caso, la variación de la posición, la variación del camino (que coincide con el concepto de derivada respecto del tiempo⁵) indicará la velocidad de la partícula que seguíamos, y que coincidirá de hecho con la velocidad del viento en el punto x y en el instante t .

Aparece, por tanto, asociada a cada ecuación diferencial y para cada instante de tiempo, un campo vectorial al que llamaremos **campo de velocidades** o **flujo** de la ecuación, que nos indica la velocidad (tanto su módulo, como su dirección y sentido) de una partícula situada en ese punto en ese momento.

El teorema de existencia y unicidad de solución se traduciría, en este contexto, de la siguiente manera:

Si situamos dos partículas en el mismo instante de tiempo en la misma posición y las dejamos moverse libremente en función del campo de velocidades que marca el viento existente, ambas partículas han de seguir el mismo camino.

O lo que es lo mismo, que una partícula sometida al campo de velocidades $f(t, x)$ puede seguir únicamente una trayectoria en el espacio para cada dato inicial $(t_0, x_0) \in \mathcal{U}$.

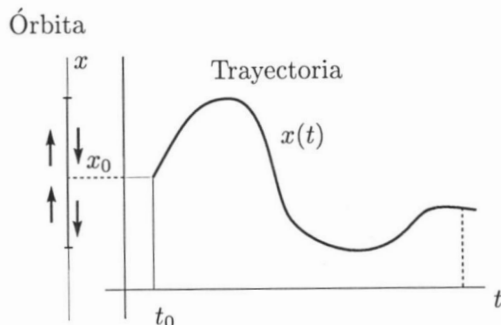


Figura 1.1: Trayectorias y órbitas en un modelo unidimensional.

1.2.2 Trayectorias y órbitas

Para completar la “traducción” geométrica que dábamos antes de los sistemas de ecuaciones diferenciales, conviene observar que la imagen de una solución de la ecuación (1.1) se puede asociar a una curva en \mathbb{R}^n . Esto facilita la introducción de los conceptos de trayectoria y órbita asociada a una solución⁶.

Definición 1.2.3

Sea $\phi(t; t_0, x_0)$ la solución del problema de valores iniciales (1.2), definida en un intervalo maximal I .

- La gráfica de la función $\phi(t; t_0, x_0)$, es decir, el conjunto de puntos

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

es llamada, en lo que sigue, **trayectoria** de la solución.

- Aparecen también los conceptos de **semiórbita positiva** y **negativa** asociadas al punto $x_0 \in \mathbb{R}^n$ definidas como los conjuntos

$$\begin{aligned} \gamma_{t_0}^+(x_0) &= \{x \in \mathbb{R}^n : x = \phi(t; t_0, x_0), t \in I, t \geq t_0\}, \\ \gamma_{t_0}^-(x_0) &= \{x \in \mathbb{R}^n : x = \phi(t; t_0, x_0), t \in I, t \leq t_0\}. \end{aligned}$$

El concepto de **órbita** resulta, pues, inmediato

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

Dicho de otro modo, la órbita viene dada por todos los puntos que la solución acaba por recorrer⁷.

⁵En lo que sigue, a veces, utilizaremos la notación \dot{x} para indicar la derivada temporal de la variable x .

⁶En lo sucesivo, y dada la similitud y correspondencia entre ambas ideas, utilizaremos dichos términos de forma indistinta cuando el contexto nos indique, sin lugar a dudas, a qué nos estamos refiriendo.

⁷Nótese, que de acuerdo a la definición dada, la órbita de un punto determinado coincide con la proyección de la trayectoria sobre el espacio determinado por las variables dependientes

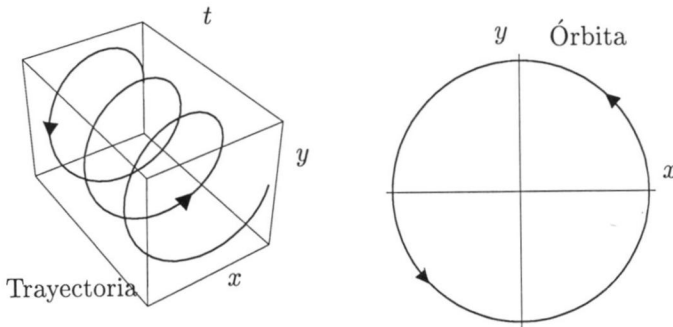


Figura 1.2: Trayectorias y órbitas en un modelo bidimensional.

- *El espacio de las fases es el limitado por las variables de estado x (el plano de fases xy , en sistema bidimensionales, o el espacio xyz si trabajamos en dimensión $n = 3$).*

Las figuras 1.1 y 1.2, intentan ilustrar la diferencia y relación esencial entre ambos conceptos. La primera de ellas, se limita al caso unidimensional: las órbitas estarán, por tanto, limitadas a segmentos de curva. Si queremos, no obstante, dar idea del “movimiento”, sólo tenemos que seguir el recorrido marcado por las flechas a partir del punto inicial, primero en sentido ascendente, luego descendiendo, para volver a aumentar (en el intervalo de tiempo marcado por nosotros).

La segunda es un caso similar pero la situación se plantea ahora en dimensión plana. Las trayectorias vendrán, por tanto, descritas en tres dimensiones al tener que introducir el eje temporal. En este caso, la solución describe hélices que se ciñen a cilindros, de radios determinados en función de la posición inicial, que se extienden a lo largo del eje t . Las órbitas correspondientes, obtenidas proyectando las trayectorias sobre el plano $t = 0$, son circunferencias de radios determinados en función del dato inicial suministrado. Análogamente al caso anterior, el movimiento de la partícula situada inicialmente en el punto (x_0, y_0) viene descrito mediante las flechas dibujadas sobre las órbitas.

De forma inductiva, el siguiente paso sería centrarse en una situación descrita sobre el espacio tridimensional. En general, y en situaciones donde no haya lugar a confusiones, es más fácil trabajar con las órbitas en lugar de las trayectorias de las soluciones ya que recogen esencialmente la misma información utilizando una dimensión menos. No obstante, para $n = 3$, el concepto de órbita es el único de que disponemos para obtener una representación visual del camino recorrido por la solución, ya que al introducir la variable temporal para describir las

en que se define la ecuación diferencial, es decir, basta no considerar, de forma explícita, la variable temporal

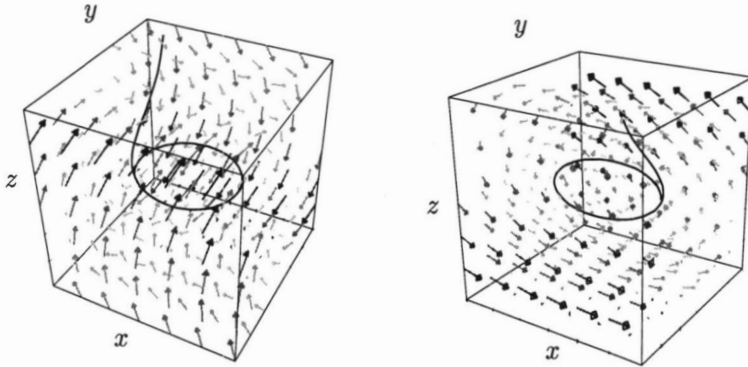


Figura 1.3: Dos aspectos diferentes del campo de velocidades asociado al sistema autónomo tridimensional $x' = 3z$, $y' = x - 4y + 2z$, $z' = -4y + z$. Aparece representada la órbita que sería descrita por una partícula situada inicialmente en $(-1, \frac{11}{8}, \frac{5}{2})$ durante un intervalo de tiempo $-1 \leq t \leq 4$.

trayectorias nos veríamos obligados a realizar representaciones gráficas en \mathbb{R}^4 que resultan, cuando menos, difíciles de imaginar. En la figura 1.3 se recoge una de estas situaciones.

1.3 Sistemas autónomos

De particular interés son las ecuaciones diferenciales ordinarias en las que $f(t, x)$ no depende explícitamente de t : con nuestra interpretación, la velocidad del viento en cada punto no cambia a través del tiempo (por ejemplo, la figura 1.3 para $n = 3$). En este caso, el problema de valores iniciales (1.2) se reduciría a la expresión

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x), \\ x(t_0) = x_0. \end{cases} \quad (1.3)$$

Los sistemas como (1.3) serán llamados *sistemas autónomos*. En realidad, cualquier sistema que se pueda escribir como (1.1) se puede convertir fácilmente en un sistema autónomo sin más que considerar la variable temporal t como una nueva variable espacial y desarrollar a partir de ahí toda la teoría que, al efecto, sea introducida. Bastaría, pues, escribir $x_{n+1} = t$, y el sistema (1.1) resultaría, en forma autónoma, como

$$\begin{cases} \dot{x}_i = f_i(x_{n+1}, x_1, \dots, x_n), & i = 1, 2, \dots, n, \\ \dot{x}_{n+1} = 1. \end{cases}$$

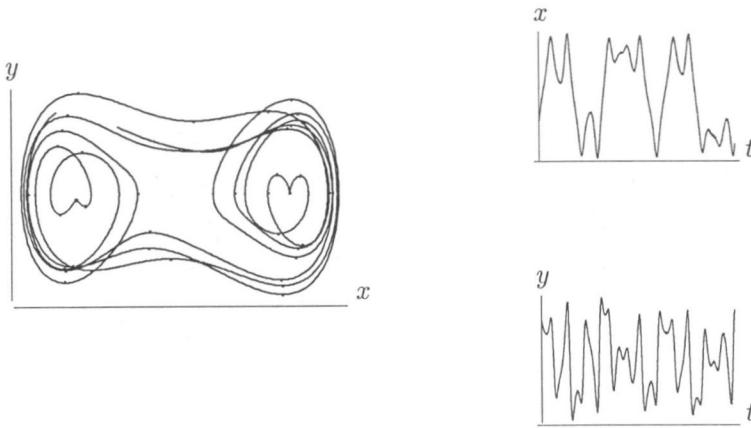


Figura 1.4: Órbita y gráficas correspondientes a las trayectorias de la solución del sistema $\dot{x} = y$, $\dot{y} = 0.3 \cos t - 0.07y + \frac{6}{11} \left(x - \frac{x^3}{6}\right)$, para una condición inicial $x(0) = -1.4$, $y(0) = 1$. La órbita asociada se corta a sí misma, situación imposible en un sistema autónomo.

y tener en cuenta que las órbitas de este sistema son las trayectorias del anterior.

1.3.1 Propiedades de las soluciones

El teorema de existencia y unicidad de solución, enunciado en general para sistemas no autónomos, garantiza que dos trayectorias nunca puedan cortarse. Sin embargo, las órbitas correspondientes sí pueden hacerlo como se observa, por ejemplo en la figura 1.4. Lógicamente, si en nuestro recorrido sobre cada órbita alcanzamos dos veces el mismo punto, lo hacemos con un determinado desfase temporal y no tiene porqué verse obligada la partícula a repetir ese mismo camino de forma periódica una y otra vez: en dicho punto *las trayectorias* se cruzarían.

No obstante, una consecuencia importante generada por los sistemas autónomos es que partículas que parten del mismo punto pero con un intervalo en tiempo entre ellas, recorren exactamente la misma órbita.

Teorema 1.3.1

Supongamos condiciones adecuadas de regularidad en la función f del problema (1.3) para asegurar existencia y unicidad de solución para cada dato inicial (t_0, x_0) a partir del teorema 1.2.2.

Si una partícula B comienza su movimiento, en un punto x_0 del espacio, T segundos más tarde de que lo haya hecho una partícula A , ambas recorren exactamente el mismo camino pero manteniendo un desfase de T segundos.

DEMOSTRACIÓN

Sean $\phi_1(t)$ y $\phi_2(t)$ son dos soluciones del sistema autónomo (1.3) tales que en el instante inicial, en el primer caso, y T segundos más tarde en el segundo, ambas se encuentran en la posición x_0 ; es decir,

$$\phi_1(0) = x_0 \quad \text{y} \quad \phi_2(T) = x_0.$$

Consideremos una nueva función $z(t) = \phi_2(t + T)$. Aplicando la regla de la cadena, tenemos

$$\frac{dz(t)}{dt} = \frac{d\phi_2(t + T)}{dt} = \frac{d\phi_2(t + T)}{d(t + T)} = f(\phi_2(t + T)) = f(z(t)).$$

$$z(0) = \phi_2(0 + T) = x_0$$

Así, $z(t)$ es solución de la ecuación diferencial propuesta en el problema de valores iniciales (1.3). Dado que se verifica también la condición inicial resulta que tanto $\phi_1(t)$ como $z(t)$ son soluciones suyas que han de coincidir en un cierto entorno del origen:

$$\phi_1(t) = z(t) = \phi_2(t + T) \quad \blacksquare$$

Como consecuencia general, podemos deducir que dos órbitas cualesquiera asociadas a un sistema autónomo como (1.3) o bien son siempre coincidentes, o bien son siempre disjuntas.

Definición 1.3.2

Sea $\phi(t)$ una solución del problema de valores iniciales autónomo (1.3).

• Si la función $\phi(t) = x_0$ para todo $t \in \mathbb{R}^+$, entonces x_0 será llamado **punto (nodo) de equilibrio**, o bien punto fijo, estacionario, de reposo... y la función $\phi(t) = x_0$ será la correspondiente **solución de equilibrio**.

• Si la solución del sistema (1.3) verifica una determinada condición de periodicidad, es decir,

$$\begin{aligned} \phi(0) &= \phi(T) = x_0 && \text{para algún } T > 0, \\ \phi(t) &= \phi(t + T) && \text{para } t \in (0, T), \\ \text{pero } &\exists t \in (0, T) && \text{tal que } \phi(t) \neq x_0, \end{aligned}$$

diremos que $\phi(t)$ es una **solución periódica** de la ecuación y llamaremos **período** de dicha solución al menor valor T que verifique la condición antes expuesta.

La trayectoria asociada a los puntos de equilibrio es una función constante. Estos puntos son las órbitas de las soluciones correspondientes y se encontrarán resolviendo el sistema $f(x) = 0$ que nos calcula los puntos de velocidad nula. Si la solución es periódica la trayectoria correspondiente se traducirá como una curva que siempre oscila con la misma amplitud. La órbita asociada es una curva cerrada.

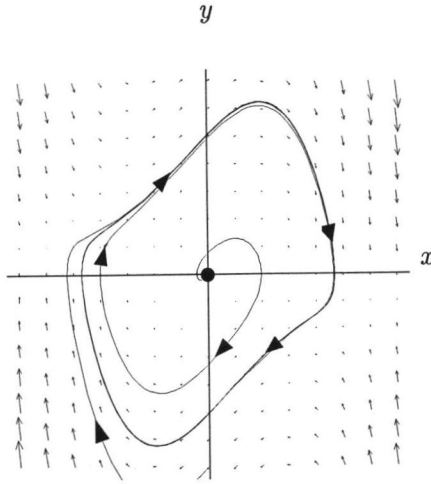


Figura 1.5: *Campo vectorial y algunas órbitas características asociadas al sistema autónomo de ecuaciones $x' = y$, $y' = (1 - x^2)y - x$, conocido como sistema de Van der Pol. Aparecen puntos de equilibrio, trayectorias periódicas y espirales.*

Además, si la solución referida no se ajusta a ninguno de los tipos anteriores siempre podemos, al menos, asegurar que la aplicación $t \mapsto \phi(t)$ es inyectiva, es decir, las órbitas nunca se cortan a sí mismas.

Así pues la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo corresponde, en cualquier caso, a uno de los tres tipos introducidos anteriormente.

En la figura 1.5 aparece representadas diferentes órbitas asociadas a un determinado sistema autónomo, conocido como ecuación de van der Pol, y que recoge todas las posibles soluciones que podemos encontrar.

1.3.2 Sistemas dinámicos

Las propiedades especiales de los flujos que corresponden a sistemas autónomos serán objeto de interés muchas veces en el desarrollo de este trabajo. Por el momento, nos limitaremos a definir el objeto principal de nuestro estudio: qué se entiende por un sistema dinámico.

Supongamos pues $f(x)$ una función C^∞ y $\phi(t, x_0)$ solución del sistema (1.3)⁸.

Consideramos, en este contexto, para cada $t \in \mathbb{R}^+$, la aplicación $x \rightarrow \phi(t, x_0)$

⁸Ya sabemos que, en estos sistemas, dos partículas situadas sobre el mismo punto en distintos instantes recorren siempre el mismo camino. A cada punto $x_0 \in \mathcal{U}$ le corresponde, en consecuencia, una única trayectoria $\{\phi(t; t_0, x_0), t \in I\}$.

definida de \mathbb{R}^n en sí misma (con posibles restricciones en el dominio). Se verifican las siguientes condiciones.

- (i) $\phi(0, x_0) = x_0$.
- (ii) $\phi(t + s, x_0) = \phi(t, \phi(s, x_0))$, para t y s donde ambas aplicaciones estén bien definidas.
- (iii) $\phi(t, x_0)$ es una función C^∞ , para cada t , y su inversa que también es de clase C^∞ , está dada por $\phi(-t, x_0)$.

Definición 1.3.3

Una función de \mathbb{R} en sí mismo, satisfaciendo las tres propiedades antes descritas se denomina un sistema dinámico de clase C^1 en \mathbb{R}^n

1.4 Geometría de flujos: caso unidimensional

Sabemos que, en el caso de un sistema autónomo, el campo de velocidades asociado $f(x)$ se mantiene invariante a lo largo del tiempo. Realizaremos, en esta sección, un análisis de carácter cualitativo de las soluciones a estos sistemas en el caso unidimensional, utilizando ésta y otras de las propiedades antes descritas.

Para empezar, observemos que el espacio de las fases se reduce a una recta (en la que se representarían las órbitas de la solución), mientras que las trayectorias se pueden describir en el plano tx .

Como será habitual en todo lo que sigue, la primera opción que desarrollamos consiste en describir las soluciones de equilibrio de la ecuación y determinar el comportamiento de otras trayectorias a su alrededor. Las distintas posibilidades se pueden agrupar en tan sólo tres situaciones que difieran de forma significativa.

La primera de ellas corresponde a la figura 1.6. En ella, podemos observar tanto diferentes trayectorias correspondientes a algunos datos iniciales, como el diagrama de fases asociado, donde aparecen las líneas de flujo indicando como, a medida que pasa el tiempo, las órbitas de las soluciones aparecen cada vez más cerca del punto de equilibrio P_1 (figura 1.6(a)) o cada vez más alejadas de P_2 (figura 1.6(b)). En la primera situación, diremos que el punto de equilibrio es *estable* y en la segunda, *inestable*.

Otro posible comportamiento de las trayectorias y órbitas alrededor de un punto de equilibrio inestable es el descrito en la figura 1.7(a), las órbitas que comienzan con un valor inferior al del equilibrio, P_3 , se extienden en sentido ascendente hasta “morir” en él, mientras que si nuestro dato inicial corresponde a un punto situado por encima de P_3 , la órbita resulta toda la semirrecta positiva (con origen en dicho punto) y tendemos, en consecuencia, a alejarnos cada vez más del punto de equilibrio.

Recordemos también, figura 1.7(b), que la existencia de puntos de equilibrio no tiene por qué ser un requisito obligado para la ecuación diferencial.

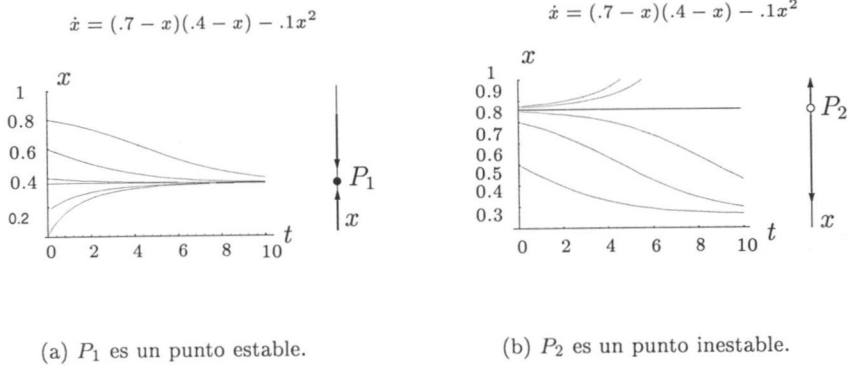


Figura 1.6: Distintos comportamientos de las trayectorias (respectivamente, órbitas) alrededor de las soluciones estacionarias (respectivamente, puntos de equilibrio) para un modelo unidimensional.

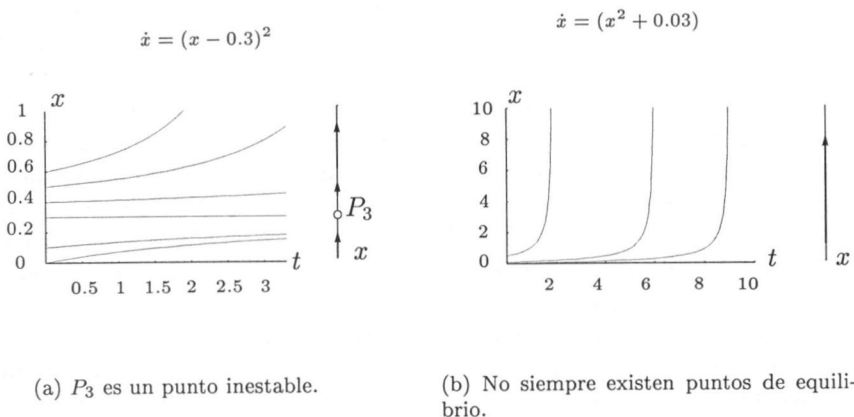


Figura 1.7: Otros comportamientos para trayectorias y órbitas en un modelo unidimensional.

1.5 Sistemas lineales planos

Si analizamos ahora cómo se comporta el flujo, las soluciones de un sistema autónomo en dimensión dos, veremos que la situación es mucho más rica, multiplicándose las posibilidades.

Partimos pues de un sistema general de ecuaciones diferenciales de orden dos y autónomo,

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{dx}{dt} = f(x, y), \\ \dot{y} = \frac{dy}{dt} = g(x, y). \end{cases}$$

Es inmediato observar que, en este caso, las órbitas son curvas sobre el plano de las variables de estado xy , mientras que para las trayectorias deberíamos utilizar una representación en dimensión tres.

Comencemos reduciendo nuestro estudio a la situación más sencilla de resolver: la que involucra a sistemas lineales de ecuaciones.

Consideremos pues el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = ax + by, \\ \dot{y} = cx + dy. \end{cases} \quad (1.4)$$

O bien, escrito en forma matricial

$$\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x} \quad \text{con} \quad A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad \dot{\mathbf{x}} = \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix}$$

La existencia y unicidad de solución para un problema de valores iniciales asociado al sistema (1.4) se deduce, por supuesto, del teorema general 1.2.2. No obstante, el hecho de que las ecuaciones sean lineales proporciona conclusiones aún más restrictivas.

Proposición 1.5.1

1. Las soluciones de un sistema lineal $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ están definidas para cualquier $t \in \mathbb{R}$.

2. (Principio de superposición)

Si $\mathbf{x}_1(t)$ y $\mathbf{x}_2(t)$ son soluciones de (1.4), entonces cualquier combinación lineal $c_1\mathbf{x}_1(t) + c_2\mathbf{x}_2(t)$ es también una solución.

Para determinar, por tanto, una solución general de la ecuación (1.4) me basta conocer dos soluciones particulares *suficientemente diferentes* o, en términos matemáticos, *linealmente independientes*⁹. La independencia de $\mathbf{x}_1(t)$ y $\mathbf{x}_2(t)$ es equivalente al hecho de que el determinante de segundo orden cuyas columnas son dichos vectores es no nulo.

Para trabajar un poco más con esta pareja de soluciones conviene introducir la siguiente definición.

⁹Consúltese [21] o [40] para la formalización matemática de estos conceptos.

Definición 1.5.2

1. Si, en los términos antes descritos, el determinante de la matriz $X(t) \equiv (\mathbf{x}_1(t) \mid \mathbf{x}_2(t))$ es distinto de cero, dicha matriz se denomina **matriz fundamental de soluciones del sistema (1.4)**.
2. Si, además, $X(0) = I$, siendo I la matriz identidad de orden dos, $X(t)$ se llama una **matriz principal de soluciones**.

Proposición 1.5.3 1. Si $X(t)$ es una matriz de soluciones del sistema (1.4) con $\det X(0) \neq 0$, entonces $\det X(t) \neq 0$, $t \in \mathbb{R}$, esto es, $X(t)$ es una matriz fundamental de soluciones.

2. Si $X(t)$ es una matriz fundamental de soluciones, entonces la solución del sistema (1.4) que satisface la condición inicial $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}^0$ viene dada por

$$\phi(t, x_0) = X(t)X(0)^{-1}\mathbf{x}^0. \quad (1.5)$$

Como las soluciones de una ecuación diferencial unidimensional de orden uno se suele describir en términos de la función exponencial¹⁰ introducimos como notación

$$e^{At} \equiv X(t)X(0)^{-1},$$

donde $X(t)$ es cualquier matriz fundamental de soluciones. La expresión (1.5) queda ahora

$$\phi(t, x_0) = e^{At}\mathbf{x}^0,$$

y en consecuencia se establece la identidad $e^{A0} = I$, luego e^{At} es una matriz principal de soluciones de (1.4).

Recogemos, a continuación, algunas de las propiedades más importantes de la matriz e^{At} , explicando de paso la razón de esta notación un tanto *especial* a partir de su analogía con las propiedades de la función exponencial.

Proposición 1.5.4

La matriz e^{At} satisface las siguientes propiedades:

1. $e^{A(t+s)} = e^{At}e^{Bs}$.

2. $[e^{At}]^{-1} = e^{-At}$.

3. $\frac{d}{dt}e^{At} = Ae^{At} = e^{At}A$.

4. $e^{At} = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{1}{n!} A^n t^n = I + At + \frac{1}{2!} A^2 t^2 + \dots$

¹⁰Consúltense [40] o el segundo volumen de [21], por ejemplo.

A pesar de las coincidencias entre esta función exponencial *matricial* y la función exponencial *escalar*, hay también ciertas diferencias. Por ejemplo, no es cierto en general que $e^{At} \cdot e^{Bt} \neq e^{(A+B)t}$, aunque si las matrices A y B conmutan ($AB = BA$) sí es cierta dicha igualdad.

Este último resultado proporciona una herramienta para el cálculo de una matriz principal de soluciones del sistema (1.4) y, en consecuencia, la determinación de todas las trayectorias. Desgraciadamente, la serie de potencias que la define no es realizable salvo para matrices de coeficientes, A , con una estructura muy particular y que estudiaremos en el próximo apartado. No obstante, estos sistemas *especiales*, conocidos como *sistemas canónicos* o *sistemas en forma canónica normal de Jordan*¹¹, tienen un papel esencial en la teoría de sistemas lineales.

1.5.1 Sistemas lineales en forma canónica normal de Jordan

Son tres estas estructuras particulares que permiten una resolución inmediata de las ecuaciones y , en consecuencia, la determinación del comportamiento de las órbitas en un entorno del origen (punto de equilibrio).

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{pmatrix},$$

donde λ_1 , λ_2 , α y β son, necesariamente números reales y distintos de cero— aunque el caso $\alpha = 0$ sí está permitido.

¿Cuáles serían las soluciones asociadas a sistemas del tipo (1.4) cuyas matrices de coeficientes se corresponden con una de estas expresiones?.

Matrices diagonales

En esta situación λ_1 y λ_2 son, necesariamente, distintos de cero. El sistema diferencial (1.4) asociado a una matriz de este tipo se escribiría

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

La determinación de una matriz principal de soluciones a partir de su expresión en serie de potencias es fácil ya que las sucesivas potencias A vienen descritas por la fórmula

$$A^n = \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix}$$

¹¹Marie Ennemond Camille Jordan (1838-1922), matemático francés recordado fundamentalmente en la actualidad por su trabajo en el Álgebra (formas normales de Jordan para matrices) y la Teoría de grupos. En el área de la topología también son varias sus aportaciones, entre ellas demostró que un resultado muy intuitivo pero de complicada prueba: que cualquier curva simple divide el plano exactamente en dos regiones. También generalizó criterios de convergencia de las series de Fourier.

y, al reconocer las series que aparecen, podemos determinar

$$e^{At} = \begin{pmatrix} e^{\lambda_1 t} & 0 \\ 0 & e^{\lambda_2 t} \end{pmatrix}$$

y, por tanto la solución calculada con un dato inicial concreto (x_0, y_0) , resulta

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 e^{\lambda_1 t} \\ y_0 e^{\lambda_2 t} \end{pmatrix}$$

Para obtener las órbitas ligadas a estas soluciones de forma explícita debemos eliminar el parámetro t de esas dos ecuaciones y, de este modo, conseguir una expresión que relaciona las variables x e y en función del dato inicial. Dividiendo, entonces, término a término, y haciendo operaciones, obtenemos la expresión

$$\left(\frac{x}{x_0}\right)^{\frac{1}{\lambda_1}} = \left(\frac{y}{y_0}\right)^{\frac{1}{\lambda_2}}.$$

O, lo que es lo mismo, la ecuación que describe los puntos de la órbita viene dada por

$$y = y_0 \left(\frac{x}{x_0}\right)^{\frac{\lambda_2}{\lambda_1}}.$$

Estudiemos ahora, en los distintos casos que se nos pueden presentar, el carácter cualitativo de dichas curvas fijándonos, especialmente, en su comportamiento asintótico (esto es, una vez que han transcurrido tiempos considerables).

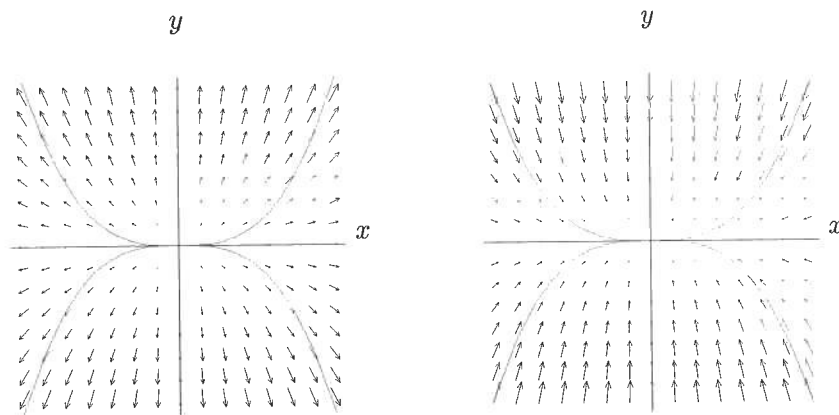
- Supongamos que $\text{signo}(\lambda_1) = \text{signo}(\lambda_2)$ y que, además, dicho signo es positivo ($0 < \lambda_1 < \lambda_2$). Entonces, todas las soluciones tienden a “escaparse” a medida que pase el tiempo, $t \rightarrow \infty$. Un posible diagrama de fases para esta situación podría ser el marcado en la figura 1.8(a). Es fácil comprobarlo sin más que elegir varios puntos de inicio de movimiento, situados sobre las partes positiva y negativa de los ejes X e Y , o sobre cada uno de los cuadrantes.

Este tipo de comportamiento de las órbitas alrededor del punto de equilibrio, determina que se le denomine *nodo de tipo I inestable*, *nodo inestable* o, simplemente, *fuelle*¹².

Si, por el contrario, suponemos los dos valores son negativos, $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$, la situación planteada es similar como se observa en la figura 1.8(b). La única observación reseñable es que las soluciones tienden a *caer* en el origen a medida

¹²La solución de un sistema de este tipo es fácil de calcular sin hacer uso de la teoría que acabamos de desarrollar, ya que las ecuaciones que forman el sistema están desacopladas y se pueden resolver una a una separando las variables.

¹³Nótese que utilizamos términos referentes a la estabilidad o inestabilidad de los puntos de equilibrio a pesar de que aún no hemos introducido definiciones formales de estos conceptos. No obstante, es fácil conseguir una visión intuitiva de su significado. A tal efecto, consideraremos que un punto de equilibrio es inestable cuando existe al menos una órbita a su alrededor que se recorre de forma que una partícula tienda a escaparse hacia el infinito, alejándose de forma indefinida del punto. En otro caso, el punto de equilibrio es estable.



(a) Para el sistema de ecuaciones $x' = x$, $y' = 3y$, el origen es un *nodo inestable tipo I o fuente*.

(b) En cambio, por el comportamiento de las órbitas alrededor del $(0,0)$ para el sistema $x' = -x$, $y' = -3y$, se dice que el punto de equilibrio es un *nodo estable tipo I o sumidero*.

Figura 1.8: *Diagramas de fases asociado a sistemas lineales planos con autovalores reales, distintos y del mismo signo.*

que pasa el tiempo. Debido a este comportamiento, el punto de equilibrio recibe el nombre de *nodo estable o sumidero*.

- Otra posibilidad, en la situación descrita, consiste en que los elementos de la diagonal tengan signos distintos (por ejemplo, y para fijar ideas, $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$) entonces las órbitas de las soluciones se reducen a curvas que, si el dato inicial está en el primer cuadrante, tienden a acercarse al “punto” $(+\infty, 0^+)$ del plano de fases. Un razonamiento análogo podemos hacerlo situando el punto origen del movimiento en el segundo, tercer y cuarto cuadrante, respectivamente. Cabe también destacar que el camino seguido por puntos situados inicialmente sobre los ejes de coordenadas es cualitativamente diferente ya que aunque la dirección de movimiento para ambos sea la propia recta, el situado sobre el eje de abscisas se aleja del origen, mientras que si comenzamos con una partícula en el eje de ordenadas, ésta tenderá a acercarse a dicho punto. La figura 1.9 ilustra el comportamiento de las órbitas en un entorno del punto de equilibrio en este caso.

Como se observa, no *todas* las trayectorias se acercan o se alejan del origen. Diremos, pues, en esta situación que el $(0,0)$ es un *nodo inestable* que recibe el nombre de *punto de silla*.

Análogamente razonaríamos para $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ con los cambios en el sentido de recorrido de las órbitas que correspondan.

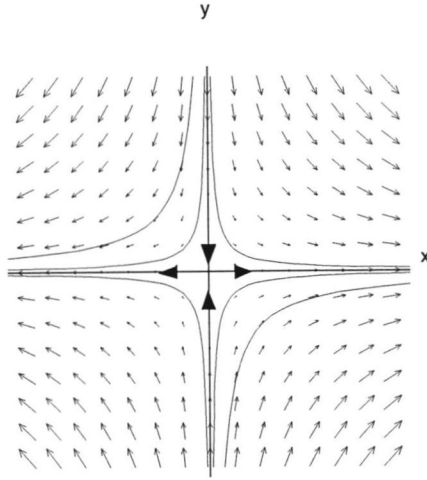


Figura 1.9: Diagrama de fases para el sistema $x' = x, y' = -y$, que corresponde a dos autovalores reales, no nulos pero de signos contrarios. En este caso el origen recibe el nombre de *nodo inestable* o *punto de silla*.

• ¿Y si los λ_1 y λ_2 son números reales e iguales?. En este caso las órbitas ligadas a las soluciones no son curvas sino rectas, tal y como aparece recogido en la figura 1.10.

$$y = \frac{y_0}{x_0}x.$$

El origen recibe ahora el nombre de *nodo estrella* estable o inestable, para $\lambda < 0$ o $\lambda > 0$ respectivamente.

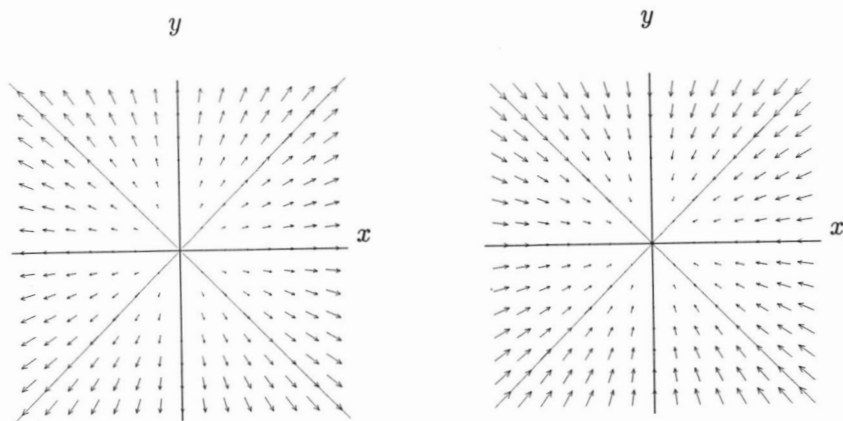
Matrices triangulares

Supongamos ahora que la matriz de coeficientes ligadas al sistema (1.4) corresponde a la forma normal de Jordan

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ & \lambda \end{pmatrix}$$

Para determinar cuál es la matriz de soluciones e^{At} , escribimos primero A como suma de dos matrices que conmutan.

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ & \lambda \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$



(a) Diagrama de fases del sistema de ecuaciones $x' = 2x$, $y' = 2y$ correspondiente a dos autovalores iguales y positivos en \mathbb{R} , asociados a una forma de Jordan diagonalizable. El origen recibe el nombre de *nodo estrella inestable*.

(b) El sistema de ecuaciones $x' = -2x$, $y' = -2y$, ilustra el mismo ejemplo pero para autovalores iguales y negativo. El $(0, 0)$ será pues un punto de equilibrio del tipo *nodo estrella estable*.

Figura 1.10: Diagramas de fases asociado a sistemas lineales planos con autovalores reales, iguales y del mismo signo que se escriben a partir de una matriz diagonal.

Al calcular las sucesivas potencias de esta suma, utilizando el desarrollo en serie a que antes hacíamos referencia, podemos escribir

$$e^{At} = e^{\lambda t} \begin{pmatrix} 1 & t \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

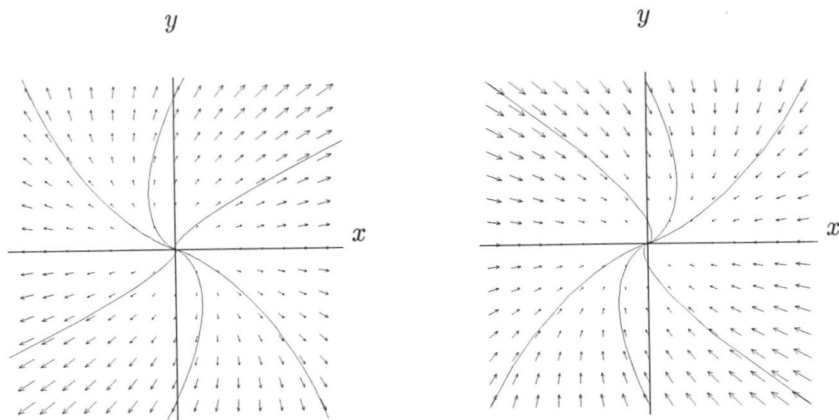
Las soluciones correspondientes a un dato inicial (x_0, y_0) serán pues¹⁴

$$\begin{cases} x(t) = y_0 e^{\lambda t} \\ y(t) = (y_0 t + x_0) e^{\lambda t} \end{cases}$$

Para determinar el comportamiento de las órbitas de estas soluciones estudiamos la relación entre las variables de estado.

Ahora hay una única órbita que se reduzca a una recta $y = 0$, la que corresponde a valores iniciales situados ella misma. El factor $te^{\lambda t}$ modifica las soluciones obtenidas alrededor del punto de equilibrio respecto al caso anterior.

¹⁴En realidad, y como en el caso anterior, estas soluciones se pueden determinar resolviendo la primera ecuación de las que conforman el sistema y sustituyendo el resultado en la segunda.



(a) Diagrama de fases para el sistema plano $x' = 2x + y$, $y' = 2y$, esto es, autovalores reales, positivos e iguales asociados a una forma de Jordan no diagonalizable. El punto de equilibrio recibe el nombre de *nodo inestable tipo II* o, simplemente, *nodo degenerado inestable*.

(b) Análogamente, el sistema de ecuaciones $x' = -2x + y$, $y' = -2y$, o sea, la misma situación pero ligada a una forma de Jordan no diagonalizable. El $(0, 0)$ es, en este caso, un *nodo degenerado estable*.

Figura 1.11: Diagramas de fases asociado a sistemas lineales planos con autovalores reales, iguales y del mismo signo que se escriben a partir de una matriz no diagonal.

Las órbitas que se obtendrían son las marcadas en la figura 1.11(a). Decimos, en esta situación, que el origen es un *nodo del tipo II*, o *nodo degenerado* o *nodo de carácter impropio*. Las órbitas se recorrerán acercándose o alejándose del punto de equilibrio en función del signo, negativo o positivo, del autovalor asociado.

Matriz “compleja”

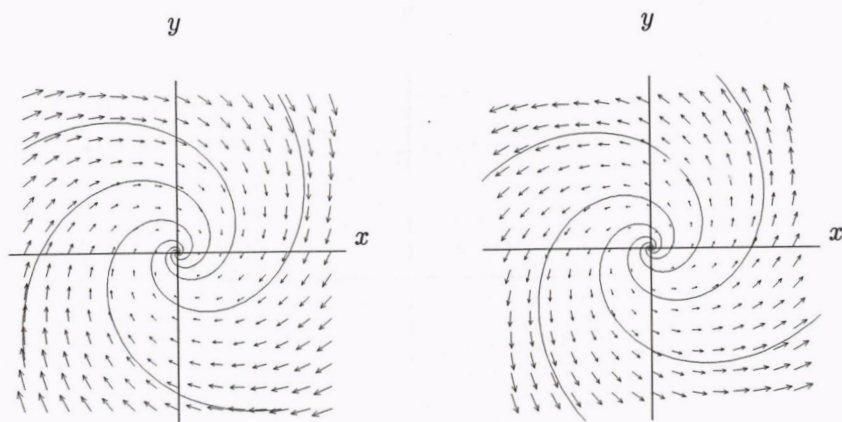
Si

$$\begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{pmatrix}, \quad e^{At} = e^{\alpha t} \begin{pmatrix} \cos \beta t & \text{sen } \beta t \\ -\text{sen } \beta t & \cos \beta t \end{pmatrix}.$$

El cálculo de esta matriz principal de soluciones del sistema¹⁵ se realiza, como antes, escribiendo A como suma de dos matrices que conmutan

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

¹⁵En la próxima sección quedará claro el por qué de esta nomenclatura.



(a) Diagrama de fases del sistema de ecuaciones diferenciales $x' = x + 2y$, $y' = -2x + y$, que corresponde autovalores complejos, con parte real positiva. Se trata de un *foco estable* o *espiral de carácter inestable*.

(b) En cambio, si los autovalores son números complejos con parte real negativa, como ocurre en el sistema de ecuaciones diferenciales $x' = -x + 2y$, $y' = -2x - y$, el $(0, 0)$ resultará un *foco estable* o *espiral estable*.

Figura 1.12: Situaciones asociadas a la presencia de autovalores complejos de parte real no nula.

y operando hasta reconocer los desarrollos en serie de potencias de las funciones senos y cosenos, en términos de los cuales se puede expresar la matriz exponencial antes escrita.

- Si $\alpha \neq 0$ las soluciones presentan un carácter oscilatorio alrededor del origen, pero la distancia a éste se ve modificada por la función exponencial, originando espirales que se acercan al $(0, 0)$ si $\alpha > 0$, como aparece recogido en la figura 1.12(b). Se tratará entonces de un *foco* o *espiral de carácter inestable*.

Por el contrario, en la figura 1.12(a), observamos cómo se alejan del $(0, 0)$ cuando $\alpha < 0$. Por tanto, se tratará de un *foco* o *espiral estable*.

- Si $\alpha = 0$ las soluciones ahora son de carácter oscilatorio, periódicas, manteniendo siempre una distancia acotada al origen. Las órbitas serán, por tanto, circunferencias (figura 1.13). Este comportamiento determina que el origen sea un punto de equilibrio estable y que reciba el nombre de *centro*.

1.5.2 Reducción a formas canónicas

Hemos estudiado cómo se comportan las soluciones (o las órbitas) de un sistema de ecuaciones lineal cuando la matriz de coeficientes se escribe en una de las tres formas a las que antes nos hemos referido. Pero, ¿qué ocurre cuando A

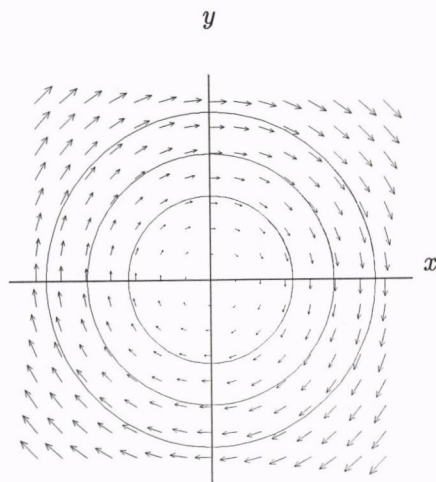


Figura 1.13: Diagrama de fases asociado a $x' = y$, $y' = -x$ que corresponde a la presencia de autovalores complejos y conjugados, con parte real nula. El origen, entonces, es un punto de equilibrio que recibe el nombre de centro.

no corresponde a una de estas estructuras?. Veamos primero cómo afecta un cambio lineal de variables a la matriz de soluciones del sistema (1.4).

Sea P una matriz de orden dos invertible y consideramos el cambio de variables $\mathbf{y} = P^{-1}\mathbf{x}$. En las nuevas coordenadas, el sistema se escribiría ahora

$$\dot{\mathbf{y}} = P^{-1}AP\mathbf{y}.$$

También es inmediato determinar cómo afecta este cambio a la matriz exponencial de soluciones.

$$\mathbf{x}(t) = P\mathbf{y}(t) = Pe^{P^{-1}APt}\mathbf{y}^0 = (Pe^{P^{-1}APt}P^{-1})\mathbf{x}^0$$

En consecuencia,

$$e^{At} = Pe^{P^{-1}APt}P^{-1},$$

y multiplicando por P^{-1} a la izquierda y por P a la derecha, obtenemos la fórmula

$$e^{P^{-1}APt} = P^{-1}e^{At}P.$$

La idea fundamental con la que seguiremos nuestro análisis consiste en resolver en lugar del sistema original, otro *equivalente* a él de forma que las soluciones de uno de ellos pueden transformarse en las del otro por medio de una transformación lineal e invertible.

Definición 1.5.5

Un número λ , real o complejo, es un **autovalor** de la matriz A si hay un vector no nulo, real o complejo, tal que $Av = \lambda v$. El vector v recibe el nombre de **autovector** de A asociado al autovalor λ ¹⁶.

Teorema 1.5.6

Sea A una matriz real de orden dos. Entonces existe una matriz P real e invertible tal que $P^{-1}AP = J$, y J corresponde a una de las siguientes matrices en forma normal de Jordan:

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{pmatrix},$$

donde $\lambda_1, \lambda_2, \lambda$ y β son, necesariamente números reales y distintos de cero.

La última de las expresiones corresponde, necesariamente, a la presencia de dos autovalores complejos y conjugados de la forma $\alpha \pm \beta i$.

Si existe pues una transformación lineal e invertible, el carácter de las soluciones se mantiene. En la figura 1.14 podemos estudiar esta equivalencia para los sistemas de ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 3x + 6y \\ \frac{dy}{dt} = -3x - 3y \end{cases} \quad \text{y} \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = 3y \\ \frac{dy}{dt} = -3x \end{cases}$$

esto es, un sistema lineal y el que le corresponde escrito en forma normal de Jordan, para el caso concreto de soluciones ligadas a un centro. Las órbitas que aparecen dibujadas corresponden a los mismos datos iniciales para ambos sistemas. Vemos que la *deformación* de dichas órbitas consiste tan sólo en *comprimir* o *estirar* las líneas: éste es el efecto de las transformaciones lineales.

Para calcular esta matriz de Jordan tenemos que determinar sus autovalores. Éstos se calculan como las raíces del llamado polinomio característico,

$$\det(A - \lambda I) = 0.$$

En el caso bidimensional, con matriz de coeficientes del sistema $\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$, el polinomio característico resulta ser

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0,$$

¹⁶La cualidad de las soluciones no se ve alterada al utilizar una base de vectores del plano que nos permitirá escribir la matriz de coeficientes del sistema en forma de Jordan. En las referencias [4] o [21] podemos encontrar el análisis algebraico adecuado para determinar la matriz de Jordan asociada a una dada, así como el subespacio vectorial generado por los vectores propios y la relación existente entre ambas matrices.

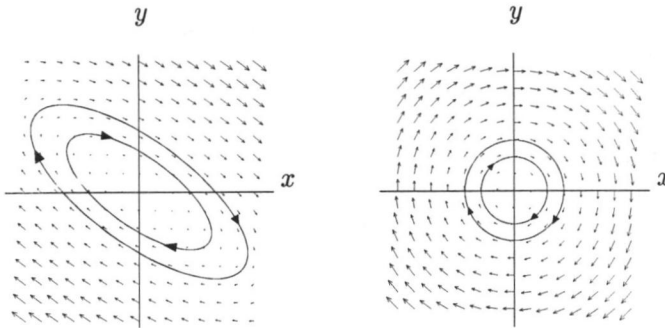


Figura 1.14: Comparamos el efecto de una transformación lineal sobre una forma canónica de Jordan asociada a un centro.

o, lo que es lo mismo, si $\text{tr } A$ representa la traza de la matriz y $\det A$, su determinante¹⁷

$$\lambda^2 - \text{tr } A \lambda + \det A = 0.$$

Los autovalores se asocian pues a la fórmula

$$\frac{1}{2}(\text{tr } A \pm \sqrt{\Delta}),$$

donde Δ , corresponde al discriminante de esa ecuación de segundo grado y tiene la expresión

$$\Delta = (\text{tr } A)^2 - 4 \det A.$$

De estos resultados podemos deducir que los autovalores reales corresponden a matrices que satisfacen la desigualdad $\Delta \geq 0$. Los que poseen parte real negativa han de verificar que $\text{tr } A < 0$. Si $\det A$ es negativo, necesariamente los dos autovalores son reales y con signos opuestos.

Un resumen de la clasificación de todas las posibilidades de comportamiento para las órbitas alrededor del origen en sistemas lineales cuyo determinante es distinto de cero se recoge en la figura 1.15.

1.5.3 Sistemas no hiperbólicos

Cuando los autovalores asociados a un sistema lineal tienen parte real no nula, o lo que es lo mismo determinante distinto de cero, dicho sistema recibe el nombre de sistema **hiperbólico**. Pero, ¿qué ocurre si el origen no es el único punto de

¹⁷Es un resultado conocido del Álgebra Lineal que estos dos conceptos son invariantes bajo transformaciones lineales. Así pues la traza, $\text{tr}(A) = a + c$, se puede definir como la suma de los autovalores de la matriz y el determinante, $\det A = ad - bc$, como el producto de ellos. Estos resultados son válidos para matrices de orden n .

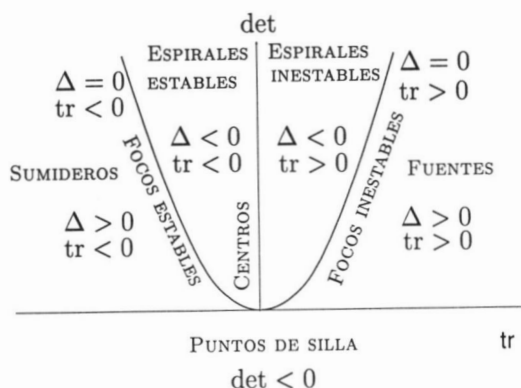


Figura 1.15: Resumen de la dependencia del plano de fases de un sistema lineal autónomo plano de la traza y el determinante de la matriz.

equilibrio del sistema de ecuaciones?. En ese caso, $\det(A) = 0$, el sistema no es hiperbólico, y aparece toda una recta de puntos de equilibrio.

Con esa condición podemos asegurar que, al menos, uno de los autovalores va a ser nulo. Distinguiamos entonces cuatro posibilidades distintas.

Teorema 1.5.7

Si la matriz de coeficientes del sistema (1.4) tiene al menos un autovalor con parte real nula, entonces dicho sistema es equivalente a uno de los que aparecen asociados a las siguientes matrices:

$$(a) \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

$$(c) \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

$$(b) \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

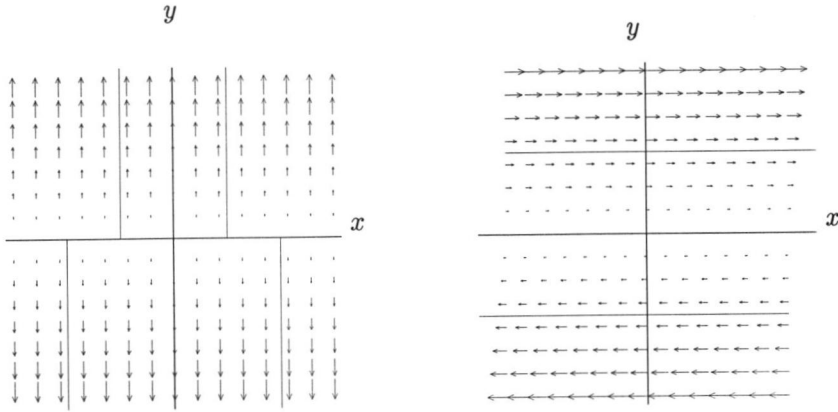
$$(d) \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

- Si $A = \Theta$, o sea, la matriz tiene todos sus elementos nulos, entonces todos los puntos son puntos estacionarios y el sistema describe un estado de equilibrio absoluto.

- La segunda y la tercera posibilidad corresponde al caso de que exista un autovalor que sea distinto de cero, negativo, y que podamos determinar un autovector para cada uno de los autovalores de dicho sistema. En ese caso, el sistema diferencial (1.4) se reduce a la ecuación

$$y' = \lambda y$$

con lo que los puntos de equilibrio quedan todos recogidos en la recta $y = 0$ y la órbita descrita en el plano de fases por una partícula situada inicialmente en el punto (x_0, y_0) queda incluida en la recta $x = x_0$. Además, como tenemos que



(a) Flujo o diagrama de fases correspondiente a $x' = 0$, $y' = y$, esto es, a una matriz diagonalizable con un único autovalor no nulo $\lambda = 1 > 0$.

(b) Diagrama de fases correspondiente a un sistema cuyos autovalores son nulos y sólo aparece asociado a ellos un autovector.

Figura 1.16: *Diagramas de fases correspondientes a sistemas no hiperbólicos. El punto de equilibrio no está aislado.*

$y = y_0 e^{\lambda t}$, nos movemos alejándonos, o acercándonos (si $\lambda < 0$), a la recta de puntos de equilibrio, tal y como aparece en la figura 1.16(a).

- La última posibilidad corresponde a la presencia de dos autovalores nulos pero con un único autovector asociado. El diagrama de fases asociado viene representado en la figura 1.16(b).

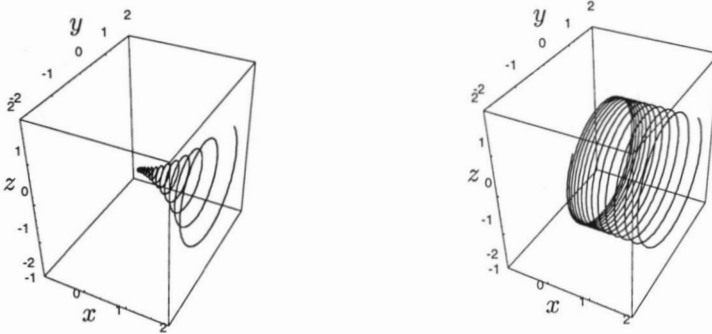
No incluimos, para que la extensión no resulte excesiva, la demostración de todos los teoremas y proposiciones que hemos enunciado en esta sección. Todas ellas se pueden encontrar en [17].

1.6 Sistemas lineales autónomos de dimensión n

En el caso más general de un sistema autónomo en el que la función f sea una función lineal en la variable $x = (x_1, \dots, x_n)$,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n \\ \vdots \\ \dot{x}_n = a_{n1}x_1 + \dots + a_{nn}x_n \end{cases}$$

podremos utilizar, tras la elección de una base de \mathbb{R}^n , la notación matricial.



(a) $x' = -\frac{x}{2}$, $y' = -y + 20z$, $z' = -20y - z$, con dato inicial $x(0) = 2$, $y(0) = 1$, $z(0) = 1$.

(b) $x' = -\frac{x}{2}$, $y' = 20z$, $z' = -20y$, con dato inicial $x(0) = 2$, $y(0) = 1$, $z(0) = 1$.

Figura 1.17: Distintas posibilidades para el comportamiento de las órbitas alrededor del origen, como punto de equilibrio, para un sistema tridimensional.

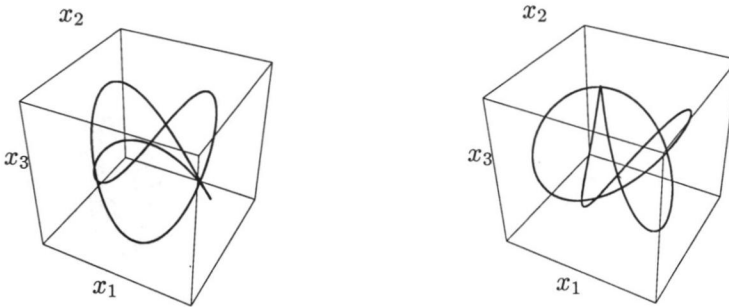
$$\dot{x} = Ax$$

donde $A = (a_{ij})_{n \times n}$ es una matriz de coeficientes constantes.

Es siempre posible la obtención de la solución de cualquier sistema diferencial lineal a partir de la matriz exponencial del sistema ya que todos los resultados a los que nos hemos referido en la sección anterior pueden ser generalizados y continúan siendo válidos para matrices (por tanto, sistemas de ecuaciones diferenciales) de orden n . A pesar de ello, hemos indicado que no nos va a interesar su cálculo analítico sino el carácter cualitativo de esas órbitas. Para ello, ya hemos señalado que se comienza con la determinación de los puntos de equilibrio. El origen continúa siendo siempre una solución de tipo estacionario. No obstante, si la dimensión del sistema es superior a dos, la riqueza y la cantidad de posibilidades que nos van a aparecer hacen muy complicada una clasificación sistemática del origen como punto de equilibrio en función del comportamiento de las órbitas a su alrededor.

En la figura 1.17 aparecen recogidas algunas de las muchas posibilidades para el comportamiento de las órbitas alrededor del punto de equilibrio en un sistema tridimensional.

Si el sistema tiene dimensión superior a tres, como el de la figura 1.18, ni las trayectorias ni las órbitas se pueden "dibujar". En ese caso, para tener una idea gráfica de las órbitas podemos representar sus proyecciones en cada uno de los subespacios de dimensión tres que conforman el espacio de fases total.



(a) Proyección sobre el subespacio $x_1x_2x_3$.

(b) Proyección sobre el subespacio $x_2x_3x_4$.

Figura 1.18: Algunas proyecciones sobre subespacios tridimensionales de la órbita del sistema $x'_1 = 2x_2$, $x'_2 = -2x_1$, $x'_3 = 3x_4$, $x'_4 = -3x_3$ que satisface la condición inicial $x_1(0) = 1$, $x_2(0) = 1$, $x_3(0) = 1$ y $x_4(0) = 1$.

1.7 Comportamiento local de las soluciones para sistemas autónomos no lineales

Hasta ahora hemos hecho el análisis de los puntos de equilibrio y su clasificación atendiendo a un sistema autónomo lineal de orden dos. No obstante, pretendemos en esta sección estudiar el comportamiento de las soluciones de un sistema general del tipo (1.3). Aunque trabajaremos, de forma habitual, en dimensión dos, estableceremos todos los resultados que seguirán en las próximas secciones de este capítulo para un caso n dimensional.

Partimos, por tanto, de la ecuación

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad (1.6)$$

donde recordemos que x denota un vector n -dimensional cuyas componentes son las n variables de estado del sistema y f es asimismo una función vectorial con n componentes.

Supongamos también que x_0 es la órbita asociada a una solución estacionaria del sistema (1.6). Queremos determinar el comportamiento de las órbitas alrededor de dicho punto.

Si f es lineal, tenemos resuelto el problema. Si no lo es, podemos considerar en lugar de $f(x)$, la expresión obtenida al aplicar la fórmula de Taylor a dicha función en un entorno de x_0 —suponemos las condiciones de regularidad suficientes para ello.

$$f(x) = f(x_0) + Df(x_0)(x - x_0) + D^2f(x_0)(x - x_0)^2 + \dots$$

Para que la aproximación sea de carácter lineal, truncamos ese desarrollo infinito eliminando los términos de orden superior a la unidad.

$$f(x) = f(x_0) + Df(x_0)(x - x_0)$$

Utilizando el hecho de que x_0 es un punto de equilibrio del sistema, $f(x_0) = 0$, y efectuando un cambio de variables—una traslación de ejes—para situar el origen del sistema de coordenadas sobre el punto de equilibrio x_0 , podemos escribir el sistema lineal

$$\frac{dx}{dt} = Df(x_0)x, \quad (1.7)$$

donde, para facilitar la notación, seguimos llamando x al vector de variables de estado una vez realizado el cambio. Esta ecuación recibe el nombre de *ecuación variacional*. La matriz de este sistema $Df(x_0)$ no es más que la matriz de las derivadas de primer orden, *matriz jacobiana*, de la función $f(x)$, calculada en el punto x_0 .

Cabría preguntarnos cuándo esta linealización del sistema original tiene sentido, esto es, si es de alguna forma *equivalente* clasificar el x_0 en (1.6) a clasificar el origen en (1.7). La respuesta la ofrece el siguiente teorema, cuya demostración podemos encontrar en [18] o en [2].

Teorema 1.7.1 (de Hartman-Grobman¹⁸)

Si, en las condiciones anteriores, $\det[Df(x_0)] \neq 0$ y $Df(x_0)$ no tiene autovalores con parte imaginaria nula, entonces existe un homeomorfismo h definido en algún entorno V de x_0 y con valores en \mathbb{R}^n , que transforma las órbitas de la ecuación (1.6) en las órbitas de (1.7). Este homeomorfismo puede ser elegido de forma que conserve el sentido de las órbitas y la parametrización del tiempo.

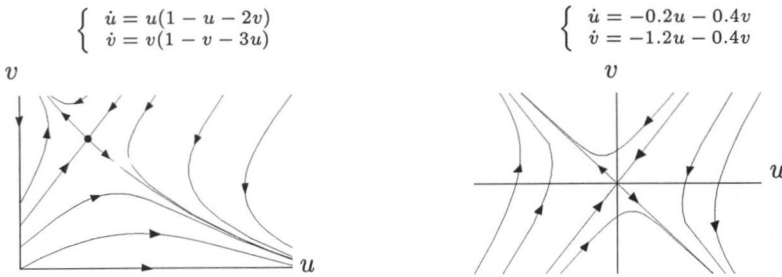
O lo que es lo mismo, el comportamiento de las trayectorias (o de las órbitas) del sistema linealizado (1.7) en un entorno pequeño del origen tiene el mismo carácter que el comportamiento de las trayectorias (las órbitas) en un entorno pequeño de x_0 siempre que el cero no sea un centro en el sistema (1.7).

No entramos a considerar en profundidad la equivalencia entre sistemas de ecuaciones¹⁹. En todo caso, la figura 1.19 ilustra este concepto de equivalencia comparando las órbitas que rodean un punto de silla situado en el valor de equilibrio (0.2, 0.4) en el sistema de ecuaciones no lineal,

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1 - u - 2v), \\ \frac{dv}{dt} = v(1 - u - 3v), \end{cases}$$

¹⁸Este teorema de linealización fue enunciado por Grobman en 1959 y formalizado por Hartman en 1964.

¹⁹Véase, por ejemplo, [17].



(a) Para el sistema de ecuaciones no linealizado el $(0.2, 0.4)$ es un punto de silla.

(b) Para el correspondiente sistema linealizado, el origen es también un punto de silla.

Figura 1.19: *Sistemas linealizados y no linealizados equivalentes.*

y las que corresponden al origen en el sistema lineal cuya matriz de coeficientes es la matriz jacobiana particularizada en dicho punto de equilibrio.

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2u - 2v & -2u \\ -3v & 1 - 2v - 3u \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{cases} \frac{du}{dt} = -0.2u - 0.4v, \\ \frac{dv}{dt} = -1.2u - 0.4v. \end{cases}$$

Observemos que ambos valores de equilibrio son puntos de silla.

Si la matriz jacobiana tiene autovalores imaginarios puros o con parte real nula, como ocurre con la ecuación

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u^2 + uv - 7v \\ \frac{dv}{dt} = u^2 + uv - 4v, \end{cases}$$

cuyo diagrama de fases aparece ahora recogido en la figura 1.20, no estamos en las hipótesis del teorema con lo que, utilizando éste, no podríamos deducir nada. De hecho, el único punto de equilibrio que aparece es el origen y la matriz de coeficientes ligada a la linealización del sistema alrededor de dicho punto

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 2u + v & u - 7 \\ 2u + v & u - 4 \end{pmatrix}, \quad J(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & -7 \\ 0 & -4 \end{pmatrix}$$

tiene como autovalores $\lambda_1 = 0$ y $\lambda_2 = -4$. El teorema 1.7.1 es inútil en este caso y, sin embargo, la representación directa de las órbitas en torno al punto de equilibrio, nos permite clasificarlo como un nodo de carácter inestable, del tipo punto de silla—hay órbitas que *entran* en el punto y otras que *salen*. El

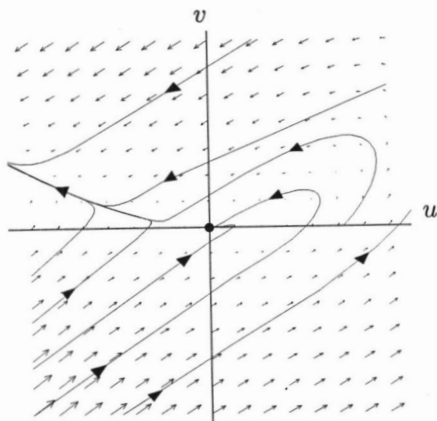


Figura 1.20: El teorema de Hartman-Grobman ofrece una condición suficiente, no necesaria.

teorema señala pues una condición suficiente aunque no necesaria: si el punto de equilibrio del sistema original es un punto de silla, el correspondiente al sistema linealizado *no tiene por qué* mantener este comportamiento.

1.8 Estabilidad de las soluciones

Aunque hemos hablado de puntos de equilibrio estables e inestables, en realidad aún no hemos definido exactamente qué se entiende por estabilidad de una solución de un sistema de ecuaciones diferenciales.

Supongamos, pues, $\phi(t; t_0, x_0)$ una solución del problema de valores iniciales (1.1) que está definida para todo $t \geq t_0$.

Definición 1.8.1

Diremos que $\phi(t; t_0, x_0)$ es una **solución estable** si para todo $\varepsilon > 0$ existe un $\delta > 0$ tal que, si $|x'_0 - x_0| < \delta$, $\phi(t; t_0, x'_0)$ existe, está definida para $t \geq t_0$ y verifica que $|\phi(t; t_0, x'_0) - \phi(t; t_0, x_0)| < \varepsilon$ para $t \geq t_0$.

Si la solución no verifica esta condición se dice que es **inestable**, es decir, si existe un $\varepsilon > 0$ tal que para cada $\delta > 0$ es posible encontrar un x'_0 tal que $|x'_0 - x_0| < \delta$ pero $|\phi(t_1; t_0, x'_0) - \phi(t_1; t_0, x_0)| \geq \varepsilon$, para algún $t_1 > t_0$.

Asimismo, diremos que $\phi(t; t_0, x_0)$ es **asintóticamente estable** si es estable y, además, existe un $\eta > 0$ tal que $\lim_{t \rightarrow \infty} |\phi(t, t_0, x'_0) - \phi(t, t_0, x_0)| = 0$ cuando $|x'_0 - x_0| < \eta$.

Un punto de equilibrio (recuérdese que un punto de equilibrio no es sino

una solución constante de la ecuación diferencial) es asintóticamente estable si cualquier órbita que comience cerca se aproxima al punto fijo a medida que pasa el tiempo. Cabe pues introducir el concepto, equivalente al anterior, de estabilidad de puntos fijos o estabilidad en el sentido de Lyapunov²⁰.

Definición 1.8.2

1. Un punto fijo x_0 del sistema (1.3) se llamará estable si, para cualquier entorno N de x_0 , existe N' , $N \subset N'$, tal que cualquier órbita que pase por N' permanece en N a medida que t aumenta.
2. Un punto fijo x_0 del sistema (1.3) se llamará asintóticamente estable si es estable y existe un entorno N de x_0 tal que cualquier órbita que pase por N se acerca a x_0 cuando $t \rightarrow \infty$.
3. De un punto fijo del sistema (1.3) que no es estable, se dirá que es inestable.

El estudio directo de la estabilidad de una solución conlleva en la práctica el conocimiento de ésta. Por tanto, sería deseable conocer ciertos resultados que permitan realizar dicho estudio sin el conocimiento a priori de la solución.

Como primera simplificación, parece lógico plantearse el análisis de la estabilidad de una solución de un sistema autónomo a partir de la estabilidad de la solución idénticamente nula en un sistema del tipo (1.6).

Se verifica, de hecho, como consecuencia del teorema de Hartman-Grobman, el siguiente teorema.

Teorema 1.8.3

1. Sea $f \in C^1$. Si x_0 es un punto de equilibrio del sistema (1.3) y, además, $Df(x_0)$ es una matriz que no tiene autovalores con parte real nula entonces la solución $\phi(t) \equiv x_0$ de (1.3) es asintóticamente estable (respectivamente inestable) si y sólo si la solución correspondiente al sistema lineal (1.7) es asintóticamente estable (respectivamente inestable).
2. Sea $f \in C^1$. Si, al menos, uno de los autovalores de la matriz jacobiana $Df(x_0)$ tiene parte real positiva, entonces el punto de equilibrio x_0 del sistema de ecuaciones diferenciales (1.6) es inestable.

El teorema anterior, enunciado para una dimensión arbitraria n , tiene una expresión más sencilla si nos limitamos al caso plano, recordando que, en ese caso, los autovalores de la matriz de coeficientes quedan determinados a partir de su traza y su determinante.

²⁰Aleksandr Mikhailovich Lyapunov nació en Yaroslavl (Rusia), en 1857 y muerto en Odessa, en 1918. Su trabajo se concentró en la estabilidad de sistemas mecánicos y en la estabilidad de fluidos que rotan uniformemente.

Corolario 1.8.4

Si $n = 2$, una condición suficiente para asegurar la estabilidad asintótica de un punto de equilibrio en un sistema autónomo, es que la matriz jacobiana del sistema tenga traza negativa y determinante positivo²¹.

Hay además un resultado que quizá merezca mención especial. Se trata de un teorema que establece el carácter estable o no de un punto de equilibrio asociado a una ecuación diferencial unidimensional. De alguna forma, ya hemos hecho referencia a él en la sección 1.4, no obstante pasamos a dar un enunciado formal.

Corolario 1.8.5 (Teorema de estabilidad lineal)

Sea $n = 1$ y supongamos $f \in C^1$ y x_0 un punto de equilibrio de la ecuación diferencial $\dot{x} = f(x)$, esto es, $f(x_0) = 0$. Supongamos, también, que $f'(x_0) \neq 0$. Entonces, el punto de equilibrio x_0 es asintóticamente estable si $f'(x_0) < 0$, y es inestable si $f'(x_0) > 0$.

1.9 Comportamiento asintótico de las soluciones

En numerosas ocasiones, cuando se estudian sistemas autónomos cuyas soluciones están definidas para todo $t \in \mathbb{R}^+$ (o para todo $t \in \mathbb{R}^-$) es interesante estudiar el comportamiento de dichas soluciones para valores de t “próximos” a $+\infty$ (a $-\infty$, respectivamente) puesto que el sistema nos ofrece la posibilidad de predecir qué ocurrirá cuando pase un intervalo de *tiempo* conveniente. Es lo que suele denominarse analizar el *comportamiento asintótico de las soluciones*.

Los aspectos asintóticos de una solución se enmarcan dentro del estudio de los denominados *conjuntos ω -límites* asociados a cualquier punto del plano de fases.

Definición 1.9.1

Sea $\dot{x} = f(x)$ una sistema de ecuaciones diferenciales autónomo válido en alguna región de \mathbb{R}^n y sea $x(t) = \phi(t; t_0, x_0)$ una solución de la ecuación que está definida para todo $t \in \mathbb{R}$.

- El conjunto α -límite de x_0 está formado por todos los puntos de acumulación del conjunto $\{\phi(t; t_0, x_0) : t \leq 0\}$, es decir,

$$\alpha(x_0) = \{z \in \mathbb{R}^n : \text{existe } t_k \rightarrow -\infty \text{ tal que } \phi(t_k; t_0, x_0) \rightarrow z\}.$$

- El conjunto ω -límite de x_0 está formado por todos los puntos de acumulación del conjunto $\{\phi(t; t_0, x_0) : t \geq 0\}$, es decir,²²

$$\omega(x_0) = \{z \in \mathbb{R}^n : \text{existe } t_k \rightarrow +\infty \text{ tal que } \phi(t_k; t_0, x_0) \rightarrow z\}^{\text{23}}$$

²¹Véase la referencia [17] para una demostración del corolario y de los teoremas anteriores

²²La razón de esta terminología tan particular proviene del hecho de que α y ω son, respectivamente, la primera y la última letra del alfabeto griego.

²³En realidad, podemos suponer sin peligro que la solución aparece definida en un intervalo

Los puntos de estos conjuntos tienen la propiedad de que cualquier entorno de ellos es “visitado” por la solución infinitas veces. Por supuesto, puede reducirse al vacío.

Definición 1.9.2

Una región $\mathcal{D} \subset \mathbb{R}^2$ es **positivamente invariante** para el flujo asociado a la ecuación (1.6) si, para cualquier dato inicial $\mathbf{x}^0 \in \mathcal{D}$, la órbita positiva $\gamma^+(\mathbf{x}^0) \subset \mathcal{D}^{24}$.

Citamos, a continuación, alguna de las propiedades de estos conjuntos ω -límites²⁵.

Proposición 1.9.3

1. Para cualquier punto z de la órbita de x_0 se verifica que $\omega(x_0) = \omega(z)$.
2. Los conjuntos ω -límites son cerrados y pueden ser descritos como

$$\omega(x_0) = \bigcap_{t \geq t_0} \overline{\{\phi(s; t_0, x_0) : s \geq t\}}$$

3. El conjunto $\omega(x_0)$ es invariante, es decir, es unión de órbitas (la órbita de cualquier solución que comience a ser descrita a partir de un punto del conjunto ω -límite, permanece siempre dentro de dicho conjunto).
4. Se puede probar fácilmente que $\omega(x_0)$ es un conjunto conexo por arcos, es decir, dos puntos cualesquiera del conjunto se pueden unir con una línea totalmente contenida en dicho conjunto.

En principio, para el estudio de los conjuntos ω -límites es necesario conocer las soluciones, sin embargo es posible determinar algunas de sus propiedades sin necesidad de calcularlas.

1.9.1 Aparición de ciclos límite

Otro resultado fundamental del análisis matemático es el llamado teorema de la curva de Jordan. Su enunciado está, intuitivamente, muy claro.

maximal concreto (acotado) y no necesariamente en todo \mathbb{R} . Los conjuntos ω y α -límite se definen entonces como los puntos de acumulación de determinados conjuntos si tomamos sucesiones convergentes hacia el extremo inferior por la derecha, o hacia el extremo superior por la izquierda, del intervalo maximal, respectivamente

²⁴Eliminamos la dependencia de t_0 en la notación $\gamma_{t_0}^+(\mathbf{x}^0)$ ya que, utilizando la proposición 1.3.1, sabemos que las órbitas no dependen del instante de comienzo del movimiento sino exclusivamente de la posición que ocupa en ese momento.

²⁵Muchos de ellas son también aplicables, con las modificaciones oportunas, para los conjuntos α -límite.

Teorema 1.9.4

Toda curva γ cerrada y simple, en el plano, divide a éste en dos conjuntos conexos disjuntos.²⁶

Estos conjuntos se suelen denominar *interior* y *exterior*, respectivamente. El enunciado es sencillo: dos puntos cualesquiera del interior (o del exterior) a la curva pueden unirse por un arco que no corta a γ . Sin embargo, si se pretende unir un punto del interior con otro del exterior mediante un arco, necesariamente ese arco corta a γ .

A pesar de lo intuitivo que parece este teorema su demostración es cuando menos “endiablada”, la mayoría de los textos usuales del análisis matemático omiten su demostración.

Para la teoría de ecuaciones diferenciales definidas en el plano, este resultado tiene interesantes consecuencias. Así, toda órbita periódica, (es decir, una curva cerrada) al tener que dividir al plano en dos conjuntos conexos disjuntos no puede comportarse de una forma “salvaje”.

Definición 1.9.5

Una órbita cerrada Γ será llamada un **ciclo límite** si hay dos puntos en \mathbb{R}^2 , uno en el interior de γ y otro en el exterior, tales que los conjuntos α - o ω -límite de las órbitas que construidas a partir de esos puntos coinciden, precisamente, con la órbita periódica Γ .

Ya hemos definido anteriormente el concepto de estabilidad de soluciones y, como un caso concreto, la estabilidad de los puntos fijos del sistema de ecuaciones diferenciales. Es lógico, llegado este punto, intentar establecer el concepto de estabilidad orbital para soluciones periódicas.²⁷

Definición 1.9.6

Una órbita periódica Γ de un sistema autónomo plano (1.6) es **orbitalmente estable** si para cada $\varepsilon > 0$, existe un $\delta > 0$ tal que $d(\mathbf{x}^0, \Gamma) < \delta$ y que verifica que $d(\phi(t, \mathbf{x}^0), \Gamma) < \varepsilon$, para cualquier $t \geq 0$ ²⁸.

Γ se dirá **orbitalmente inestable** si no es orbitalmente estable.

Si el ciclo límite Γ verifica la igualdad $\Gamma = \omega(x_0)$ para cada punto x_0 de un entorno de Γ , entonces diremos que es un *atractor periódico*. O sea, las órbitas se ciñen al ciclo formando espirales que se acercan a él desde ambos lados. Por

²⁶En la referencia [1] encontraremos una definición matemática formal de cada uno de los conceptos topológicos que se ven involucrados en el enunciado formal de este teorema. En el capítulo tercero, sección cuarta, de [14] podemos encontrar la demostración de este resultado.

²⁷La estabilidad de una solución se puede enunciar diciendo que *pequeñas perturbaciones* en los datos iniciales de la ecuación producirían *pequeños cambios* en las soluciones asociadas. La misma idea formulada utilizando el concepto de órbita indicaría que a datos iniciales cercanos tienen que corresponder a órbitas también cercanas en cualquier instante de tiempo. En realidad, esta noción de estabilidad es demasiado restrictiva. Las órbitas periódicas alrededor de un punto fijo, por ejemplo, tendrían que aparecer como orbitalmente estables pero, al tener periodos distintos podría ocurrir que, en un instante dado estén en posiciones diametralmente opuestas.

²⁸Entendiendo, lógicamente, que no referimos a la métrica euclídea.

otra parte, si las espirales se alejan de él, el ciclo se denomina *repulsor*. Si las órbitas tienden a acercarse al ciclo por uno de sus lados, pero se ven rechazadas por el otro, el ciclo recibe el nombre de *semiestable*.

Quizá convenga, para aclarar estos conceptos, analizar qué ocurre con las órbitas ligadas a un sistema concreto de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} \dot{x} &= x(1 - x^2 - y^2) + y, \\ \dot{y} &= -x + y(1 - x^2 - y^2). \end{cases}$$

El origen de coordenadas es un punto de equilibrio. Para determinar su unicidad, tendríamos que comprobar que el sistema

$$\begin{cases} x(1 - x^2 - y^2) + y &= 0 \\ -x + y(1 - x^2 - y^2) &= 0 \end{cases}$$

no admite más soluciones. Para ello despejamos la variable y de la primera ecuación, la x de la segunda y dividimos el resultado obteniendo

$$\frac{y}{x} = -\frac{y}{x} \Rightarrow y^2 = -x^2.$$

Efectivamente advertimos que $x = 0$ e $y = 0$, es la única posibilidad.

Si realizamos un cambio de variables a coordenadas polares ($x = r \cos \theta$, $y = r \sin \theta$), las soluciones serán lógicamente las mismas y el sistema se reducirá a una expresión mucho más simple.

$$\begin{cases} \dot{r} &= r(1 - r^2), \\ \dot{\theta} &= -1. \end{cases}$$

Las funciones $r = 0$ y $r = 1$ (en cualquier caso con $\theta(t) = -t + \theta_0$, siendo θ_0 el ángulo que limita el afijo del punto y el eje de abscisas) dibujan dos órbitas concretas del sistema: aquéllas cuya distancia al origen no varía a medida que pasa el tiempo. Se trata del origen de coordenadas y la circunferencia de radio unidad recorrida en el sentido de las agujas del reloj. El diagrama de fases resulta tal y como aparece en la figura 1.9.1.

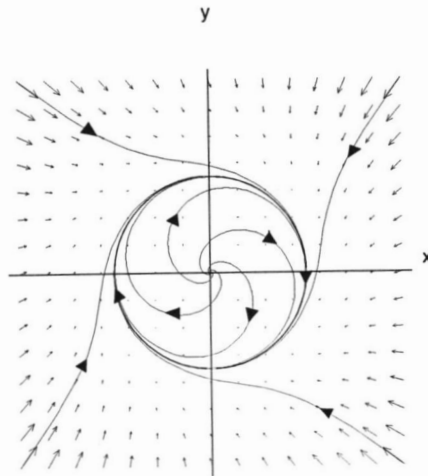
La curva $r = 1$ representa, por tanto, un ciclo límite estable tal y como lo hemos definido anteriormente.

Centremos ahora nuestra atención en la existencia de órbitas periódicas no triviales que no están cerca, necesariamente, de ningún punto de equilibrio. La demostración completa de este resultado se puede encontrar en la referencia [39].

Teorema 1.9.7 (de Poincaré-Bendixson)

En el contexto que ya hemos definido, sea $\mathcal{D} \in \mathbb{R}^2$ una región positivamente invariante que contiene un número finito de puntos de equilibrio. Sea $\mathbf{x}^0 \in \mathcal{D}$ y consideremos $\omega(\mathbf{x}^0)$. Entonces se satisface una de las siguientes condiciones:

- $\omega(\mathbf{x}^0)$ es un punto fijo;
- $\omega(\mathbf{x}^0)$ es una órbita cerrada;



- $\omega(\mathbf{x}^0)$ consiste en un número finito de puntos de equilibrio x_1, x_2, \dots, x_n y órbitas γ con $\alpha(\gamma) = x_i$ y $\omega(\gamma) = x_j$.

Para usar el teorema de Poincaré²⁹-Bendixson³⁰ con el objetivo de probar la existencia de una órbita periódica no trivial en un determinado problema, tenemos que construir un recinto abierto y acotado $\mathcal{D} \subset \mathbb{R}^2$, que no contenga puntos de equilibrio estables, tal que toda solución que comience en \mathcal{D} permanezca allí para todo $t \geq 0$ (esto es, un abierto acotado positivamente invariante). Después, comprobaremos que para cualquier $\mathbf{x}^0 = (x_0, y_0) \in \mathcal{D}$, $\omega(\mathbf{x}^0)$ no contiene puntos que pertenezcan a la frontera de \mathcal{D} . Como partimos de que \mathcal{D} no contiene puntos de equilibrio, podemos deducir que $\omega(\mathbf{x}^0)$ es necesariamente una órbita periódica.

En general, la aplicación de este teorema no es fácil, ya que la construcción de un abierto \mathcal{D} con las propiedades descritas no es algo evidente, y además, tampoco asegura la unicidad en la existencia del ciclo límite.

A veces, es útil poder conocer a priori si el sistema considerado tiene o no órbitas periódicas en la región de estudio. Como consecuencia directa del

²⁹Jules Henri Poincaré (1854-1912), matemático francés nacido en Nancy y muerto en París. Fue uno de los pioneros de la topología algebraica y de la teoría de las funciones analíticas complejas de varias variables. Antes de los 30 desarrolló el concepto de funciones automórficas que utilizó para resolver ecuaciones lineales de segundo orden. También trabajó en geometría algebraica y teoría de números. En el campo de las matemáticas aplicadas, estudió óptica, electricidad, telegrafía, capilaridad, elasticidad, termodinámica, teoría de la relatividad y cosmología. Puede ser considerado uno de los últimos matemáticos *universalista*.

³⁰Ivar Otto Bendixson (1861-1935), matemático sueco mundialmente conocido por el llamado teorema de Poincaré-Bendixson, inicialmente enunciado y probado Poincaré pero al que Bendixson dotó, en 1901, de una prueba más rigurosa con hipótesis más débiles.

teorema de Green³¹ aparece los siguientes criterios, cuya demostración podemos encontrar en [17].

Teorema 1.9.8 (*Criterio de Bendixson*)

Sea \mathcal{D} un abierto acotado, simplemente conexo (esto es, se trata de una región sin “agujeros”). Si $\operatorname{div} f \equiv \frac{\partial f_1}{\partial x} + \frac{\partial f_2}{\partial y}$ es de signo constante y no es idénticamente nula en \mathcal{D} , entonces el sistema (1.6) no tiene órbitas periódicas que permanezcan por completo en \mathcal{D} .

Como una generalización de este resultado, aparece el criterio de Dulac.

Teorema 1.9.9 (*Criterio de Dulac*)

Sea $D \subset \mathbb{R}^2$ un abierto simplemente conexo y sea $B(x, y)$ una función $C^1(D)$ que sólo toma valores reales. Si la función $\operatorname{div} Bf \equiv \frac{\partial(Bf_1)}{\partial x} + \frac{\partial(Bf_2)}{\partial y}$ es de signo constante y no es idénticamente cero en D , entonces el sistema (1.6) no tiene órbitas periódicas que permanezcan por completo en la región D .

La función B se denomina función de Dulac. Cuando $B(x, y) = 1$, este criterio se reduce al de Bendixson. La dificultad en la aplicación del teorema subyace en el hecho de que no existen criterios para determinar esta función.

Para terminar esta sección, estableceremos un teorema de tipo geométrico que relaciona las órbitas periódicas y los puntos de equilibrio en una región del plano.

Teorema 1.9.10

Sea D una región de \mathbb{R}^2 donde podemos asegurar la existencia de una órbita periódica Γ , tal que la región H que define su interior está totalmente contenida en D . Entonces, en H debe existir un punto de equilibrio.

Para ilustrar los conceptos de conjunto ω -límite podemos utilizar las figuras introducidas, por ejemplo en las secciones 1.5, 1.7 y en este mismo apartado. No incorporamos otros nuevos, llegado a este punto, ya que intentamos evitar la repetición. No obstante, en [19] podemos encontrar multitud de ejemplos para afianzar y aclarar estas ideas.

³¹George Green (1793-1841) matemático inglés nacido en Sneinton, Nottingham. Su único periodo escolar conocido fue cuatro trimestres en 1801-1802. Fue dueño, y trabajó, hasta los cuarenta años (1833) en un molino de viento. Green hizo sus mayores aportaciones al campo de la teoría potencial aplicada a hidrodinámica (ondas en canales, fundamentalmente), a la teoría de reflexión y refracción de la luz y del sonido. Publicó diez trabajos matemáticos: el primero y el más importante, sufragando él mismo los gastos, en 1828 *An essay on the application of mathematical analysis to the theories of electricity and magnetism*. Cuando dejó el molino, se graduó en Cambridge. Cómo consiguió sus conocimientos matemáticos, es un misterio.

1.10 Introducción a la teoría de bifurcaciones

En numerosas ocasiones, un sistema de ecuaciones diferenciales como (1.1) depende también de determinados parámetros de control, independientes de la ley dinámica que regula el fenómeno objeto de nuestro estudio. Esta situación se traduce formalmente considerando una ecuación del tipo

$$\dot{x} = f(t, x; \mu) \quad (1.8)$$

donde μ es un valor perteneciente a un subconjunto determinado de un espacio \mathbb{R}^k , de dimensión finita, y $f(t, x; \mu)$ no es sino una función de clase C^r en las variables t , x y μ . Las posibles soluciones de esta ecuación (una ecuación diferente para cada valor de μ) dependerán de dicho parámetro. Es interesante analizar cómo varían estas soluciones al variar μ para saber si estos cambios son de carácter cuantitativo o cualitativo.

Para un sistema así definido podemos establecer una condición que nos garantice la existencia y unicidad de solución local, así como la dependencia de esta solución respecto a las condiciones iniciales y los parámetros.

Teorema 1.10.1 (de derivabilidad respecto de las condiciones iniciales y los parámetros)

Sea f una función continua en un abierto $U \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^n$ tal que existen las derivadas parciales $\frac{\partial f}{\partial x}$ y $\frac{\partial f}{\partial \mu}$ y son funciones continuas en los espacios en las que están definidas. Entonces, si $\phi = \phi(t; t_0, x_0, \mu_0)$ es una solución del sistema (1.8), verificando la condición inicial $\phi(t_0; t_0, x_0, \mu_0) = x_0$, definida para cualquier $t \in I$, siendo I un entorno de t_0 ,

- $\phi \in C^2$ respecto de la variable t .
- $\phi(t; t_1, x_1, \mu_1) \in C^1$ en las variables t_1 , x_1 y μ_1 (esto es, como función de las condiciones iniciales y los parámetros) para cualesquiera x_1 y μ_1 pertenecientes a entornos suficientemente pequeños de t_0 , x_0 y μ_0 .

1.10.1 Tratamiento de los problemas: nuevos conceptos

Supongamos que tenemos un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo dependiente de un parámetro k -dimensional μ del tipo

$$\dot{x} = f(\mu, x). \quad (1.9)$$

Supongamos, asimismo, que estamos en las condiciones de regularidad suficientes para asegurar la existencia y unicidad de solución.

Los puntos de equilibrio x_μ de este sistema son, simplemente, las soluciones de la ecuación $f(\mu, x) = 0$. Estas soluciones dependerán, por tanto, del parámetro μ , pudiéndose expresar mediante la relación

$$x_\mu = x(\mu). \quad (1.10)$$

A cada valor fijo de éste, pueden existir varias soluciones de dicha ecuación, esto es, varias ramas. Al variar μ , la expresión (1.10) describe, en un determinado subconjunto de \mathbb{R}^{k+n} , el conjunto de todos los posibles puntos de equilibrio de dicha ecuación a partir de una o más funciones regulares de μ , salvo en los puntos del (μ, x_μ) en los que la matriz jacobiana respecto a x de la función f , particularizada en dicho punto de equilibrio, sea una matriz singular (o, equivalentemente, tenga algún autovalor nulo)³². Cada una de esas ramas puede ser representada gráficamente en el espacio de parámetros y puntos de equilibrios asociados.³³

La figura 1.21 ilustra este tipo de relaciones para una ecuación unidimensional dependiente de un único parámetro. Esquemas como éste se denominarán, en lo que sigue, **diagramas de bifurcación**. En los puntos (μ_0, x_0) en los que la matriz jacobiana asociada al sistema sea singular, las distintas ramas pueden cortarse. Si esto ocurre diremos que, en dicho valor del parámetro μ_0 , aparece un **punto de bifurcación**. La principal característica de μ_0 es que en cualquier entorno suyo aparecen valores de los parámetros que dan lugar a espacios de fases *topológicamente* distintos (esto es, hay un cambio en la estabilidad o, simplemente, en el carácter de los puntos de equilibrios asociados). De hecho, el mapa de fases en el punto de bifurcación tiene que ser tal que cualquier cambio arbitrario en los parámetros, por pequeño que éste sea, conduzca a comportamientos cualitativamente distintos. Esta situación es la que corresponde a un sistema que carece de **estabilidad estructural**, concepto que aparecerá en el resto de este trabajo al analizar los modelos que corresponden a determinadas situaciones.

1.10.2 Clasificación de puntos de bifurcación

Las bifurcaciones en los puntos de equilibrio normalmente producen cambios en las características del flujo y en la estabilidad de los correspondientes equilibrios. Quizás el concepto de punto de bifurcación no haya sido expresado en términos demasiado precisos, no obstante una formulación totalmente rigurosa implicaría, como ya hemos insinuado, muchas complicaciones conceptuales y de carácter técnico. Por consiguiente, para nosotros, un punto μ_0, x_0 será de bifurcación si para ese valor del parámetro el correspondiente punto de equilibrio cambia su tipo de estabilidad.

Es prácticamente imposible, al nivel que nos situamos, clasificar todas las situaciones que pueden presentarse en los sistemas de primer orden dependientes de un parámetro (de hecho, para dimensiones superiores a la plana—por ejemplo, una variable bidimensional y un parámetro, o una variable unidimensional y dos parámetros—la clasificación general está lejos de ser llevada a cabo).

³²Esta excepción es el primer resultado importante de la teoría de la bifurcaciones y resulta consecuencia del teorema de la función implícita, pieza fundamental del Análisis Matemático. En [17], encontramos una demostración formal y constructiva de éste y otros resultados.

³³Nos limitaremos, en este trabajo, a ofrecer una primera aproximación a la teoría de la bifurcación centrándonos, principalmente, en los diferentes esquemas de bifurcación que pueden ser representados en el plano o en el espacio.

Si nos limitamos a considerar las derivadas de f hasta de orden dos³⁴, aparece la clasificación que a continuación exponemos (a partir de la ofrecida en la referencia [22]).

- **Punto regular.**

Un punto regular (μ_0, x_0) de $f(\mu, x) = 0$ es el que verifica que

$$\frac{\partial f}{\partial x}(\mu_0, x_0) \neq 0 \quad \text{o bien} \quad \frac{\partial f}{\partial \mu}(\mu_0, x_0) \neq 0.$$

De forma gráfica, diremos que por (x_0, μ_0) pasa una única rama en el diagrama de bifurcación.

- **Punto de retorno regular.**

Es aquél (μ_0, x_0) en el que la función $\frac{\partial \mu}{\partial x}$ cambia de signo mientras que $\frac{\partial f}{\partial \mu}(\mu_0, x_0) \neq 0$.

- **Punto singular.**

Es aquél que verifica

$$\frac{\partial f}{\partial x}(\mu_0, x_0) = \frac{\partial f}{\partial \mu}(\mu_0, x_0) = 0.$$

- **Punto doble.**

Es el punto singular por el que pasan tan solo dos ramas del diagrama de bifurcación que además posean, en dicho punto, distinta tangente.

- **Punto singular (doble) de retorno.**

Es un punto doble en el que $\frac{d\mu}{dx}(x_0)$ cambia de signo en una de sus ramas.

- **Punto cuspidal.**

Es un punto en el que se cortan dos y sólo dos ramas teniendo ambas, en dicho punto, la misma tangente.

- **Punto conjugado.**

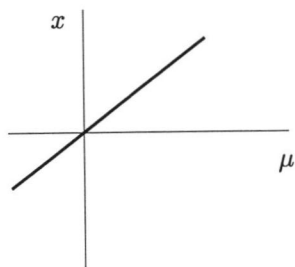
Es un punto singular aislado en el diagrama de bifurcación.

- **Punto singular de orden superior.** Es aquél (μ_0, x_0) en el que

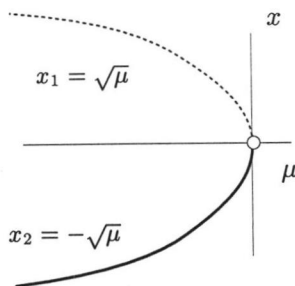
$$\frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(\mu_0, x_0) = \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial \mu}(\mu_0, x_0) = \frac{\partial^2 f}{\partial \mu^2}(\mu_0, x_0) = 0.$$

Algunos ejemplos para ilustrarlos aparecen en la figura 1.21.

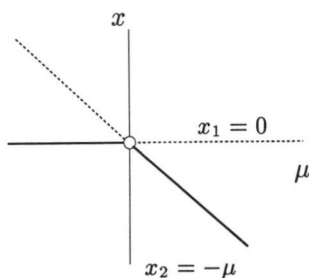
³⁴Esto es, suponemos que las derivadas de segunda orden de la función $f(\mu, x)$ no se anulan nunca simultáneamente.



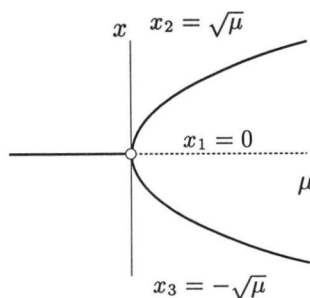
(a) $\dot{x} = \mu - x$.
 Todos los puntos situados sobre la recta son puntos de equilibrio y regulares.



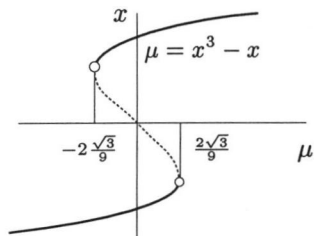
(b) $\dot{x} = \mu + x^2$.
 El $(0,0)$ es el único punto de bifurcación llamado punto de retorno regular.



(c) $\dot{x} = \mu x + x^2$.
 El origen es un punto singular doble.



(d) $\dot{x} = \mu x - x^3$.
 Aparece un punto singular en el origen.

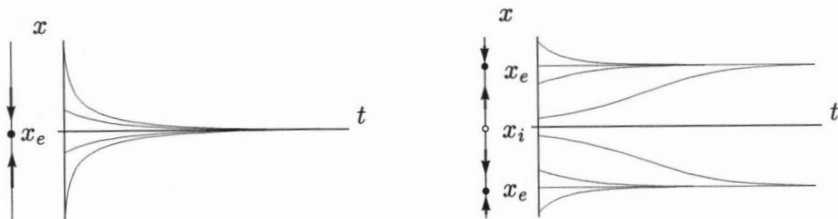


(e) $\dot{x} = \mu + x - x^3$.
 En este esquema, $(\mp \frac{\sqrt{3}}{3}, \pm \frac{2\sqrt{3}}{9})$ son puntos singulares de retorno.

- Equilibrio estable
- ⋯ Equilibrio inestable
- Punto de bifurcación

(f) Leyendas de los diagramas.

Figura 1.21: Diferentes diagramas de bifurcación para sistemas unidimensionales dependientes de un único parámetro.



(a) El origen es estable si $\mu < 0$. Todas las trayectorias tienden hacia ese valor.

(b) Si $\mu > 0$ aparecen dos puntos de equilibrio estables mientras que el origen pasa a tener carácter inestable.

Figura 1.22: Comportamiento de las trayectorias y las órbitas de la ecuación unidimensional $\dot{x} = \mu x - x^3$ en torno a los puntos de equilibrio.

1.11 Algunos ejemplos unidimensionales

Analicemos, como ejemplo, algunas situaciones que se pueden presentar en el caso de una ecuación unidimensional que depende de sólo un parámetro. Concretamente, nos ceñiremos a las recogidas en las figuras 1.21(d) y 1.21(e).

1.11.1 Bifurcación del tridente

Consideremos, en primer lugar, la ecuación $\dot{x} = x(\mu - x^2)$. Queremos estudiar la dependencia de los puntos de equilibrio con respecto a dicho parámetro μ .

El estudio de puntos singulares de la matriz jacobiana asociada a esta ecuación se reduce al cálculo de los puntos extremos de la función $f(\mu, x)$, esto es, los puntos que anulan la derivada de primer orden. Se verifica, en este caso, que $f'(\mu, x) = \mu - 3x^2$ y, por tanto, el único punto de bifurcación es el origen.

Las soluciones de la ecuación $x(\mu - x^2) = 0$ vienen descritas por

$$\begin{aligned} x_1(\mu) &= 0, \\ x_2(\mu) &= +\sqrt{\mu}, \\ x_3(\mu) &= -\sqrt{\mu}. \end{aligned}$$

Naturalmente, estas dos últimas funciones están presentes sólo si tienen sentido, esto es, si $\mu \geq 0$. La representación gráfica en el plano μx , es decir, el correspondiente diagrama de bifurcación, aparece en la ya mencionada figura 1.21(d). Obsérvese que para cada valor del parámetro μ correspondiente al semieje positivo, se dibujan tres puntos de equilibrio, resultando tres ramas diferentes en el diagrama, mientras que si dicho valor corresponde al semieje negativo, el punto de equilibrio es único.

Analizando ahora la estabilidad de las soluciones estacionarias a partir del teorema de estabilidad lineal, podemos observar que, para $\mu < 0$, el origen es un punto de equilibrio estable, ya que $f'(\mu, 0) = \mu < 0$, mientras que, para $\mu > 0$ la derivada cambia de signo y, en consecuencia, ese punto es inestable.

Por ese mismo criterio podemos afirmar que si nos reducimos a valores positivos del parámetro μ , el punto de equilibrio $x = \pm\sqrt{\mu}$ resulta ser estable, pues $f'(\mu, \pm\sqrt{\mu}) = -2\mu < 0$.

Si $\mu = 0$, el único punto estacionario que aparece es el origen, pero no podemos establecer cómo se van a comportar las órbitas a su alrededor a partir del teorema de estabilidad lineal. Sin embargo, podemos determinar su inestabilidad con sólo observar que $f'(0, x) = -3x^2$ y, por tanto, la solución $x(t)$ es, en cualquier instante de tiempo, una función decreciente.

Las situaciones diferentes que se plantean se pueden observar tanto en los que se refiere a las trayectorias como en lo que atañe a las órbitas de dichas soluciones, quedando este comportamiento reflejado en la figura 1.22. Podría resumirse diciendo que un punto de equilibrio estable (el origen) se “desdobla” en otros dos, de forma simétrica, mientras que el origen se transforma en inestable. $\mu = 0$ se denomina, entonces, *punto de bifurcación tipo Pitchfork*. En la figura se observa también las *cuenca de atracción* de cada uno de los valores estables.

1.11.2 Histéresis

La situación planteada en la figura 1.21(e), para la ecuación $\dot{x} = \mu + x - x^3$, es diferente ya que viene determinada por la existencia de dos puntos de bifurcación. Para valores del parámetro situados fuera del intervalo delimitado por esos dos puntos, aparece un único punto de equilibrio estable. En cambio, si analizamos qué fenómenos se producen para valores del parámetro pertenecientes a dicho intervalo, encontramos tres puntos de equilibrio: los extremos estables y el punto intermedio inestable.

Pero veamos, paso a paso, cómo deducimos dicho diagrama de bifurcación. La dependencia de los puntos de equilibrio con respecto al valor de μ es descrita en la curva $\mu + x - x^3 = 0$. Para establecer la existencia de puntos de bifurcación tenemos que deducir si hay algún μ que permita la aparición de x tal que $\frac{\partial f}{\partial x} = 0$. En este caso,

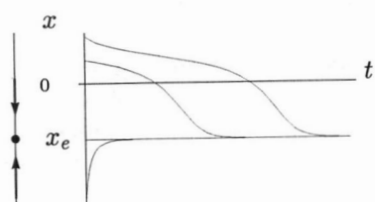
$$\frac{\partial f}{\partial x} = 3x^2 + 1 = 0 \implies x = \pm \frac{\sqrt{3}}{3}.$$

Estos valores se corresponden con los puntos de bifurcación

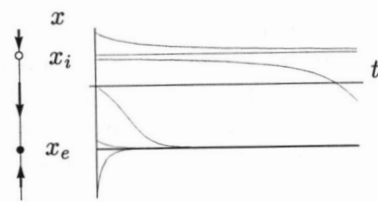
$$\mu = -x + x^3 = \mp 2 \frac{\sqrt{3}}{9},$$

esto es, los valores que delimitan el comienzo y el final del pliegue en la curva que representa los puntos de equilibrio existentes en función del parámetro.

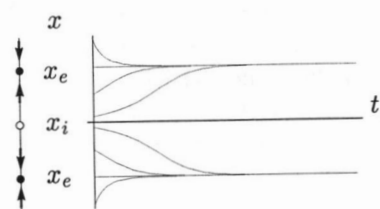
La situación que se plantea en el plano de fases se recoge en la figura 1.23, donde observamos cómo varía el comportamiento de las trayectorias y de órbitas a medida que el valor de μ va tomando distintos valores. La conclusión es que,



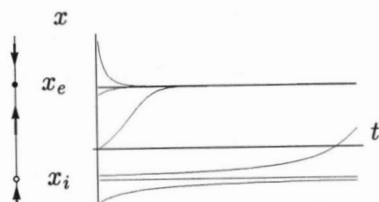
(a) $\mu = -0.5$



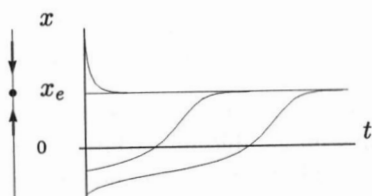
(b) $\mu = -\frac{2\sqrt{3}}{9}$



(c) $\mu = 0$



(d) $\mu = \frac{2\sqrt{3}}{9}$



(e) $\mu = 0.5$

Figura 1.23: Órbitas y trayectorias asociadas a la ecuación $\dot{x} = \mu - x + x^3$ en función de los valores del parámetro.

si el valor del parámetro está por debajo de $\frac{-2\sqrt{3}}{9}$ obtenemos un único nodo estable. Al superar dicho valor se *genera* un segundo nodo estable y aparece entre ambos otro punto de carácter inestable. El fenómeno de duplicación del equilibrio estable desaparece de la misma forma que se produjo: el menor valor estable cada vez está más cercano al inestable hasta que se *funde* con él, al superar el parámetro el valor $\frac{2\sqrt{3}}{9}$, y permanece sólo el primero.

Un fenómeno de este tipo, donde pasamos de tener un único punto estable a tener dos y además otro punto de carácter inestable al variar el parámetro, esto es, si pasamos de recorrer una superficie con una sola hoja a entrar dentro del “pliegue” que representa la figura 1.21(e), recibe el nombre de *histéresis*³⁵.

1.12 La bifurcación de Hopf-Poincaré-Andronov

Se tratará de una de las situaciones que surgirán con frecuencia en el estudio de los modelos bidimensionales que seguirán en capítulos posteriores, y por ello merece en este momento una atención especial.

El fenómeno conocido como *bifurcación de Hopf-Poincaré-Andronov*, o simplemente bifurcación de Hopf³⁶, consiste en el cambio que se produce en la estabilidad de un punto de equilibrio acompañada de la aparición o desaparición de un ciclo límite, al variar un parámetro en un sistema plano.

Existen, dentro de esta situación, algunas variantes dependiendo del tipo de estabilidad de los correspondientes puntos de equilibrio, o de las órbitas periódicas.

1.12.1 Un ejemplo concreto

Veamos en qué consiste este fenómeno a partir de un ejemplo concreto. Consideremos el sistema uniparamétrico

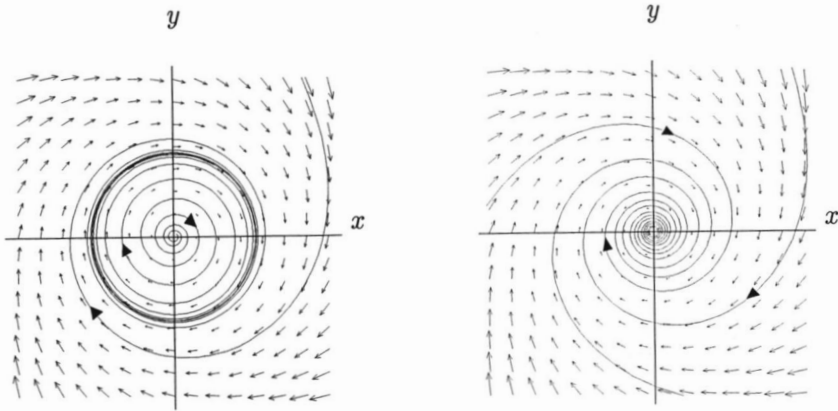
$$\begin{cases} \dot{x} &= y + x(\mu - x^2 - y^2) \\ \dot{y} &= -x + y(\mu - x^2 - y^2) \end{cases} \quad (1.11)$$

El origen de coordenadas es un punto de equilibrio para cualquier valor del parámetro μ . Si realizamos un cambio de variables a coordenadas polares, las soluciones son las mismas y el sistema se reduce a una expresión mucho más simple.

³⁵Podemos encontrar otras muchas situaciones curiosas: bifurcaciones nodo-silla (*saddle-node bifurcation*)—correspondientes al diagrama de bifurcación 1.21(b), puntos cuspidales—que involucra ya a una ecuación unidimensional que depende de dos parámetros, y que aparecerá en el segundo capítulo, etc.

A pesar de su interés no nos detenemos aquí a realizar este estudio. Para el lector interesado en su análisis nos remitimos a los libros de Koçak [17] o Arrowsmith [3].

³⁶Heinz Hopf (1894-1971), matemático nacido en Breslau (Alemania), ahora Wroclaw (Polonia) y muerto en Zollikon, Suiza. Su trabajo se desarrolló siempre en el área de la topología algebraica. Estudió campos vectoriales y definió lo que en la actualidad se conoce como el invariante de Hopf.



(a) Obsérvese cómo cambia la situación si el parámetro vale $\mu = 0.1$. Aparece un ciclo límite estable, $r = \sqrt{\mu}$, y, por tanto $\dot{r} > 0$, con lo que las órbitas que comienzan cerca del origen se van alejando de él.

(b) Diagrama de fase, en el conjunto $(-0.6, 0.6) \times (-0.6, 0.6)$, para el algunas órbitas asociadas al problema (1.11) con $\mu = -0.1$. En general, $\mu < 0$ obliga a $\dot{r} < 0$ y, por tanto, el origen es asintóticamente estable.

Figura 1.24: ¿En qué consiste la bifurcación de Hopf?

$$\begin{cases} \dot{r} &= r(\mu - r^2) \\ \dot{\theta} &= -1 \end{cases}$$

Así escrito, es fácil determinar el comportamiento de las órbitas en un entorno del $(0, 0)$ correspondiente a diferentes valores del parámetro μ . En la figura 1.24, recogemos las diferencias que aparecen si elegimos valores del parámetro negativos (el origen es un foco estable) o positivos (foco inestable y surge un ciclo límite estable que atrae ahora a las órbitas). Este ciclo resulta el conjunto ω -límite de todos los puntos distintos del origen.

La deducción analítica de estos resultados nos permite relacionar esta situación con los autovalores de la matriz jacobiana ligada al sistema linealizado. Hagamos uso de las técnicas y procedimientos que hemos descritos anteriormente para clasificar los puntos de equilibrios correspondientes a un sistema no lineal. La matriz jacobiana tiene, en este caso concreto, la expresión

$$J_A(\mu) = \begin{pmatrix} \mu - 3x^2 - y^2 & 1 - 2xy \\ -1 - 2xy & \mu - x^2 - 3y^2 \end{pmatrix},$$

que, particularizada en el origen de coordenadas, resulta

$$J_A(0, 0) = \begin{pmatrix} \mu & 1 \\ -1 & \mu \end{pmatrix}.$$

Los autovalores de esta última matriz son los valores complejos conjugados $\lambda = \mu \pm i$ y, por tanto, podemos aplicar el teorema 1.7.1 para caracterizar dicho punto de equilibrio siempre que $\mu \neq 0$.

Podemos deducir de este análisis algo muy interesante : observamos que el cambio en la estabilidad del origen coincide con la variación de signo en la parte real de los autovalores de la matriz $J_A(0, 0)$.

1.12.2 Un teorema de caracterización de la bifurcación de Hopf

Este hecho no es algo que suceda de modo particular en este ejemplo sino que es el comportamiento habitual del fenómeno y, de hecho, se recoge en un resultado conocido como el teorema de Hopf.

Consideremos un sistema plano del tipo (1.9),

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f_1(x, y; \mu) \\ \frac{dy}{dt} = f_2(x, y; \mu) \end{cases}$$

definido en un abierto $G \subset \mathbb{R}^2$, donde el parámetro μ varía en un intervalo $\mu_1 < \mu < \mu_2$. Supongamos que x_μ representa un punto de equilibrio de dicha ecuación y que la matriz jacobiana $J_A(x_\mu)$, calculada en dicho punto, tiene siempre autovalores con parte real $\alpha(\mu)$ no nula y hay un único valor μ_0 que señala un cambio de signo en esta parte real—para fijar ideas supondremos que $\text{signo}(\alpha(\mu)) = \text{signo}(\mu)$, en consecuencia, $\mu_0 = 0$.

Teorema 1.12.1 (de Hopf-Andronov-Poincaré³⁷)

Suponemos, con la notación descrita, que se satisfacen las siguientes condiciones:

1. $f = (f_1, f_2)$ es analítica como función de las variables x e y .
2. $\frac{d\alpha}{d\mu}(0) > 0$ (o sea, α cambia de signo en el origen con “velocidad positiva”).
3. $x_\mu(0)$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.

Entonces,

³⁷ Como queda sugerido en el título del teorema, éste fue descubierto de forma independiente por Andronov (1929) y Hopf (1943). Además Hopf señala que de los trabajos de Poincaré (1892) se deduce que éste también conoció este resultado. A menudo no se sabe bien a quien corresponde el mérito de las ideas.

- (i) μ_0 es un punto de bifurcación del sistema.
 (ii) para $\mu \in (\mu_1, \mu_0)$, el origen es un foco estable.
 (iii) para $\mu \in (\mu_0, \mu_2)$, el origen es un foco inestable rodeado por un ciclo límite estable cuyo tamaño crece con μ .

El teorema 1.12.1 admite diversas variantes dependiendo de las hipótesis que se manejen en cada caso aunque las correspondientes conclusiones variarán de forma análoga. Una prueba de este resultado, cuya demostración se escapa a los contenidos de este trabajo, podemos encontrarla en [30].

De todos modos, abandonamos ya el estudio de estos conceptos, deducidos todos a partir de una teoría general de resolución de ecuaciones diferenciales. Podríamos seguir avanzando (dada la riqueza del tema en cuestión) pero las ideas introducidas cubrirán con creces las necesidades que se plantearán en nuestro análisis dinámico de sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias.

1.13 Ejercicios

1. Encuentra los puntos fijos de las siguientes ecuaciones diferenciales autónomas:

- (a) $\dot{x} = x + 1$. (c) $\dot{x} = \sinh x^2$. (e) $\dot{x} = x^2 + 1$.
 (b) $\dot{x} = x - x^3$. (d) $\dot{x} = x^4 - x^3 - 2x^2$. (f) $\dot{x} = \sin x$.

Determina la naturaleza de los puntos fijos (estables o no) y construye la recta de fases para cada ecuación.

2. Considera la ecuación diferencial dependiente del parámetro real λ ,

$$\dot{x} = (x - \lambda)(x^2 - \lambda).$$

Encuentra todos los posibles diagramas de fases así como los intervalos de λ a los que podemos asociar cada uno de ellos.

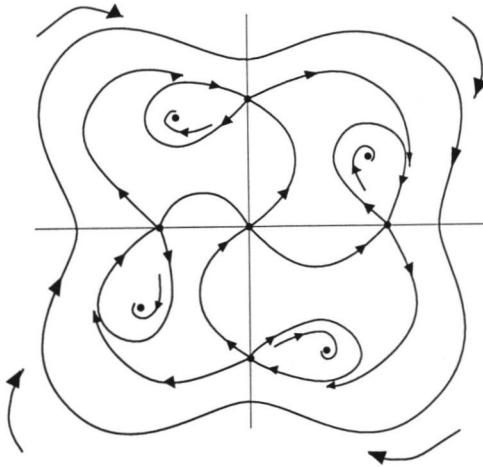
3. Esboza el plano de fases asociado a la ecuación diferencial $x' = Ax$, haciendo las conjeturas necesarias. Decide en cada caso si el origen es un sumidero, una fuente, un punto de silla o ninguno de ellos. Si A depende de algún parámetro, realiza el análisis en función el valor de k .

- (a) $A = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & -2 \\ 2 & 0 \end{pmatrix}$. (d) $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}$. (g) $A = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$.
 (b) $A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$. (e) $A = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$. (h) $A = \begin{pmatrix} 1 & -2 \\ -2 & 4 \end{pmatrix}$.
 (c) $A = \begin{pmatrix} a & -k \\ k & 2 \end{pmatrix}$. (f) $A = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ k & -4 \end{pmatrix}$. (i) $A = \begin{pmatrix} k^2 & 1 \\ 0 & k \end{pmatrix}$.

4. Encuentra todos los puntos fijos de los siguientes sistemas de ecuaciones planas. Las constantes a , b , c y d son positivas.

$$\begin{array}{ll}
 \text{(a)} \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a - bx_2), \\ \dot{x}_2 = -x_2(c - dx_1), \end{cases} & \text{(d)} \begin{cases} \dot{x}_1 = \text{sen } x_1, \\ \dot{x}_2 = -\cos x_2. \end{cases} \\
 \text{(b)} \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = -\text{sen } x_1. \end{cases} & \text{(e)} \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(2 - x_1 - 2x_2), \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - 2x_1 - x_2). \end{cases} \\
 \text{(c)} \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - x_1^2) - x_1. \end{cases} & \text{(f)} \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2(x_1 - 1), \\ \dot{x}_2 = (x_1 - 1)(x_2 - 3). \end{cases}
 \end{array}$$

5. Etiqueta y describe todos los conjuntos α y ω -límite no vacíos, cerrados y acotados del retrato de fases mostrado a continuación.



6. Dibuja un diagrama de fases que sea coherente con cada uno de los siguientes grupos de condiciones:

- (a) Un ciclo límite inestable, tres puntos fijos (un valor de silla y dos nodos estables) y una región que mantiene al origen como centro.
- (b) Cinco focos, uno inestable y cuatro estables, cuatro puntos de silla y un conjunto ω -límite no vacío, cerrado y acotado que contenga cuatro puntos fijos y una región circular que mantiene el origen como centro.

7. Utiliza el teorema de linealización 1.7.1 para clasificar si es posible los puntos fijos de los sistemas:

$$(a) \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2^2 - 3x_1 + 2, \\ \dot{x}_2 = x_1^2 - x_2. \end{cases}$$

$$(d) \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 - x_2 - e^{x_1}, \\ \dot{x}_2 = x_1 - x_2 - 1. \end{cases}$$

$$(b) \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = -x_1 + x_1^3. \end{cases}$$

$$(e) \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2 + x_1 + x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 = x_1 - x_2 - x_2^2. \end{cases}$$

$$(c) \begin{cases} \dot{x}_1 = \operatorname{sen}(x_1 + x_2), \\ \dot{x}_2 = x_2. \end{cases}$$

$$(f) \begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = -(1 + x_1^2 + x_1^4)x_2 - x_1. \end{cases}$$

8. Demuestra que las siguientes regiones son positivamente invariantes para los sistemas dados y señala el conjunto atractor que se halle contenida en ellas, si existe.

(a) El semiplano superior $x_2 \geq 0$ para

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = 2x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 = x_2^2. \end{cases}$$

(b) El disco unidad $x_1^2 + x_2^2 < 1$ para

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 + x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = -x_1 - x_2 + x_2(x_1^2 + x_2^2). \end{cases}$$

(c) La región cerrada formada por el segmento de extremos $(e^{-2\pi}, 0)$ y $(1, 0)$ y una vuelta de la espiral escrita en coordenadas polares $r = e^\theta$ para

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 - x_2, \\ \dot{x}_2 = x_1 - x_2. \end{cases}$$

(d) La región contenida dentro de la curva cerrada, incluida ésta, $3(x_1^2 + x_2^2) - 2x_1^3 = 1$ para

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = -x_1 + x_1^2. \end{cases}$$

9. Prueba que existe una región $R = \{(x, y) : x^2 + y^2 \leq r^2\}$ tal que todas las trayectorias del sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = -wy + x(1 - x^2 - y^2), \\ \dot{y} = wx + y(1 - x^2 - y^2) - F, \end{cases}$$

donde F y w son constantes, acaban por entrar en R . Prueba también que el sistema tiene un ciclo límite si $F = 0$.

10. Prueba que el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = 1 - xy, \\ \dot{y} = x, \end{cases}$$

no tiene ciclos límites.

11. Considera el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} &= -wy + x(1 - x^2 - y^2) - y(x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= wx + y(1 - x^2 - y^2) + x(x^2 + y^2) - F, \end{cases}$$

donde F y w son constantes. Prueba que si el sistema tiene un ciclo límite tal que todos sus puntos están a una distancia mayor que $\frac{1}{\sqrt{2}}$ del origen, entonces el ciclo límite debe rodear al origen.

12. Considera los siguientes ecuaciones diferenciales unidimensionales dependientes de un parámetro.

(a) $\dot{x} = \mu - x^2;$

(b) $\dot{x} = \mu x - x^2;$

(c) $\dot{x} = -(1 + \mu^2)x^2;$

Dibuja los correspondientes diagramas de bifurcación en el plano μx para ilustrar los diferentes tipos de estabilidad que aparecen y cómo se evoluciona de uno a otro.

13. Hallar todos los valores de μ que son puntos de bifurcación del sistema lineal

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \mu x + y, \\ \frac{dy}{dt} &= x - 2y. \end{cases}$$

14. Considera los siguientes sistemas de ecuaciones diferenciales planos dependientes de un único parámetro.

(a) $\dot{x} = \mu x; \dot{y} = -y.$

(b) $\dot{x} = \mu x - y; \dot{y} = -x + \mu y.$

(c) $\dot{x} = -x - \mu y; \dot{y} = \mu x - y.$

Dibuja los diagramas de fases para $\mu < 0$, $\mu = 0$ y $\mu > 0$ y describe, si la hay, el fenómeno de bifurcación que se produce cuando $\mu = 0$.

Capítulo 2

Modelos unidimensionales

En este capítulo tratamos modelos *continuos* que pueden ser representados por medio de ecuaciones de primer orden de la forma

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

donde las soluciones de la ecuación $f(x) = 0$ corresponde, como ya sabemos, a los puntos de equilibrio del sistema. Nuestro estudio se centrará de modo especial en los aspectos cualitativos (equilibrio, estabilidad...) y estará orientado a un tratamiento gráfico del problema para determinar la evolución de la solución del modelo.

En la gráfica 2.1¹ aparece representado un modelo de *crecimiento* general asociado a la ecuación autónoma unidimensional $\dot{x} = F(x)$. Los puntos que corresponden al corte de la curva $y = F(x)$ y el eje de abscisas corresponden a los valores de equilibrio de la ecuación, y del análisis del flujo en el eje de fases se deduce la estabilidad o no de dichos puntos y, en consecuencia, el comportamiento de las órbitas (y de las trayectorias asociadas).

Centraremos gran parte del trabajo que recoge este libro en el análisis de la Dinámica de Poblaciones y otros aspectos relacionados con la Ecología Teórica. Consideremos pues, para fijar ideas, cómo sería descrita la evolución de una especie que ocupa un habitat determinado. El tamaño de la población de esta especie, en un instante de tiempo concreto t , será una cantidad no negativa, medida como la concentración o la densidad de esa especie en un instante dado y en una determinada región, o bien, simplemente, el número de individuos de la población en t . Notaremos $x(t)$ a esa cantidad y supondremos que se trata de una magnitud que varía de forma continua respecto de la variable temporal. Sea x_0 el número de individuos que existen en el instante inicial.

Todas las poblaciones de organismos fluctúan en tamaño. Para cualquier especie, la única verdad que puede asegurarse sin duda alguna es que su cantidad

¹A partir de ahora, y para facilitar la comprensión de las figuras, marcaremos en éstas o las ligadas a puntos de equilibrio inestables en el plano de fases y • las que correspondan a valores estables.

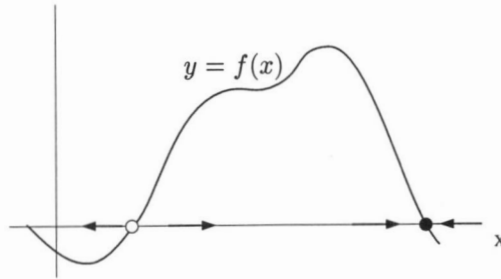


Figura 2.1: Análisis gráfico de los modelos.

no permanece constante. De hecho, si la función $x(t)$ es suficientemente regular, la velocidad media de crecimiento de la población en el intervalo $[t, t + \Delta t]$ viene dada por

$$\frac{1}{\Delta t} \int_{x(t)}^{x(t+\Delta t)} \dot{x}(s) ds = \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}.$$

Para valores de Δt próximos a cero, ese cociente es aproximadamente igual a $\dot{x}(t)$.

La ley de crecimiento absoluta de la especie en cuestión (esto es, la variación de la especie) debe de expresar $\dot{x}(t)$ como función de $x(t)$ y eventualmente de t , esto es, debe relacionar la variación en el número de individuos con la cantidad de ellos presente en un determinado instante amén de otros factores que, a su vez, también han de depender del instante t considerado. Análogamente, la tasa de crecimiento relativa a la población presente en t vendrá descrita por el cociente $\frac{\dot{x}}{x}$, como función de las variables x y t .

En una primera aproximación, podemos fijar la ley que regula la tasa de crecimiento absoluta de la especie como una expresión en la que aparecen factores que intervienen de forma positiva, favoreciendo el aumento de la población, y otros que influyen de forma negativa. Aparece, pues, una igualdad del tipo

$$\dot{x}(t) = \text{Tasa de crecimiento} - \text{Tasa de decrecimiento},$$

donde, de forma simple, podemos deducir que el término de *entrada de individuos* es la suma de la tasa de nacimientos y la tasa de inmigración (número de individuos que se incorporan a la población desde el *exterior*), mientras que el término de salida es la suma de la tasa de mortalidad y un coeficiente de emigración (cantidad de individuos que *abandonan* la población, pero no a causa de su muerte sino debido a factores de emigración).

En principio, podría pensarse que tanto la tasa de natalidad como la de mortalidad en un instante dado son proporcionales al tamaño de la población en ese momento. Cuando es así, podemos afirmar la existencia de constantes positivas a y b tales que $ax(t)$ y $bx(t)$ son las respectivas tasas de natalidad y

mortalidad en el instante t . Esos valores miden la contribución *per capita* al aumento o a la disminución de la población. Si denotamos $f(t)$ a la tasa de migración de la especie (*inmigración-emigración*), entonces $x(t)$ es la solución de la ecuación diferencial

$$\dot{x}(t) = kx(t) + f(t)$$

donde $k = a - b$.

Sin embargo, como veremos más adelante, hay comportamientos (medios de *autoregulación* de la propia especie) que difícilmente encajan dentro de ese planteamiento, lo cual nos llevará a plantearnos otros modelos unidimensionales que describen de forma más realista la evolución de una determinada población, según sus características propias².

2.1 Modelo de Malthus

2.1.1 Descripción

Comencemos planteándonos el más simple de todos los sistemas: un proceso de nacimiento y muerte. El modelo de Malthus³ se basa en la suposición de que la especie está cerrada a toda influencia exterior y, en consecuencia, los únicos cambios que se producen se deben a los nacimientos y a las muertes. El término correspondiente al factor de migración sería nulo. En esta situación, la ley de crecimiento de la especie es una ley de primer orden que viene dada por la ecuación

$$\dot{x}(t) = ax - bx \tag{2.1}$$

²De forma paralela al estudio de los modelos continuos, en los que nos centraremos en el resto de la obra, aparecen también los modelos discretos en términos de *ecuaciones en diferencias*, $x_{N+1} = f(x_N)$. Este tratamiento es quizá más adecuado cuando la población se solapa por completo de una generación a otra, mientras que cuando no lo hace el modelo se describe mediante ecuaciones diferenciales ordinarias. De todos modos, la mayoría de las especies se regulan con una estructura intermedia estructurada en varias clases de edad determinadas *a priori* pero que se solapan. Este es el caso, por ejemplo, de la mayoría de los peces con los que se comercian y de los mamíferos que viven en zonas templadas. Referencias a este tema encontraremos ampliamente diseminadas en la mayoría de las referencias indicadas.

³Thomas Robert Malthus (1766-1834), nacido en Rookery (Surrey, Inglaterra), fue profesor de historia y de economía política en Inglaterra. Es célebre por su teoría de la población. Su trabajo aparece recogido en la obra "*An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvement of Society*". En este libro, de carácter más bien político que científico, Malthus se propuso rebatir las ideas que William Goldwin reflejó en su obra "*Justicia Política*", en la que éste hace culpable de los males de la sociedad a los vicios de los gobiernos. Para ello, Malthus intentó demostrar que estos vicios eran insignificantes si los comparamos con la influencia ejercida por las leyes de la naturaleza y las pasiones de los hombres, figurando en primera línea la ley de la población y la tendencia irresistible que lleva al hombre a reproducirse (reproducción que, según Malthus, sigue una progresión geométrica). De esta manera se exceden los medios de subsistencia (que sólo aumentan en progresión aritmética), y es gracias a que el vicio y la miseria obran como medios represivos, como puede mantenerse el equilibrio.

El punto de vista de Malthus tuvo un profundo efecto sobre el pensamiento occidental ya que de él dedujeron sus discípulos consecuencias que el maestro estaba lejos de admitir y prever. Darwin y Wallace dijeron incluso que fue leer a Malthus lo que les condujo a formular la teoría de la evolución.

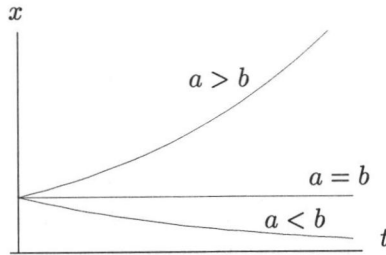


Figura 2.2: Dependiendo del signo de la diferencia $a - b$ ($a > b$, $a = b$ o $a < b$), la función de tipo exponencial $x(t)$ evoluciona de forma distinta: crece indefinidamente hacia infinito, es constantemente igual a x_0 o decrece hacia 0, respectivamente.

cuya única solución, bajo la condición inicial $x(0) = x_0$, resulta ser

$$x(t) = x_0 e^{(a-b)t}.$$

Las diferentes posibilidades vienen descritas en la figura 2.2. Por tanto, si la tasa de nacimientos supera a la de defunciones, el tamaño de la población crece exponencialmente en tiempo, mientras que si la tasa de defunciones supera a la de nacimientos la población se extingue, tiende a su desaparición.

2.1.2 Crítica al modelo

El modelo malthusiano ha sido referencia habitual en demografía (en problemas de evolución de poblaciones, en general); sin embargo, de un análisis detallado se pueden extraer las siguientes conclusiones:

- En el proceso anterior se supone que la probabilidad de que un individuo se reproduzca o muera permanece constante. La predicción que aporta el modelo descansa pues en la hipótesis de que la vida (el comportamiento) y la posibilidad de reproducción de los individuos es independiente, afirmación que no siempre será válida.
- La limitación de la población y la estabilidad de ésta son el resultado de interacciones inhibitorias entre los individuos cuando las densidades son altas. Este modelo no contempla estos factores.
- Es relativamente fácil caer en la cuenta de que un crecimiento, o decrecimiento, de tipo exponencial es poco realista pues a medida que aumenta la población los recursos disminuyen y eso conlleva una menor tasa de crecimiento.

Obviamente, este crecimiento relativo fijo e independiente del tamaño de la población es compatible tan solo con poblaciones tan pequeñas que no haya interacción entre sus miembros. En realidad, el crecimiento de cualquier población está limitada por las restricciones del medio ambiente y la escasez de recursos.

2.2 Otras situaciones regidas por leyes de primer orden

En realidad, el tipo de evolución descrito sólo puede ser observado en algunos experimentos de laboratorio con poblaciones de microorganismos y, aún así, tan sólo en las primeras etapas de su desarrollo. No obstante, la aplicación es bastante amplia. En física, por ejemplo, el problema de valores iniciales (2.1) proporciona un modelo para aproximar la cantidad restante de una sustancia que se desintegra radioactivamente, como veremos más adelante.

2.2.1 Descripción de modelos

- Una ecuación diferencial de primer orden un poco más general

$$\dot{x} = kx + a \quad (2.2)$$

también podría determinar la temperatura de un cuerpo que se enfría ya que la ley de enfriamiento de Newton se formula diciendo que, en un cuerpo que se está enfriando, la rapidez con que la temperatura $T(t)$ cambia es proporcional a la diferencia entre la temperatura del cuerpo y la temperatura constante T_0 del medio que lo rodea. Esto es,

$$\frac{dT}{dt} = k(T - T_0)$$

con k una constante de proporcionalidad. Lógicamente corresponde a (2.2).

- También se rige por una ley de primer orden de tipo (2.2) la modelización de una corriente determinada (la intensidad) que recorre un circuito L-R montado en serie. Ello resulta de la aplicación de la segunda ley de Kirchhoff⁴ que asegura que la suma de las caídas de voltaje a través del inductor, $L \frac{di}{dt}$, y del resistor, iR , es igual a la tensión, $E(t)$, aplicada al circuito (ver figura 2.3(a)). Se obtiene así la ecuación diferencial lineal para la corriente $i(t)$ (a veces llamada respuesta del sistema),

$$L \frac{di}{dt} + Ri = E(t),$$

⁴Gustav Robert Kirchhoff (1824-1887), físico alemán, nació en Königsberg y estudió en la universidad de esa ciudad. Fue profesor de física en las universidades de Breslau, Heidelberg y Berlín. Con el químico alemán Robert Wilhelm Bunsen, desarrolló el espectroscopio moderno para el análisis químico. En 1860 los dos científicos descubrieron el cesio y el rubidio mediante la espectroscopia. Kirchhoff dirigió importantes investigaciones sobre la transferencia de calor y también expuso dos reglas, actualmente conocidas como leyes de Kirchhoff, con respecto a la distribución de corriente en circuitos eléctricos.

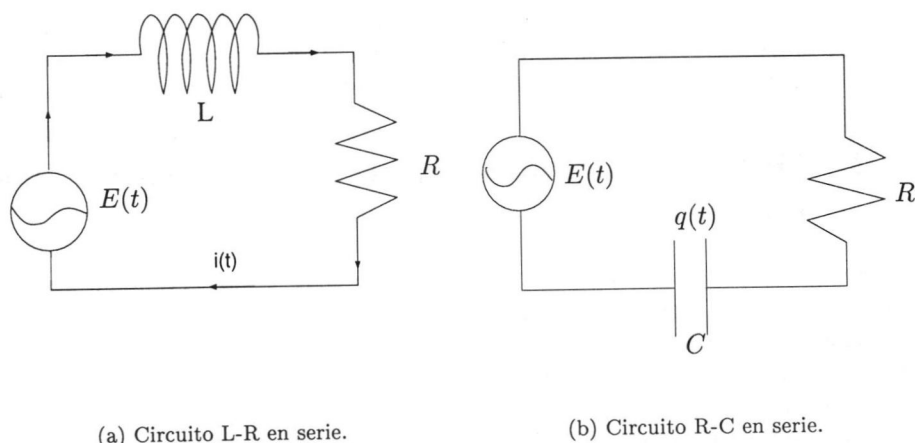


Figura 2.3: Aplicación de las leyes de Kirchhoff.

en donde L y R son constantes conocidas como inductancia y resistencia, respectivamente.

Considerando ahora un circuito R-C montado en serie, y gracias a que la caída de voltaje a través de un condensador de capacidad C está dada por $q(t)/C$ con q la carga, la segunda ley de Kirchhoff para el circuito en serie mostrado en la figura 2.3(b) resulta también del tipo (2.2).

$$Ri + \frac{1}{C}q = E(t)$$

Pero la corriente y la carga están relacionadas por $i = \frac{dq}{dt}$ así que aparece la ecuación diferencial lineal

$$R\frac{dq}{dt} + \frac{1}{C}q = E(t).$$

• En Química, la cantidad restante de una sustancia durante ciertas reacciones también se describe mediante una expresión del tipo (2.2). También se puede utilizar el modelo para describir la concentración en cualquier instante de la mezcla de dos soluciones salinas de concentraciones diferentes que se reúnen, por ejemplo, en un tanque de capacidad conocida. Sea pues $A(t)$ la cantidad de la sustancia disuelta presente en la mezcla en el instante t . En problemas de esta clase, y considerando la situación planteada en la figura 2.4, la rapidez neta con que $A(t)$ varía viene dada por

$$\frac{dA}{dt} = \left(\begin{array}{c} \text{rapidez} \\ \text{entrada} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{c} \text{rapidez} \\ \text{salida} \end{array} \right) = v_e(t)A_0(t) - v_s(t)\frac{A(t)}{V(t)},$$

siendo $v_e(t)$, $v_s(t)$, $A_0(t)$ y $V(t)$ las velocidades de entrada de y de salida de

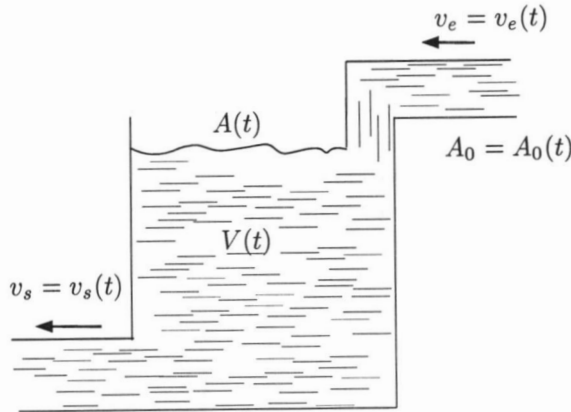


Figura 2.4: Variación de la cantidad de sal en un tanque con una tubería de entrada y otra de salida.

la disolución, la concentración del aporte de sustancia disuelta a la mezcla y el volumen ocupado del tanque en cada instante de tiempo.

Esta ecuación general se simplifica si consideramos v_e , v_s y A_0 como funciones constantes en el tiempo. De este modo, si la velocidad de entrada es superior a la de salida, $v_e > v_s$, el tanque va llenándose y su volumen crece (de hecho, aumenta de forma lineal en el tiempo $V(t) = V_0 + (v_e - v_s)t$, siendo V_0 el volumen inicial de líquido en el tanque); si ambas velocidades son iguales, el volumen del tanque permanece siempre fijo; y si la velocidad de salida es superior a la de entrada, el tanque se va vaciando.

2.2.2 Desintegración de elementos radiactivos

Pasamos en este apartado a analizar con mayor detenimiento un modelo que se describe utilizando la ley malthusiana enunciada en la sección anterior.

Sea $D(t)$ cierta cantidad de sustancia radioactiva y queremos plantearnos cómo evoluciona a lo largo del tiempo. Tradicionalmente se asocia a este problema un modelo de crecimiento exponencial, como el que estamos estudiando, pero donde sólo aparece el término asociado a la desaparición de materia. La ecuación resulta del tipo

$$\begin{cases} \dot{D}(t) &= -\lambda D(t) \\ D(0) &= D_0 \end{cases}$$

donde λ denota la constante de desintegración, o coeficiente de radioactividad del elemento, y D_0 representa la cantidad inicial de material. Así diremos que mientras más grande sea λ , mayor es la actividad del elemento. Es fácil

comprobar que

$$D(t) = D_0 e^{-\lambda t}$$

resuelve el problema de valores iniciales planteado y, por tanto, la cantidad presente de este elemento decrece exponencialmente como función del tiempo (obsérvese que, en realidad, nunca llega a anularse totalmente).

La solución anterior requiere el conocimiento de D_0 para obtener una expresión que describe la evolución de $D(t)$. De hecho, las técnicas de estudio del elemento radioactivo se basan en las propiedades de las soluciones. En efecto, determinemos el tiempo T necesario para que la cantidad de una sustancia radioactiva se reduzca a la mitad. Debe ser

$$\frac{D(t+T)}{D(t)} = \frac{1}{2}.$$

Por tanto,

$$\frac{D_0 e^{-\lambda(t+T)}}{D_0 e^{-\lambda t}} = \frac{1}{2}.$$

Luego

$$e^{-\lambda T} = \frac{1}{2}$$

y tomando logaritmos resulta

$$T = \frac{\ln 2}{\lambda}.$$

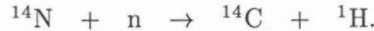
Este valor es constante e independiente del instante t de tiempo que se considere. T es llamada semivida del elemento radioactivo y se calcula de forma inmediata a partir de la constante de desintegración del elemento λ . Por esta razón, el índice de radiactividad de un elemento se expresa a veces a partir de su semivida. Mientras más pequeña sea la semivida de un elemento más activo resulta ser, así que, de algún modo, resulta una medida de estabilidad de la sustancia radioactiva. Por ejemplo, mientras que el radio tiene una semivida de 1700 años, el ^{238}U tiene una semivida de unos 4500000 años que indica que este elemento es relativamente estable y se presenta en la naturaleza.

Basándose en las propiedades de este tipo de elementos, el químico Willard Libby⁵ ideó, alrededor de 1950, un método para determinar la edad aproximada de los fósiles. Este trabajo le llevó a conseguir el Premio Nobel de química de 1960 y ha sido utilizado para determinar la antigüedad del mobiliario de madera hallado en las tumbas egipcias así como de las envolturas de lienzo de los manuscritos del Mar Muerto, etc.

La teoría se basa en los siguientes hechos:

⁵Willard Frank Libby (1908-1980), químico estadounidense, premiado con el Nobel en 1960, que desarrolló el método de datación del carbono 14. Nació en Grand Valley, Colorado, y estudió en la Universidad de California en Berkeley. Con el estallido de la II Guerra Mundial se vio comprometido en la investigación del proyecto de la bomba atómica. Fue profesor de química en la Universidad de Chicago, y trabajó en el Instituto de Estudios Nucleares. Después Libby fue miembro de la Comisión de Energía Atómica de los Estados Unidos (AEC), pero volvió a la enseñanza en 1959, como profesor de química en la Universidad de Los Ángeles. En 1962, fue nombrado director del Instituto de Geofísica y Física Planetaria. También realizó estudios sobre el tritio, el isótopo radioactivo del hidrógeno.

- En las capas altas de la atmósfera se produce la siguiente reacción nuclear



Es decir, la incidencia de un neutrón sobre una molécula de nitrógeno produce una molécula de ^{14}C , que es un elemento radiactivo, y otra de hidrógeno.

- La proporción existente entre el ^{14}C y el carbono ordinario en la atmósfera (el isótopo ^{12}C) ha permanecido constante a lo largo de miles de años ($p = \frac{[^{14}\text{C}]}{[^{12}\text{C}]}$).
- Todos los seres vivos asimilan, directa o indirectamente, los dos tipos de moléculas de carbono en proporciones idénticas a las de la atmósfera. Cuando el organismo muere deja de asimilar carbono y sólo el proceso de desintegración continúa. Así, comparando la proporción de ^{14}C que hay en un fósil con la proporción constante encontrada en la atmósfera es posible encontrar una estimación razonable de su edad.
- La semivida del ^{14}C es de 5600 años.

Con las bases expresadas, el método de determinación de la edad de un fósil F se basa en tomar una medida cuidadosa de la cantidad de ^{14}C presente en un fragmento de tejido muerto D_0 . Suponemos que $t = 0$ es el momento presente y \tilde{T} ($\tilde{T} < 0$) el instante en que el ser vivo que originó al fósil murió. El proceso de desintegración obedece la ley

$$D(t) = D_F e^{-\lambda(t-\tilde{T})}, \quad t > \tilde{T}$$

donde D_F representa la cantidad de ^{14}C cuando se inicia la desintegración (esto es, $D(\tilde{T}) = D_F$). Pero como $D(0) = D_0$ representa la cantidad de ^{14}C presente en el tejido muerto, podemos deducir que

$$\frac{D_0}{D_F} = e^{\lambda\tilde{T}},$$

$$\tilde{T} = \frac{1}{\lambda} \ln \left(\frac{D_0}{D_F} \right)$$

donde λ es un valor conocido en función de la vida media del elemento ($\lambda = \frac{\ln 2}{T} = 0.0001238$).

El valor de D_F teóricamente podría obtenerse tomando directamente una muestra del fósil y midiendo la cantidad de ^{12}C que resulta un dato conocido, pues al no desintegrarse permanece constante en el tiempo, ya que entonces $D_F = p[^{12}\text{C}]$. Sin embargo surgen problemas para discernir entre el isótopo 12 y el isótopo 14 del carbono e incluso para distinguir entre la radiactividad procedente del ^{14}C y la procedente de otros posibles elementos radiactivos presentes en el tejido o incluso en el propio laboratorio. Por este tipo de razones técnicas

el método sólo ofrece resultados aceptables si $D_0 \geq 0.001D_F$, lo que equivale a estudiar fósiles de menos de 55000 años, aproximadamente. Otros métodos más recientes, usando aceleradores de partículas, permiten separar directamente el ^{14}C del ^{12}C con lo cual los resultados son más precisos, permitiendo el estudio de la edad de fósiles u objetos de hasta 100000 años.

Otras técnicas isotópicas, tales como el uso de ^{40}K y ^{40}Ar , permiten valorar edades de estratos geológicos volcánicos de hasta varios millones de años. A veces también es posible emplear métodos no isotópicos, que se basan en el empleo de aminoácidos.

2.3 El modelo logístico

2.3.1 Descripción

Uno de los modelos más conocidos en los que aparece una regulación de la densidad y que, por consiguiente, postula una tasa de crecimiento relativo variable, es aquel en el que dicha tasa decrece linealmente como función de $x(t)$. La ecuación que determina la evolución de la población vendría expresada por

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - bx \rightarrow \dot{x} = ax - bx^2,$$

siendo a y b constantes positivas. Este modelo describe un proceso que depende de la posibilidad de encuentro entre los miembros de la especie, siendo éste un factor que reduce el crecimiento previsto a partir de la tasa de reproducción.

Si $a \neq 0$, la ecuación se vuelve a escribir de modo ligeramente distinto, pero con una estructura que resulta más conveniente desde el punto de vista del estudio de la evolución de poblaciones. Así, si elegimos $r = a$ y $K = \frac{a}{b}$ tenemos

$$\dot{x}(t) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (2.3)$$

Es inmediato notar que el segundo miembro representa una parábola abierta hacia abajo, que alcanza su máximo en el punto $x = \frac{K}{2}$ para un valor de $\frac{rK}{4}$.

La ecuación, escrita de este modo, suele denominarse *ley de crecimiento logístico o ecuación logística* y fue introducida por primera vez por el matemático y biólogo holandés P. F. Verhulst. En ella se observa que el crecimiento exponencial, dado por el factor $rx(t)$, es amortiguado por el término $\frac{rx^2}{K}$ que, de alguna manera, es un término de competición o de fricción social proporcional al número de posibles encuentros entre individuos. Podríamos decir que r representa la tasa de reproducción potencial en ausencia de elementos inhibitorios como las limitaciones medioambientales. Si además analizamos el signo del segundo miembro de (2.3), una población que inicialmente tiene menos de K individuos ($x_0 < K$) crece indefinidamente pero no llega a alcanzar ese valor (pues en ese instante $\dot{x}(t) = 0$). Análogamente se razona si $x(t) > K$ (obsérvese la figura 2.6). Así pues, frente al modelo malthusiano en que las soluciones presentaban un comportamiento exponencial, las curvas obtenidas con este modelo

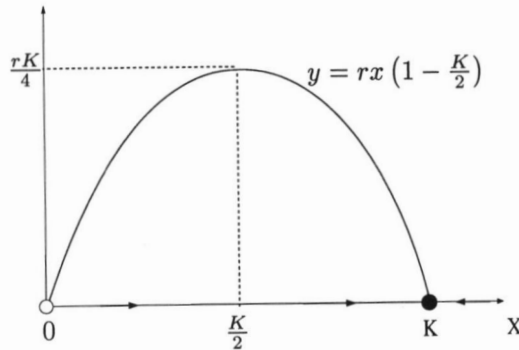


Figura 2.5: Gráfica de la parábola que marca el crecimiento absoluto del modelo logístico.

logístico son acotadas, tendiendo hacia K , el nivel de saturación o capacidad máxima del medio y vendrá determinada por la cantidad de alimentos, de espacio, de los depredadores presentes en el habitat y otras causas⁶.

En este caso concreto, el comportamiento de las soluciones de la ecuación logística puede ser descrito de forma exacta ya que por el método de separación de variables resulta

$$\frac{dx}{x(K-x)} = \frac{r}{K} dt,$$

e integrando, a partir de una descomposición previa en fracciones simples del primer miembro de la igualdad anterior,

$$\log|x| - \log|x - K| = rt + c \quad (2.4)$$

donde c es una constante arbitraria que quedará determinada a partir de la condición inicial $x(0) = x_0$, obtenida experimentalmente, que suele acompañar a la ecuación (2.3).

La principal dificultad a la que nos enfrentamos a la hora de intentar obtener una fórmula explícita que describa el comportamiento de la población en un instante de tiempo arbitrario t es la presencia de la función valor absoluto. En $\log|x|$ no ofrece ningún problema ya que estamos suponiendo que, gracias a la interpretación del problema, $x(t) > 0$ para cualquier instante de tiempo. En cambio, vamos que tener que distinguir dos casos para que $\log|x - K|$ esté siempre bien definido.

⁶Si realizamos el cambio de variables $N' = \frac{N}{K}$, $\tau = rt$, conseguimos que la ecuación (2.3) pueda ser escrita como $\frac{dN'}{dt} = N'(1 - N')$, donde las nuevas variables dependientes e independientes están definidas sin dimensión—en la sección 2.6.2 se realiza con detalle este proceso.

La magnitud de la población depende en consecuencia de K , mientras que la dinámica, la respuesta al cambio, depende sólo de r —de hecho, un valor de tiempo característico para este sistema es $t_r = \frac{1}{r}$.

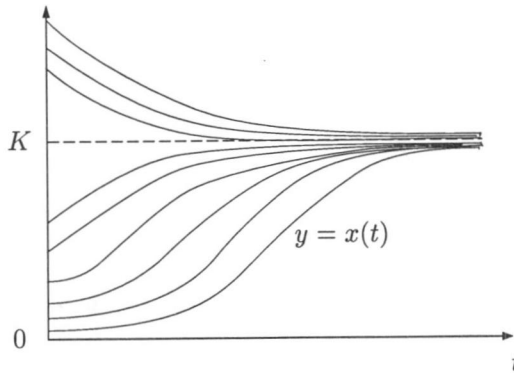


Figura 2.6: Soluciones a la ecuación logística.

(i) Si $x > K$, entonces la expresión (2.4) se escribiría como

$$\log \frac{x}{x - K} = rt + c.$$

Y, despejando la variable x , obtenemos

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

donde la constante c queda determinada a partir del dato inicial, $c = 1 - \frac{K}{x_0}$.

(ii) Si $x < K$, (2.4) se escribe como

$$\log \frac{x}{K - x} = rt + c,$$

y las soluciones asociadas

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

con $c = 1 + \frac{K}{x_0}$.

Se concluye que, en cualquier caso, las soluciones de la ecuación logística se pueden escribir como

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)}. \quad (2.5)$$

Las curvas asociadas a las soluciones, dependiendo del valor de x_0 son las que aparecen en la figura 2.6.

Hay dos soluciones constantes $x(t) = 0$ y la $x(t) = K$. Las soluciones del tipo (2.5) normalmente se llaman *de crecimiento logístico*, *curvas logísticas* o *sigmoides*.

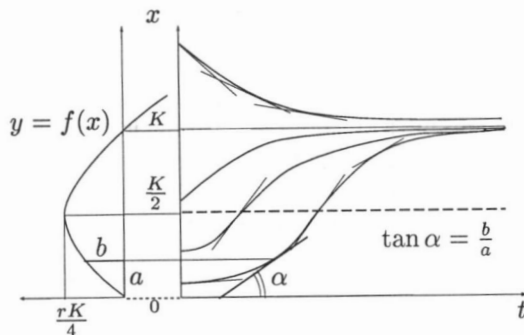


Figura 2.7: Método de las isoclinas: obtención de las curvas sigmoideas, solución al modelo logístico.

2.3.2 Estudio gráfico de las soluciones

Otra forma de obtener las soluciones sin necesidad de resolver la ecuación es mediante el llamado *método de las isoclinas*. Este procedimiento consiste en deducir la gráfica asociadas a las curvas solución a partir de la que describe el comportamiento de la tasa de crecimiento absoluto, esto es, de la derivada.

En la figura 2.7 se va ilustrando este proceso. Hacemos coincidir pues el eje de ordenadas del cuadrante donde se van a representar las soluciones, con el eje de abscisas asociados a la representación del crecimiento absoluto. Para ello tenemos que girar 90 grados esta última gráfica.

Sea entonces $f(x) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ con $r, K > 0$. $(t, x(t)) \in \mathbb{R}^2$ es un punto que verifica la ecuación diferencial (2.3), esto es,

$$\dot{x}(t) = f(x(t)).$$

O de otra forma, la pendiente de la tangente a la curva x en el instante t viene dada por $f(x(t))$. Sabemos también, por el teorema de existencia y unicidad, que por cada punto del plano pasa una única solución. Se deduce de ello que, para cada valor de x constante, la *inclinación* de todas las rectas tangentes a las curvas coincide. La línea marcada en la figura de forma discontinua, y asociada a la recta constante $x = \frac{K}{2}$ nos ofrece el umbral de máxima pendiente y, por tanto, determina la presencia de un punto de inflexión sobre todas aquellas soluciones cuyo punto de partida x_0 está situado por debajo de este nivel.

La construcción de estas soluciones paso a paso se expone a continuación.

1. Partimos de un dato inicial x_0 y calculamos el valor $f(x_0)$ que coincidirá con la pendiente de la recta tangente a la curva solución en ese punto.
2. Dibujamos, en un entorno de ese punto, un fragmento de curva cuya tangente es dicha recta. Elegimos ahora otro punto de la curva solución construida y repetimos el procedimiento. De esta forma vamos determinando

la solución con mayor o menor precisión según sea la distancia marcada entre los puntos de elegidos.

3. Si $x_0 > K$, entonces $f(x_0) < 0$, luego la función $x(t)$ será decreciente. Además, si aumentamos el valor del dato inicial, la inclinación de la recta en ese punto será también mayor en valor absoluto (esto es, más negativa). A medida que vamos construyendo la solución, este valor absoluto de la pendiente tiende a decrecer hasta aproximarnos a cero.
4. Si $x_0 = 0$ ó $x_0 = K$, entonces $f(x_0) = 0$, luego la solución de la ecuación diferencial será una función constante e igual en cada caso al dato inicial.
5. Si $0 < x_0 < K$, tendremos que distinguir dos casos según que dicho valor sea mayor o menor que $K/2$.
 - (a) Así, por encima de ese punto, el procedimiento es el mismo que venimos utilizando. $f(x_0)$ es siempre positivo, luego la solución crece, aunque la pendiente va tomando valores cada vez más pequeños y no se alcanza el valor de cero para un tiempo finito.
 - (b) En cambio, por debajo de ese punto tenemos que hacer un análisis un poco más detallado ya que la pendiente de las rectas tangentes irá aumentando hasta alcanzar el valor de máxima inclinación, a partir del cual se irán comportando como en el caso anterior. Todas esas curvas (*sigmoides*) presentarán un punto de inflexión sobre la recta punteada, donde cambia el carácter de la función.

Este análisis de isoclinas podemos hacerlo, en general, para otros tipos de función $f(x)$ pero el procedimiento es similar. A partir de él, podemos estudiar el carácter de los puntos de equilibrio $x_e = 0$ y $x_e = K$. En este caso, el modelo presenta un punto de equilibrio inestable en el cero y otro estable para el valor K o, más precisamente, asintóticamente estable. En ausencia de otros factores, la población tiende pues a evolucionar hacia este valor.

2.3.3 Crítica al modelo logístico

Analizamos ahora las bases sobre las que descansa el modelo logístico desde el punto de vista ecológico (consúltense la referencia [33] para un desarrollo más amplio de estos aspectos), de este modo se podrá tener una idea clara sobre las limitaciones en su aplicabilidad.

- Los factores medioambientales abióticos son suficientemente constantes para que no afecten a las tasas de crecimiento y muerte, esto es, al parámetro r .
- Las interacciones entre los individuos están descritas sólo por la saturación del medio en que viven. Esta saturación afecta a los individuos por igual. No podemos hacer esta hipótesis por tanto para individuos que tienden a agruparse, en lugar de distribuirse uniformemente por el habitat que ocupen.

- La respuesta de la situación planteada en la tasa de crecimiento es instantánea. Para solucionar este problema basta introducir el tiempo de respuesta del sistema al estímulo en el modelo, en este caso representaría el periodo de maduración de los individuos de la especie. La ecuación resultaría entonces del tipo

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right],$$

que ya fue introducida y tratada por Hutchinson (1948) y Wangersky & Cunningham (1957). En las referencias [28], [31] y otros muchos podemos encontrar un desarrollo exhaustivo de esta generalización del modelo logístico tanto en lo que se refiere la dinámica de poblaciones como a la respuesta del organismo a las enfermedades u otras muy diversas situaciones.

- La población tiene, y mantiene, una distribución de edades estables. Renunciamos también a considerar efectos estacionales.
- Las hembras encuentran al macho con fines reproductivos siempre en la misma proporción, incluso con densidades bajas. En cambio, en muchas especies las dificultades de encontrar pareja (densidad baja) impide a la población llevar a cabo toda la reproducción potencial, pudiendo incluso producirse una mayor tasa de mortalidad que de natalidad. Este fenómeno suele ser denominado *efecto Allee* y, como veremos en la próxima sección, es fácil tenerlo en cuenta en posteriores modificaciones del modelo.
- La capacidad de soporte del medio es independiente del tamaño de la población en el pasado.

De todos modos, y con sus limitaciones, es un modelo de prueba que ha sido ampliamente utilizado. Además, se ha ensayado con total éxito para ajustar las curvas teóricas obtenidas a los datos de crecimiento real de determinadas poblaciones de organismos simples en laboratorio. Así, Gause (1934) lo consiguió con un cultivo de *Paramecium caudatum*, Lotka experimentó con colonias de bacterias *E. Coli* y poblaciones de *Drosophila*, Odum (1959) ajustó con este modelo un cultivo de lúpulo...

2.4 El efecto Allee: modelos despensatorios

Hay pocas especies que cuyo crecimiento se ajuste correctamente al de un modelo logístico. De hecho la variación de una población en la naturaleza rara vez es tan *suave* y tan *continuo* como sugieren las curvas sigmoides. Ello nos sitúa en la necesidad de estudio de otros modelos que recojan ésta y otras de las características a las que antes hacíamos referencia.

No obstante, resultados de carácter experimental demuestran que muchas especies se ajustan a un modelo de crecimiento cuya tasa de carácter absoluto,

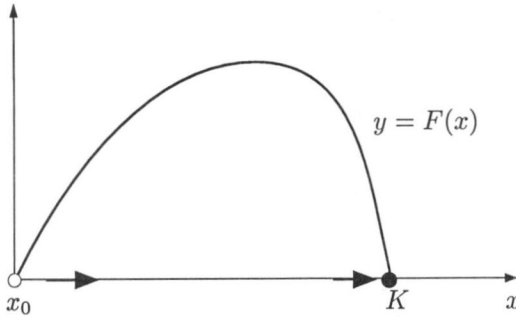


Figura 2.8: Modelo de compensación. Estabilidad de los puntos de equilibrio.

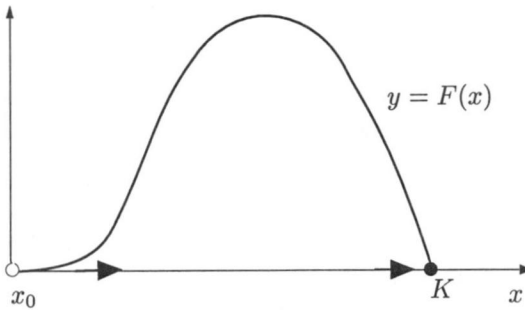


Figura 2.9: Crecimiento absoluto asociado a un modelo despensatorio.

sin llegar a corresponder a una parábola, mantiene sus características básicas: función cóncava, creciente que alcanza un valor determinado y decreciente a partir de él. La diferencia fundamental es que no se trata de representaciones simétricas. La idea a la que nos referimos se recoge en la figura 2.8 y los modelos que se ciñen a ella reciben el nombre de *modelos de compensación*. Podríamos describir estas curvas como parábolas “*inclinadas*” hacia la derecha o hacia la izquierda, recogiendo así el hecho real de tasas de crecimiento absoluto menores para valores pequeños de población que las que se obtienen para un modelo logístico.

Para el fenómeno conocido como efecto Allee se proponen también otras curvas $f(x)$ que, si bien no tienen una expresión analítica clara, se determinan a partir de datos experimentales recogidos de la observación de individuos de la especie objeto de estudio. Así, el hecho de que la capacidad de reproducción sea pequeña para valores donde la densidad de población es escasa, puede aparecer reflejado en curvas como la de la figura 2.9, de tipo *despensatorio*, en las que aparece un punto de inflexión, indicando un valor en que la población ya es suficiente para que dejen de aparecer dificultades a la hora de encontrar pareja para la reproducción. Hay un cambio cualitativo importante en el comportamiento de la curva de crecimiento absoluto.

En cualquiera de los dos casos anteriores es útil observar que aparecen siem-

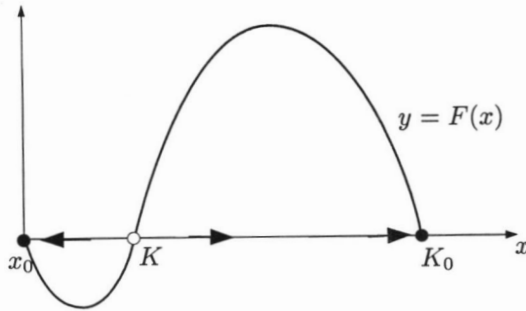


Figura 2.10: Modelo crítico de crecimiento despensatorio. Nótese la necesidad de un nivel mínimo de población para que la especie no se extinga.

pre dos valores de equilibrio para la población $x = 0$ y $x = K$, que resultan ser estables, estudiando las líneas de flujo sobre la recta de fases (esto es, el sentido de las flechas), análogamente a como procedíamos con el modelo logístico.

Sin embargo, para ciertas especies, es incuestionable la presencia de un determinado número de individuos K_0 para que la población no esté destinada a extinguirse. Este peligro de desaparición afecta, por ejemplo, a determinados mamíferos como los osos panda, los rinocerontes y las grandes ballenas. Funciones que recogen esta característica tienen una representación del tipo 2.10 y reciben el nombre de curvas (o fenómenos) *de despensación crítica*. En esta situación aparece un nuevo valor de equilibrio $x = K_0$, inestable, mientras que el origen se describe ahora como un valor estable.

Así, una curva de tipo logístico se ajusta bien en especies que poseen mecanismos para asegurar el encuentro con fines reproductivos, como los delfines que aseguran el apareamiento mediante llamadas sonoras en la época de celo, para su localización exacta. En términos generales, se ajustan bien a especies correspondientes al medio marino o a los mamíferos.

Las curvas de tipo despensatorio modelan la evolución de poblaciones en las que no existe facilidad de encuentro para que la población subsista, por ejemplo, ciertas especies migratorias.

2.5 Análisis de la tasa de crecimiento relativo

Además de estudiar la curva $y = f(x)$ de crecimiento absoluto de la población, puede resultar de interés analizar la tasa de crecimiento relativo de la especie en virtud de que el efecto Allee considerado sea mayor o menor.

Partimos de la ecuación $\dot{x} = f(x)$, la tasa de crecimiento relativo de la especie viene descrita por el cociente $\frac{f(x)}{x}$. Observando, por ejemplo, la figura 2.11 vemos que para un valor cualquiera de población x , el cociente $\frac{\dot{x}}{x} = \frac{f(x)}{x}$ marca la tangente del ángulo $\alpha(x)$, limitado por el origen de coordenadas y el punto $(x, f(x))$.

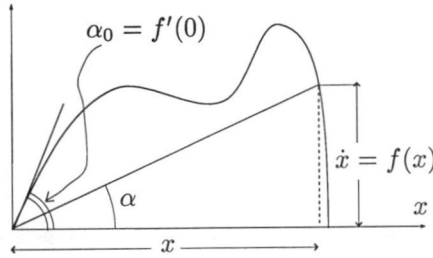


Figura 2.11: ¿Cómo analizar la tasa de crecimiento relativo a partir de las curvas de crecimiento absoluto?

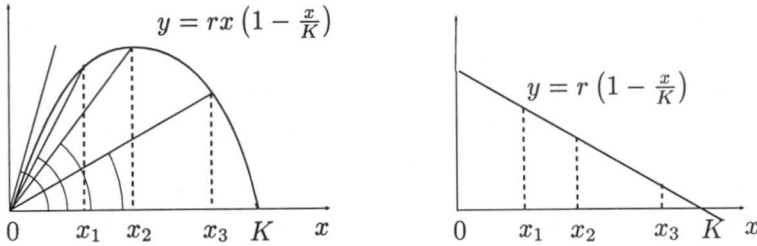


Figura 2.12: Tasa de crecimiento relativo en un modelo logístico.

Queremos representar, a partir de las curvas $y = f(x)$, el crecimiento relativo de la población $x(t)$ o, lo que es lo mismo, $y = \tan \alpha(x)$. Puesto que la función tangente es monótona creciente en el intervalo $[-\frac{\pi}{2}, \frac{\pi}{2}]$ (en el que aseguramos su continuidad), podríamos reducir nuestro análisis al estudio de la curva $y = \alpha(x)$, puesto que el carácter cualitativo de esta última gráfica coincide con el de su tangente y , y por tanto, con la función de crecimiento relativo. Cómo se realiza este proceso aparece ilustrado en la figura 2.11 para un modelo descrito por una curva de crecimiento absoluto arbitraria $f(x)$.

Analicemos ahora, más precisamente, la obtención de estas curvas para los modelos de crecimiento que estamos estudiando. De esta forma, asociado al crecimiento logístico, la curva de crecimiento relativo se reduce a una recta de expresión $y = r(1 - \frac{x}{K})$, como aparece reflejado en la figura 2.12.

No obstante, aunque no tengamos una expresión analítica para la función de crecimiento relativo siempre podemos deducir su comportamiento cualitativo. De este modo, para modelos de tipo compensatorio, la gráfica 2.13 se puede describir como una función monótona decreciente que parte de un determinado valor inicial—marcado por $f'(0)$ la pendiente de la tangente en el origen— y, a partir de ahí, va disminuyendo hasta anularse cuando el tamaño de población coincide con la capacidad de soporte máxima del medio, aunque esta disminución no es lineal como antes.

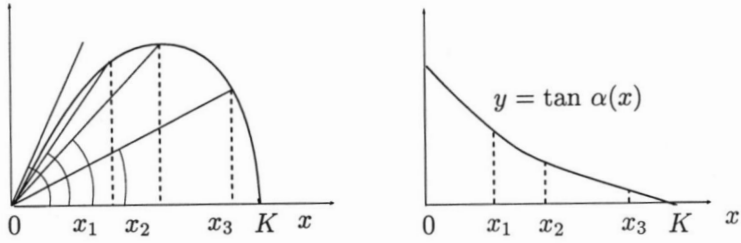


Figura 2.13: Tasa de crecimiento relativo para un modelo asociado a un crecimiento compensatorio.

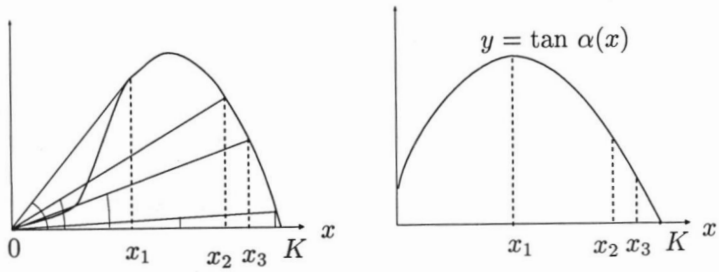


Figura 2.14: Tasa de crecimiento relativo en un modelo despensatorio.

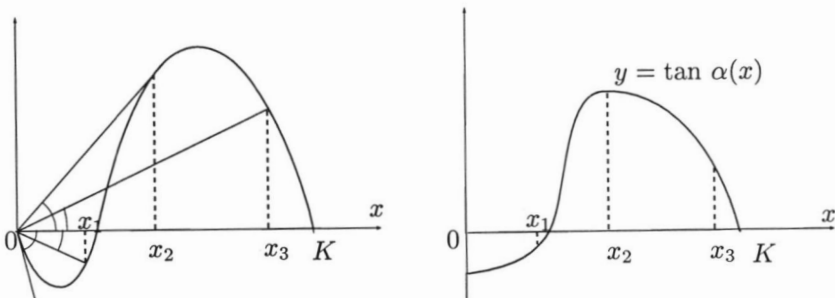


Figura 2.15: Evolución de la tasa de crecimiento relativo para la despensación crítica.

Las gráficas 2.14 y 2.15 ofrecen la evolución del crecimiento relativo de la población para modelos de tipo despensatorio. Ambas curvas son crecientes hasta alcanzar un valor máximo asociado a un determinado tamaño de población, y a partir de ahí disminuye hasta hacerse cero cuando la especie se desarrolla al alcanzar la capacidad de soporte máxima del medio. La única diferencia consiste en que para el caso despensatorio no crítico el crecimiento relativo es siempre positivo, mientras que, si la despensación es crítica, hasta no llegar a un determinado nivel el crecimiento relativo no comienza a tomar valores positivos.

En temas posteriores, haremos uso de las gráficas de crecimiento relativo que hemos ido deduciendo en esta sección.

2.6 Análisis dependiente de parámetros: el modelo de Ludwig

2.6.1 Descripción del modelo

Utilizaremos ahora un modelo concreto como ejemplo para estudiar de forma general una situación dependiente de parámetros, donde aparecen cambios en la estabilidad de los puntos de equilibrio produciéndose fenómenos de bifurcación y catástrofes. Estas circunstancias pueden aparecer, con cierta frecuencia, en el análisis dinámico de un problema y su interpretación suele tener una importancia determinante.

Modificaremos una situación que se ajusta a un modelo logístico. En ciertas ocasiones, una población que se ajusta a un crecimiento de este tipo puede verse afectada negativamente por la presencia de otros individuos que no tienen su existencia ligada a la de los primeros pero que, de alguna manera, se aprovechan de su presencia. Un modelo de este tipo fue propuesto en 1978 por D. A. Ludwig, y desarrollado en el trabajo referenciado como [24], para estudiar una población de larvas que estaban desfoliando ciertos bosques de abetos canadienses. Estas larvas, junto con otras, sirven de alimento a determinados pájaros. Estos últimos no tienen su vida ligada a aquellas larvas, pues potencialmente pueden migrar con facilidad en busca de otro alimento, aunque en su presencia son sus depredadores naturales. Ludwig propuso el siguiente modelo para la población $x(t)$ de las larvas,

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - p(x) \quad (2.6)$$

donde r es la tasa de reproducción potencial de las larvas y K es la capacidad de soporte del medio, que en este caso depende de forma natural de la densidad del follaje disponible en los árboles. El término $p(x)$ es considerado el término de depredación por parte de los pájaros y tan solo puede ser descrito en base a consideraciones cualitativas. En la situación planteada son plausibles las siguientes afirmaciones.

- Si $x(t)$ es nulo o próximo a cero los pájaros no pueden alimentarse de las

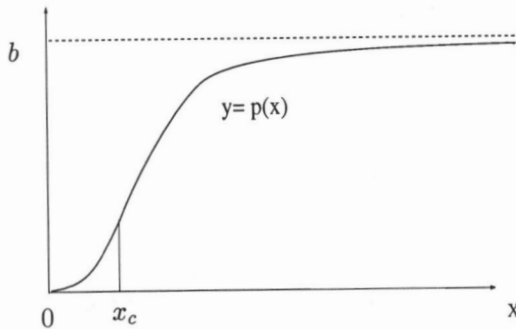


Figura 2.16: Término asociado a la depredación por parte de los pájaros en el modelo de Ludwig.

larvas y se buscan otro alimento o se van del bosque en cuestión. Parece, por tanto, razonable que $p(0) = 0$.

- Los pájaros empiezan a acudir al bosque a partir del momento en que ello les “sea rentable”, es decir que se alcance cierto valor crítico x_c en la población de larvas. Esto nos lleva a postular que la función $x \mapsto p(x)$ tiene un punto de inflexión próximo o igual a x_c , donde la derivada (la velocidad a la que acuden los pájaros) pasa de ser creciente a ser decreciente o al revés (i.e. la intensidad con la que acuden cada vez es mayor o menor).
- Suponiendo que la población de larvas fuese muy grande, dado el tamaño de los pájaros y dado que éstos tienen una capacidad limitada de depredación, la aplicación $x \mapsto p(x)$ debe ser una función acotada (luego la intensidad con la que acuden cada vez es menor).

Naturalmente existe una infinidad de funciones con las propiedades descritas anteriormente. En base a este tipo de consideraciones y a otras similares, se pueden proponer varias⁷. Nosotros consideraremos como función tipo en la expresión (2.6)

$$p(x) = \frac{bx^2}{a^2 + x^2},$$

cuya gráfica aparece en la figura 2.16.

En consecuencia el modelo de Ludwig se describe mediante la ecuación

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{bx^2}{a^2 + x^2}. \quad (2.7)$$

⁷Como aparecen recogidas en la página 137.

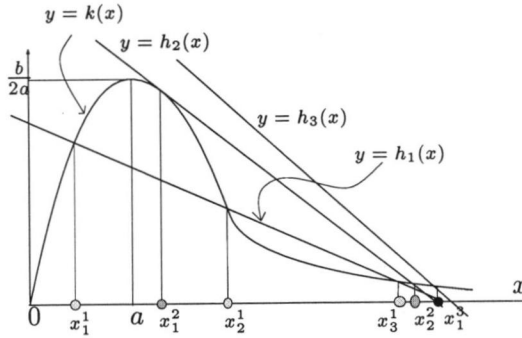


Figura 2.17: Posiciones relativas entre $h(x)$ y $k(x)$.

2.6.2 Reducción de parámetros: adimensionalización

La idea inicial será, como siempre, la determinación de los estados de equilibrio de la ecuación para deducir a partir de ahí la evolución a largo plazo de la población de larvas y, por tanto, su crecimiento o disminución.

Para empezar, escribimos la ecuación (2.7) en la forma

$$\dot{x} = x \left(r - \frac{rx}{K} - \frac{bx}{a^2 + x^2} \right) = xg(x),$$

lo que ya señala el origen como un primer punto de equilibrio. Queremos ahora estudiar las raíces de la ecuación $g(x) = 0$. Para ello expresamos $g(x)$ como diferencia de dos funciones $g(x) = h(x) - k(x)$, donde

$$h(x) = r \left(1 - \frac{x}{K} \right),$$

$$k(x) = \frac{bx}{a^2 + x^2} = \frac{p(x)}{x}.$$

El análisis se reduce, pues, a estudiar los puntos de corte entre ambas funciones: la gráfica de $h(x)$ es una recta con pendiente negativa y la de $k(x)$ es una representación de los valores de las pendientes de las rectas tangentes a la curva $p(x)$ en cada punto. Como se puede observar en la figura 2.17⁸ para cada pareja de parámetros a y b existen tres posiciones relativas distintas entre ambas funciones. Un estudio analítico es complicado ya que exige determinar las raíces de polinomios de tercer grado que dependen de cinco parámetros, así que nos limitaremos a realizar un estudio de carácter gráfico.

⁸Aquí para la escala de colores es diferente ya que, al no distinguir un eje para representar cada uno de los puntos de corte, asociamos distintos tonos de grises—de más claro a más oscuro en el orden que se indica— para los valores de equilibrio que se deducen de la intersección entre $y = h_1(x)$, $y = h_2(x)$ e $y = h_3(x)$ con la curva $y = k(x)$.

Dada la complejidad de la ecuación es habitual el usar un método que permita disminuir el número de parámetros *significativos* de la ecuación. Uno de los métodos más utilizados es el de la adimensionalización del sistema. Este proceso consiste en buscar una serie de cambios de variables (esto es, cambios de escala), tales que el sistema pueda ser descrito en términos sin dimensión, que no se expresan en ninguna unidad de medida.

Su base consiste en definir nuevas constantes y variables a partir de las anteriores y de ciertos parámetros predeterminados teniendo en cuenta como idea fundamental, que sólo se pueden sumar magnitudes de la misma dimensión. Como notación, utilizaremos los corchetes $[\cdot]$ para indicar la dimensión de una determinada magnitud. Razonemos, entonces, como construir los cambios de escala en (2.7).

$$\frac{[x]}{[t]} = [\dot{x}] = \left[rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) \right] = \left[\frac{bx^2}{a^2 + x^2} \right].$$

Igualando la primera y la última expresión de esa cadena de igualdades, y teniendo en cuenta la observación anterior, se puede deducir que

$$[a^2] = [x^2] \Rightarrow [x] = [a],$$

$$[1] = 1, \Rightarrow [x] = [K] \Rightarrow [r] = [t]^{-1}$$

Por otro lado,

$$[b] = \frac{[x]}{[t]} \Rightarrow [t] = \frac{[a]}{[b]}$$

Si escribimos

$$u = \frac{x}{a}, \quad \tau = \frac{b}{a}t$$

resulta que $[u] = [\tau] = 1$, con lo que ahora tanto las variables independientes como las dependientes no tienen dimensión.

Efectuando todos esos cambios, la ecuación anterior se escribe

$$\frac{du}{d\tau} = su \left(1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = g(u; s, q).$$

donde s y q son dos nuevos parámetros que quedan determinados a partir de los anteriores.

$$s = \frac{ar}{b}, \quad q = \frac{K}{a} \tag{2.8}$$

Nótese que hemos pasado del estudio de una ecuación con cuatro parámetros (r, a, b, K) a otra con tan sólo dos (s, q) . Además, es inmediato comprobar que estos dos nuevos parámetros carecen, como todos los términos de la ecuación, de dimensión.

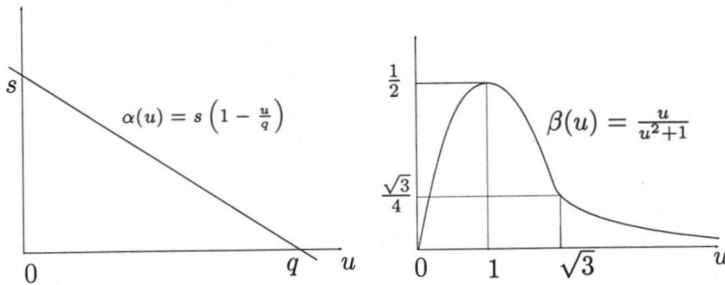


Figura 2.18: Representación gráfica de $\alpha(u)$ y $\beta(u)$, respectivamente.

2.6.3 Estabilidad de los puntos de equilibrio

El estudio cualitativo de las soluciones de esta ecuación comienza, de nuevo, estudiando los posibles puntos estacionarios. Aparte de la solución $u = 0$, las demás soluciones satisfacen la igualdad

$$\begin{aligned}\alpha(u) &= s \left(1 - \frac{u}{q}\right) \\ \beta(u) &= \frac{u}{1 + u^2}.\end{aligned}\tag{2.9}$$

En este caso la ecuación resultante sería una ecuación algebraica de tercer grado cuyas raíces son difíciles de expresar y de analizar. Trataremos pues de representar las gráficas de las funciones $\alpha(u)$ y $\beta(u)$. El problema se ha reducido bastante ya que la función α no es sino una recta que corta los ejes en los puntos $(q, 0)$ y $(0, s)$, mientras que β no depende de ningún parámetro y es una función cuya gráfica aparece en la figura 2.18. Nos servirá de referencia, en lo que sigue, el punto $(\tilde{s}, \tilde{q}) = \left(\sqrt{3}, \frac{\sqrt{3}}{4}\right)$ correspondiente al único punto de inflexión presente en la curva $y = \beta(u)$, o más exactamente la pareja de parámetros (\tilde{s}, \tilde{q}) correspondientes a los cortes con los ejes de coordenadas de la recta tangente a $\beta(u)$ en ese punto.

Se observa inmediatamente que, dependiendo de las constantes s y q , pueden existir uno, dos o tres puntos de corte entre las gráficas de las funciones $y = \alpha(u)$ e $y = \beta(u)$ y, por tanto, el mismo número de soluciones de la ecuación (2.9).

Estudiando el signo de la derivada en torno a los puntos de equilibrio podemos determinar la estabilidad o inestabilidad de dichos puntos, deduciendo fácilmente que en el caso de la aparición de un único punto de corte, éste es siempre estable, mientras que en los demás casos siempre aparece uno que es inestable.

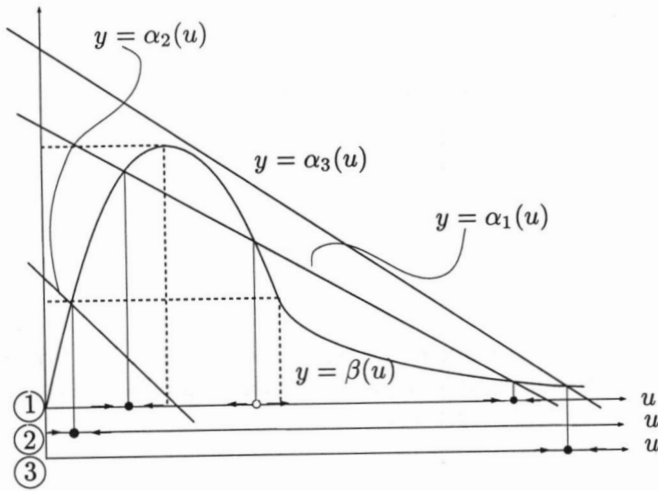


Figura 2.19: Posiciones relativas de $\alpha(u)$ y $\beta(u)$, correspondientes a la existencia de uno o tres puntos de corte. Estabilidad de los puntos de equilibrio.

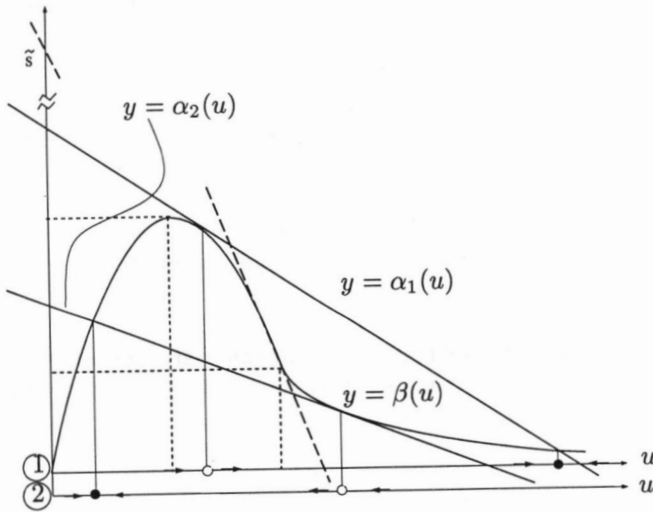


Figura 2.20: Posiciones relativas de $\alpha(u)$ y $\beta(u)$ correspondientes a la existencia de dos puntos de corte. Estabilidad de los puntos de equilibrio.

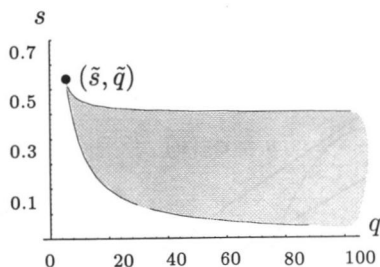


Figura 2.21: División del plano de los parámetros en regiones determinadas por el número de puntos de equilibrio que se asocian a cada pareja (q, s) correspondiente al modelo de Ludwig adimensionalizado.

2.6.4 Bifurcaciones y catástrofes

Es además de utilidad conocer cómo varían los puntos de equilibrio existentes en función de los valores de los parámetros. Para ser capaz de diseñar el espacio asociado al correspondiente esquema de bifurcación, tenemos que determinar previamente la región del plano SQ (de los parámetros s y q) donde podemos determinar la existencia de uno, dos o tres puntos de equilibrio. La información que podemos recoger aparece descrita en las siguientes afirmaciones:

- Si $q > \tilde{q}$ y $s > \tilde{s}$, el punto de equilibrio es único.
- Si $q < \tilde{q}$, para cualquier $s \in \mathbb{R}^+$, también aparece tan solo un punto de equilibrio.
- En la región rectangular limitada por los valores $q > \tilde{q}$ y $0 < s < \tilde{s}$, pueden encontrarse uno, dos o tres valores de equilibrio en función de los parámetros.

Para precisar aún más debemos observar que para que únicamente existan dos puntos de corte α ha de ser, necesariamente, la recta tangente a β en uno de ellos. Sea (a, b) el punto de tangencia, entonces

$$\beta'(a) = \frac{1 - a^2}{(1 + a^2)^2}, \quad a > 1.$$

Luego la recta tangente resulta

$$y = \frac{a}{1 + a^2} \left(a + \frac{1 - a^2}{1 + a^2} \right) (u - a),$$

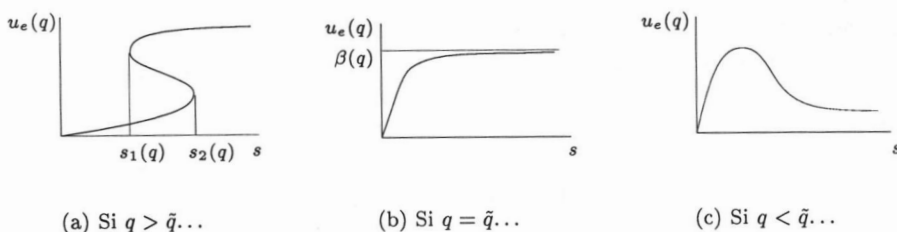


Figura 2.22: Cortes correspondientes al diagrama de bifurcación asociado al modelo de Ludwig.

y como esta recta ha de coincidir con α ,

$$\begin{cases} s = \frac{-2a^3}{1-a^2}, \\ q = \frac{2a^3}{(1+a^2)^2}, \end{cases}$$

obtenemos un lugar geométrico en coordenadas paramétricas que representa la existencia de dos puntos de corte, tal y como se recoge en la figura 2.21. Las dos ramas $y = s_1(q)$ e $y = s_2(q)$ que aparecen en la gráfica, se asocian a los intervalos $1 < a < \sqrt{3}$ y $a > \sqrt{3}$, respectivamente. En la porción de plano limitado por estas curvas se determinan las parejas de parámetros para las que existen tres puntos de equilibrio. Fuera de esa región, se asegura solamente la existencia de un punto de equilibrio.

La intersección entre estas dos curvas es un punto cuspidal, esto es,

$$\frac{ds}{da} = \frac{dq}{da} = 0, \quad \text{para } a = \sqrt{3}$$

y la tangente a ambas ramas es la misma en dicho punto. Podemos intuir el comportamiento de estas curvas en el espacio SQ señalando el comportamiento de $s(a)$ y $q(a)$ cuando $a \rightarrow 0$ y $a \rightarrow 1$.

La zona rayada corresponde a los valores de los parámetros para los que existen tres puntos de corte, mientras que la punteada (incluido el punto P) indica la existencia de un único punto de equilibrio. Las curvas frontera marcan las combinaciones de parámetros que señalan la aparición de tan solo dos puntos de corte.

Para concebir mejor la génesis de la región anterior conviene interpretar el problema de la siguiente forma. Si en el espacio QSU representamos los puntos $(q, s, u_e(q, s))$, donde $u_e(q, s)$ son los valores señalados por las soluciones estacionarias de la ecuación (2.9), aparecería una superficie tridimensional que puede presentar *pliegues* correspondiendo a la existencia de varios puntos de equilibrio para un mismo par de parámetros. Para dibujarla, necesitamos ir conociendo los diagramas de bifurcación planos cuando varía s para un determinado valor

de q fijo, o viceversa. Estos esquemas están realizados en la figura 2.22 y llevan asociados la superficie del diagrama de bifurcación tridimensional 2.23.

Así, si fijamos $q > \tilde{q}$, aparecen uno—si $s < s_1(q)$ y $s > s_2(q)$, dos—si $s = s_1(q)$ o $s = s_2(q)$, o tres puntos de equilibrio—si $s_1(q) < s < s_2(q)$, como se recoge en la figura 2.22(a). En cambio, hay unicidad del valor de equilibrio para $q = \tilde{q}$, figura 2.22(b), o $q > \tilde{q}$, figura 2.22(c), variando tan solo el comportamiento del nivel de equilibrio a medida que crece el parámetro s : crece hasta alcanzar un máximo y, a partir de ahí, decrece hasta $\beta(\tilde{q})$, o bien va aumentando hasta $\beta(q)$, respectivamente.

Obsérvese que la proyección de la zona “plegada” sobre el plano base QS es precisamente la región sombreada, por la existencia de tres puntos de corte, en 2.21. Es decir, una aguja vertical sobre esta zona cortaría a la superficie en tres puntos. Naturalmente, aparecen singularidades en la frontera de la región sombreada (que correspondería a dos soluciones de la ecuación (2.9)). Este tipo de singularidad se denomina *catástrofe* ya que se relacionan con un aumento o disminución repentina de los niveles de equilibrio de la población de larvas con una variación mínima de los valores de los parámetros.

Es un diseño complicado, con un punto $P = (\tilde{s}, \tilde{q}, u_e(\tilde{s}, \tilde{q}))$ que aparece asociado al punto cuspidal obtenido en el diagrama de bifurcación, y que, de alguna forma, es el origen del pliegue de la superficie de puntos de equilibrio. Se trata de la versión tridimensional de un fenómeno de histéresis tal y como lo describíamos en la sección 1.11.2 del capítulo anterior.

2.6.5 Control del modelo

Desde el punto de vista del control de plagas, la pregunta que tenemos que responder en este modelo sería, ¿qué debería hacerse para intentar mantener la población en un valor de refugio en lugar de permitirle alcanzar una situación de plaga?.

Sabemos que el comportamiento a largo plazo de las soluciones de la ecuación (2.9) tiende siempre a algún valor estable de equilibrio de la población. Cuando ese punto es único, no tenemos ninguna duda; ahora bien, si existen dos posibilidades, el tamaño de la población de larvas se aproximará a uno u otro en función de la cantidad de individuos presente en el instante en que comenzamos a describir el proceso.

Otra aproximación al problema sería intentar describir cómo varían los niveles estacionarios en función de los parámetros. Estos valores, adimensionales, q y s dependen de los parámetros a , b , r y K , originales del modelo que, a su vez, describen circunstancias concretas de la situación planteada en el bosque.

Supongamos que los parámetros q y s aparecen asociados a un único punto de equilibrio, por ejemplo, la situación descrita por el punto A en la figura 2.25. Veamos qué ocurre si, por cualquier circunstancia (debida a cambios estacionales u otra situación externa), la tasa s crece progresivamente, manteniéndose el valor de q constante, y superior al valor de referencia \tilde{q} , como aparece recogido en la figura 2.25.

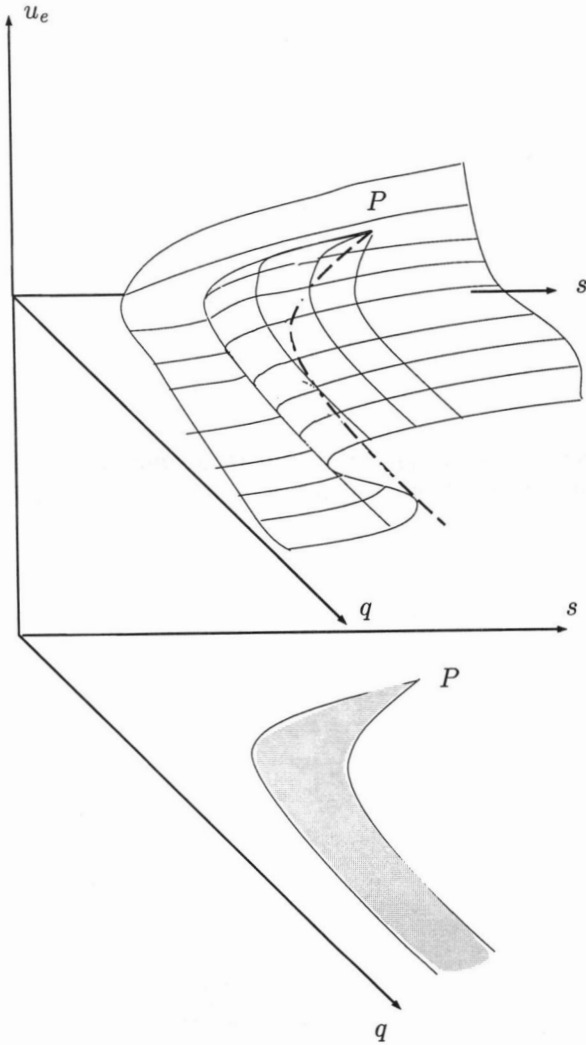


Figura 2.23: Puntos de equilibrio correspondientes al diagrama de bifurcación del modelo de Ludwig. La proyección de esta superficie sobre el plano de los parámetros QS es, como ya hemos dicho, la figura 2.21.

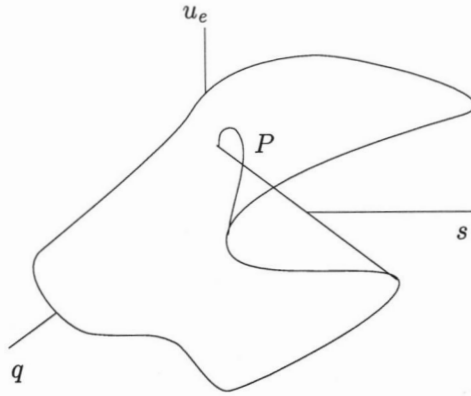


Figura 2.24: Otro punto de vista de la superficie anterior. La parte inferior del pliegue se denomina *equilibrio de refugio* y la superior se denomina *equilibrio de estallido o plaga*.

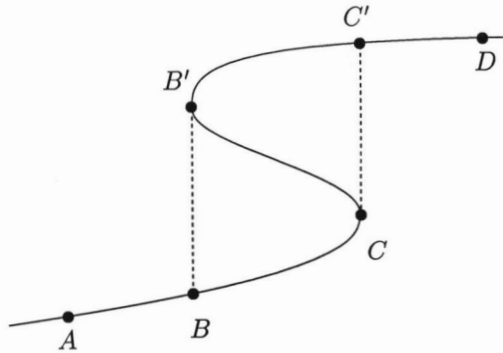


Figura 2.25: ¿Cómo podemos controlar la cantidad de larvas presente en el bosque?.

En primer lugar, la pareja de parámetros se localizaría en la región sombreada, una vez que atravesamos el valor B aunque, inicialmente, el punto de equilibrio seguiría evolucionando de forma continua de forma que el punto $(q, s, u_e(q, s))$ esté en el "pliegue inferior" de la superficie de la figura 2.25. Sin embargo, si s sigue creciendo y rebasa, en C , la frontera de la región sombreada hasta que, al alcanzar los valores asociados al punto D , volvemos a tener un único punto de equilibrio en torno al cual la población se estabiliza correspondiendo a la parte superior de la gráfica. Por tanto, al atravesar el punto C , se produce un salto brusco en este valor de estabilización. En relación al modelo inicial, el número de larvas crece fuertemente al sobrepasar los parámetros ciertos valores, produciéndose una catástrofe en el bosque.

Si, por el contrario, partimos de unos parámetros asociados al punto D y, progresivamente, el parámetro s va disminuyendo, los correspondientes puntos de equilibrio van disminuyendo también de forma que los correspondientes valores en la superficie recorran la parte superior. Sin embargo, si con esa disminución de s llegamos de nuevo hasta A , pasando por C' , el valor en que la población se estabiliza cambia bruscamente al pasar por B' , estabilizándose en un valor B mucho más bajo que el que tenía antes.

Desde el punto de vista, antes planteado, del control de las larvas, la discusión anterior puede servir para estudiar la pauta a seguir para que la plaga desaparezca. Expresándonos informalmente, podríamos decir que existe plaga si los parámetros y el punto de estabilidad hacen que el punto de estabilidad caiga en la parte superior de la superficie. Si esto ocurre, pretenderíamos que ese punto pase a estar en la parte inferior, que correspondería a una situación con un número de larvas mucho más pequeño y soportable por el bosque. Para conseguir esto, hay que actuar cambiando los parámetros s y q que intervienen en el sistema. Para estudiar el modo de cambiarlos hay que acudir a las ecuaciones (2.8). Así, por ejemplo, para un valor de a constante, el parámetro q disminuye si K decrece (esto ocurre si dispersamos el follaje, por ejemplo), el parámetro s disminuye si hacemos disminuir r (introduciendo larvas estériles...) o si aumentamos b . La estrategia óptima depende de diversas circunstancias, que han de ser estudiadas cuidadosamente, pues cualquier cambio podría tener efectos secundarios indeseables (*efectos de rebote*).

El modelo presentado puede servir de ejemplo para el estudio y posible control a corto plazo de la población de larvas. En el estudio de Ludwig se toman en consideración, parcialmente, fenómenos como la dispersión de las larvas y problemas de reforestación. Obsérvese que el principal afectado, el bosque, no ha intervenido directamente en el modelo.

2.7 El modelo de Gompertz

El modelo que tratamos de describir a continuación ha sido ampliamente usado para describir el crecimiento de ciertos tumores *sólidos*. Su base descansa en el conocimiento, de carácter experimental, de que la tasa de crecimiento relativo de la masa del tumor $x(t)$ decrece exponencialmente con el tiempo (y no con la

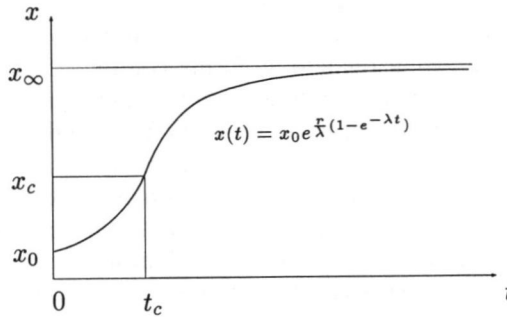


Figura 2.26: Curva solución al modelo de Gompertz.

masa del tumor como podría esperarse), por lo que la ecuación obtenida es no autónoma, esto es, depende directamente de t .

$$\dot{x}(t) = r e^{-\lambda t} x$$

La solución de esta ecuación se obtiene directamente, por separación de variables, y resulta

$$x(t) = x_0 e^{\frac{r}{\lambda}(1-e^{-\lambda t})}$$

La representación gráfica de esta solución aparece es una curva de carácter sigmoide del tipo de la que aparece la figura 2.26. Para $t \rightarrow \infty$, $x(t) \rightarrow x_\infty = x_0 e^{\frac{r}{\lambda}}$, con lo que la curva alcanza un estado estacionario. Los parámetros r y λ son características ligadas al tumor y al tejido donde se desarrolla, de los que podemos obtener más información en la referencia [8].

Se observa claramente que la curva tiene dos partes: la primera de ellas asociada a un crecimiento exponencial decreciente y la segunda correspondiente a una zona en meseta, con mayor o menor pendiente. Ambas separadas por un punto de inflexión que supone, de algún modo, un instante determinado de tiempo, $t_c = \frac{\log r}{\lambda}$, en el que se produce un cambio cualitativo en el crecimiento, a partir de que el tumor alcance un tamaño determinado $x_c = x_0 e^{\frac{r-1}{\lambda}}$.

Existen razones de carácter médico que justifican este enlentecimiento: la presión física del medio, problemas de nutrición o de acumulación de catabolitos (a medida que crece el tumor), la actuación de mecanismos inmunitarios, que hasta entonces eran ineficaces para retardar o detener el crecimiento tumoral. . . En cualquier caso, se sabe que en su primera etapa casi todas las células están en multiplicación, mientras que después muchas de ellas han pasado a un estado quiescente. Ésta es la etapa de diagnóstico clínico, pero sólo las células *activas* son sensibles a tratamientos de radioterapia y quimioterapia con lo que los resultados obtenidos de esta forma no son muy buenos. Si se extirpan todas las células tumorales, hay curación terapéutica, pero, técnicamente esto se puede realizar en muy contadas ocasiones. De todos modos, si se extirpa gran parte de la masa tumoral, las células que quedan comienzan de nuevo a crecer

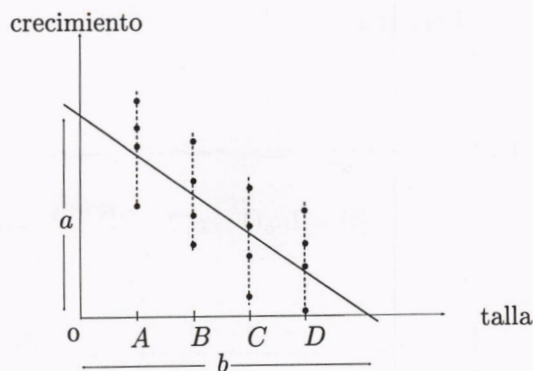


Figura 2.27: Talla frente a crecimiento: modelo de von Bertalanffy.

de forma exponencial y las condiciones son ideales para la radioterapia y la quimioterapia. De ahí la importancia de conocer en qué fase se encuentra un tumor para aplicar el tratamiento correcto.

La dependencia de la tasa de crecimiento relativo $\frac{\dot{x}}{x}$ como función de t puede parecer un poco extraña pues a primera vista se podría suponer que el hecho de que esa tasa disminuya no depende tanto del tiempo sino de razones de espacio, de nutrientes, de la distancia al vaso sanguíneo más próximo, etc. A pesar de la lógica de este razonamiento, el modelo funciona muy bien en la práctica y es, realmente, muy utilizado; basta comprobar cualquier libro de medicina de carácter general.

2.8 Modelos de crecimiento de von Bertalanffy

Hasta ahora los modelos que hemos estudiado se centraban en la evolución de la densidad de población de una especie determinada, a partir de un tamaño de población conocido. Tratamos aquí de describir el crecimiento, pero entendido como crecimiento somático, de un individuo particular de dicha especie, bien en lo que se refiere a la *talla media*, $L(t)$, bien en lo que se refiere al *peso medio*, $v(t)$.

$$\frac{dL}{dt} = Lf(L) \quad \frac{dv}{dt} = vf(v)$$

La función $f(L)$, respectivamente $f(v)$, es llamada habitualmente función de crecimiento de von Bertalanffy⁹.

El modelo que describiremos inicialmente se atribuye al biólogo austriaco Ludwig von Bertalanffy, [24], aunque sus orígenes se encuentran en trabajos de Pütter en la década de los veinte. Debido a su simplicidad ha sido uno de los

⁹En inglés, von Bertalanffy growth function, siglas que elegimos para referirnos a ella en el resto del capítulo.

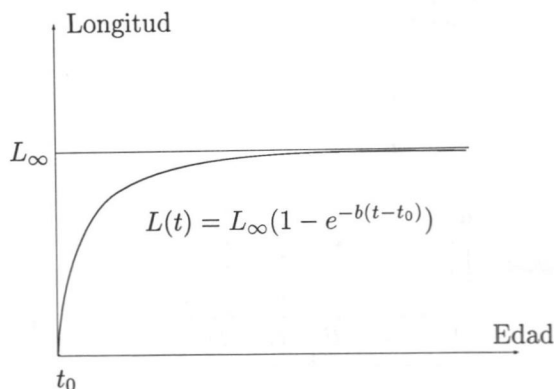


Figura 2.28: Representación de la talla de un individuo en función de su edad.

más usados aunque precisamente es su sencillez el principal obstáculo para que aparezcan recogidos determinados detalles que contribuirían a que el ajuste se realizara de forma más realista. A pesar de ello, comenzaremos estudiando estas ecuaciones tanto en lo que se refiere a crecimiento en tamaño como en peso.

2.8.1 Un modelo de crecimiento VBGF: talla-edad

Basándose en experimentos controlados con ciertas especies, se observó claramente que un modelo lineal, una recta de regresión como la esbozada en 2.27, ajusta de forma adecuada la variación de la talla de un individuo con respecto a su edad. La función de crecimiento de von Bertalanffy es, en este caso, una recta de pendiente negativa.

De este modo, si $L(t)$ representa la longitud del individuo como función de su edad, el modelo se deduce a partir de la ecuación diferencial

$$\frac{dL}{dt} = a - bL,$$

que dotamos de la condición inicial $L(t_0) = 0$, eligiendo el valor t_0 para que verifique esta igualdad. La solución de este problema de Cauchy viene dada por la expresión

$$L(t) = L_{\infty} \left(1 - e^{-b(t-t_0)} \right)$$

con $L_{\infty} = \frac{a}{b}$. Los parámetros L_{∞} , b y t_0 determinan por completo la gráfica y se calculan a partir de métodos y procedimientos estadísticos.

Gráficamente el resultado aparece recogido en la figura 2.28. El aumento de talla del individuo es continuado hasta alcanzar una edad determinada (paso de la infancia a la madurez) a partir de la cuál continúa creciendo pero tendiendo ya a la estabilización, hasta alcanzar el valor L_{∞} , talla teórica del individuo adulto (literalmente, la talla de los infinitamente viejos).

La falta de un punto de inflexión en la gráfica es lo que simplifica de forma considerable el modelo. Es la facilidad estructural y de computación que presenta y su amplia difusión en los estudios realizados sobre pesquerías, lo que ha posibilitado que sea el modelo más utilizado. No obstante, precisamente por ello, no debemos olvidar las limitaciones que se deducen de él, y que se recogen en la próxima sección.

2.8.2 Un modelo de crecimiento VBGF: volumen-edad

Otro posible modelo consiste en considerar la idea de que el crecimiento lleva consigo un aumento de volumen, y estudiar qué función sería la que ajusta de forma más eficaz esta variación del volumen. Para determinar su expresión nos centraremos en ciertas hipótesis de tipo energético.

- El individuo obtiene la energía mediante la alimentación: usa parte para mantenerse y el resto para el crecimiento.
- El individuo toma la energía a través del mundo exterior y depende de su superficie (o de la de sus membranas). Sea V el volumen del individuo, S su superficie y r su radio (medio), es lógico considerar a V proporcional a r^3 y S a r^2 . Por tanto S es proporcional a $V^{2/3}$. Este argumento no tiene validez universal pero es admisible para individuos que crecen de una manera isométrica, es decir, manteniendo sus proporciones (sin cambiar de forma).
- La energía de mantenimiento es proporcional al peso (y por tanto al volumen) del individuo.

En consecuencia, si $v(t)$ representa el volumen del individuo, el modelo se expresaría

$$\dot{v} = \alpha v^{2/3} - \beta v,$$

donde α y β son constantes. Inmediatamente se observa que el individuo deja de crecer cuando $\dot{v} = 0$. Esto ocurre para el valor $v_\infty = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3$.

La ecuación anterior, de tipo Bernoulli con exponente $\frac{2}{3}$, se integra fácilmente escribiendo $v(t) = u^3(t)$. Nótese que, con ese cambio de variable, $u(t)$ será del orden de la longitud del individuo. La ecuación transformada es

$$\dot{u} = \frac{1}{3}(\alpha - \beta u)$$

con lo que, suponiendo como dato inicial $u(t_0) = 0$, la solución resulta ser

$$u(t) = \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - e^{-\frac{1}{3}\beta(t-t_0)}\right)$$

y se obtiene la misma gráfica, solución del modelo anterior.

Ya que $v(t) = u(t)^3$ podemos deducir su representación gráfica como aparece en la figura 2.29, apareciendo ahora un punto de inflexión más o menos cercano al origen.

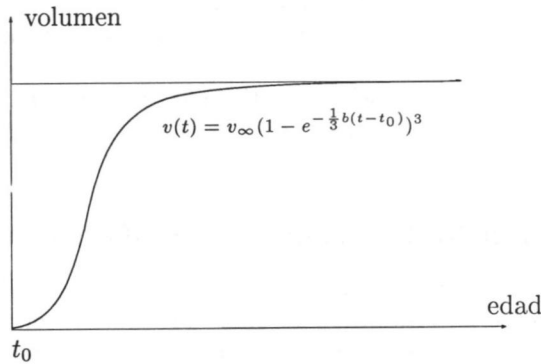


Figura 2.29: Representación del volumen de un individuo en función de su edad utilizando un modelo VBGF.

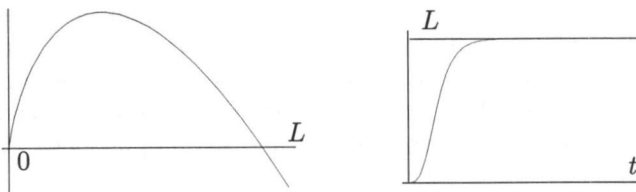


Figura 2.30: Función de crecimiento absoluto y curvas solución correspondientes al modelo de Gompertz para el aumento en longitud de un individuo a lo largo de su vida.

La diferencia con la situación anterior es evidente, ya que en este caso α y β son tasas intrínsecas de la especie y se construyen a partir de magnitudes tales como la *eficiencia en la conversión* (la cantidad de energía, o alimento, necesario para “crear” un kilo de animal), el *peso específico*, la *energía de mantenimiento* (por cada kilo y hora), la *tasa de consumo de la superficie del animal* (energía por m^2 y hora), etc. Son parámetros deterministas y no se deducidos a partir de procesos estadísticos mediante muestreos de población.

2.9 Otros modelos que no son del tipo VBGF

Pero, ¿por qué el modelo de crecimiento de von Bertalanffy no es siempre válido?. Hay muchas razones, pero recogemos aquí las más importantes.

- *Las limitaciones en su validez.*

Este modelo es incapaz de describir el comportamiento sigmoideal que aparecería al considerar la presencia de un punto de inflexión, como un instante de cambio en la vida de los peces. La existencia de este valor es importante para especies de vida corta y cuya explotación ocurre a una edad temprana.

Otro problema es que, a menudo, L_∞ es sobrestimado. Esto ocurre cuando peces *viejos* de crecimiento lento no entran en los muestreos ya que son demasiado pequeños para ser capturados, como ocurre en determinadas especies africanas de agua fría.

Otra cuestión es que hay autores que ponen en duda el concepto de tamaño asintótico máximo, negándolo como una *ficción matemática*.

- *La necesidad de determinar una "correcta" fecha de nacimiento.*

Hay que computar t_0 para que el instante de nacimiento coincida con la media en la temporada de maduración de los huevos, lo cual no es una tarea sencilla en determinadas especies.

- *Ajuste de los parámetros.*

Es importante señalar la importancia en la construcción y elección de métodos estadísticos correctos para determinar valores ajustados a la media en la especie, a partir de las muestras consideradas (ver, por ejemplo, [27]).

De todos modos, el ajuste del modelo no es sólo un proceso estadístico: necesita que se decidan qué datos son útiles y cuáles no. De hecho, por muy buenos y adecuados que sean los métodos estadísticos utilizados, no sirven de nada si se utilizan datos inadecuados o que no son correctos.

Todos estas ideas son la causa fundamental de que se propongan otros modelos de crecimiento que, aunque no son tan utilizados, funcionan bien con algunas especies. En general, todos ellos corresponden a la ecuación diferencial

$$\frac{dL}{dt} = |aL - f(L)|.$$

1. Curva de crecimiento logística, asociada a la ecuación diferencial

$$\frac{dL}{dt} = aL - bL^2,$$

que ya hemos estudiado, y que corresponden a curvas solución que presentan un punto de inflexión en su desarrollo.

2. Curva de Gompertz, asociadas, por ejemplo, a una ecuación del tipo

$$\frac{dL}{dt} = aL - bL \log L,$$

cuyas soluciones son curvas con dos asíntotas, una superior y otra inferior, y un punto de inflexión pero de forma que la curva se vea dividida en dos mitades que no resultan antisimétricas como se observa en la figura 2.30.

La elección de una curva u otra depende de muy diversos motivos. Nos remitimos a las referencias [27], [26], [25] y [32] para posteriores lecturas sobre este tema.

2.10 Ejercicios

1. ¿Eres capaz de deducir las ecuaciones diferenciales de orden uno que describen las siguientes situaciones y resolverlas?
 - (a) La presencia de toxinas T en un medio concreto destruye determinadas bacterias $y(t)$ a una velocidad directamente proporcional al número de bacterias presente y a la cantidad de toxina. Llamamos a a esta constante de proporcionalidad. Si no hubiera toxinas en el medio, las bacterias crecerían de forma proporcional a la cantidad de bacterias presentes. Llamemos b a esta constante de proporcionalidad. Supongamos además que la cantidad de toxinas aumenta a una velocidad constante c y que su producción comienza en el instante $t = 0$.
 - (b) En una habitación que contiene $300m^3$ de aire limpio se va a celebrar una fiesta. En un instante determinado $t = 0$, algunas personas comienzan a fumar de modo que el humo comienza a *invadir* la habitación a una velocidad de $3.048cm^3/min$, conteniendo un 4% de monóxido de carbono. Al mismo tiempo, abrimos una ventana por la que entra aire fresco a la misma velocidad. ¿Cuándo debería una persona *prudente* abandonar la fiesta considerando que el monóxido de carbono comienza a ser peligroso con una concentración superior al 0.012%?
 - (c) Supóngase que un estudiante portador de un virus de influenza o gripe regresa a un campus universitario aislado que tiene 1000 estudiantes. Si se supone que la rapidez con que el virus se propaga es proporcional no sólo al número x de estudiantes contagiados sino también al número de alumnos no contagiados, determinar el número de personas enfermas después de seis días, si sabemos que tras cuatro $x(4) = 50$.
 - (d) Cuando un rayo vertical de luz pasa a través de una sustancia transparente, el grado con que su intensidad I disminuye es proporcional a $I(t)$, en donde t representa e espesor medio, en cm . En agua de mar límpida, la intensidad inicial a $90cm$ bajo la superficie es 25% de la intensidad inicial I_0 del rayo incidente. ¿Cuánta es la intensidad del rayo a $4.5m$ bajo la superficie?
 - (e) Dos sustancias químicas A y B se combinan para formar una sustancia química C . La rapidez o velocidad de la reacción es proporcional al producto de las cantidades instantáneas de A y B que no se han convertido en la sustancia química C . Inicialmente hay $40gr$ de A y $50gr$ de B y por cada gramo de B se usan $2gr$ de A . Se observa que se forman $10gr$ de C en $5min$. ¿Cuánto se forma en $20min$? ¿Cuál es la cantidad límite de C después de un tiempo largo? ¿Cuánto queda de las sustancias químicas A y B después de un tiempo largo?

2. Supongamos que la población de los Estados Unidos de América obedece la ley de crecimiento logística. Calcula entonces la capacidad máxima que soporta el medio y la población en el año 2000, usando los siguientes datos:

AÑO	POBLACIÓN
1950	150697361
1960	179323175
1970	203184772

3. Un factor genético, de concentración g y producido por una determinada sustancia S , es autocatalizado y degradado linealmente de acuerdo con la ecuación cinética

$$\frac{dg}{dt} = s + k_1 \frac{g^2}{1 + g^2} - k_2 g = f(g; s)$$

donde k_1 y k_2 son constantes positivas y $s = [S]$ es una concentración dada.

- Demuestra que para $s = 0$, hay dos valores de equilibrio positivos si $k_1 > 2k_2$ y determina su estabilidad.
- Dibuja la tasa de cambio de g , $f(g; 0)$.
- Si consideramos ahora la función $f(g; s)$, $s > 0$, demuestra que existe un valor crítico s_c tal que el valor de equilibrio pasa a tener un valor superior para todo $s > s_c$.
- En consecuencia, demuestra que $g(0) = 0$ y que s aumenta desde $s = 0$ hasta un valor suficientemente grande y luego decrece hasta cero de nuevo. ¿En qué instante aparece un punto de inflexión en esa figura?

4. Hallar las ecuaciones diferenciales para la red marcada en la figura que sigue.



5. Supongamos que la depredación $P(N)$ sobre una población determinada $N(t)$ es muy rápida. En ese caso, el crecimiento de la especie presa viene dada por la ecuación

$$\frac{dN}{dt} = RN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P \left(1 - e^{-\frac{N^2}{\epsilon A^2}} \right), \quad 0 < \epsilon \ll 1$$

donde R , K , P y A son constantes positivas.

- Demuestra, mediante la adimensionalización adecuada, que dicha ecuación es equivalente a

$$\frac{du}{d\tau} = ru(1 - u) - \left(1 - e^{-\frac{u^2}{\epsilon}} \right)$$

con r y q constantes positivas.

- Demuestra gráficamente que pueden aparecer tres puntos estacionarios (distintos de cero) si r y q verifican que $rq > 4$.

- (c) Si representamos para cada pareja de parámetros (p, q) el (o los) puntos de equilibrio asociados, en un sistema de ejes en el espacio (como hicimos en el modelo de Ludwig), ¿se producirían fenómenos parecidos?.
6. El método SIRM (Sterile Insect Release Method) para el control de plagas introduce un número determinado de insectos estériles en una población. Si esa población de n insectos estériles se mantiene en cantidad constante, el modelo más simple posible, llamando $N(t)$ a la población de insectos fértiles, es

$$\frac{dN}{dt} = \left[\frac{aN}{N+n} - b \right] N - kN(N+n),$$

donde a , b y k son parámetros con valores constantes y positivos.

- (a) Discute brevemente la base en la que se apoya este modelo, esto es, cómo evolucionaría la especie $N(t)$ si no se considera la introducción de las larvas estériles. ¿Cuál es, en esta situación, el número máximo de individuos que soporta el medio?.
- (b) Analiza, de forma gráfica, los puntos de equilibrio del sistema. ¿Cuál es el valor mínimo de insectos estériles que hay que introducir para erradicar la plaga (esto es, para que los insectos tiendan a desaparecer)? . Deduce la estrategia gráfica y analíticamente.
- (c) Demuestra que esta cantidad es inferior a la cuarta parte de la capacidad de soporte máxima del medio.
7. Un modelo para una población que es susceptible de sufrir una epidemia se puede construir a partir de una ecuación logística

$$\dot{p} = ap - bp^2$$

y crece hasta un valor determinado $Q < \frac{a}{b}$. Para este valor de población, la epidemia estalla y aparece descrita por la expresión

$$\dot{p} = Ap - Bp^2$$

donde $Q > \frac{A}{B}$. La población cae hasta el valor q , donde $\frac{A}{B} < q < Q$, punto en el cual la epidemia cesa y la población vuelve a estar de nuevo controlada por la primera de los modelos, y así sucesivamente.

- (a) Dibuja las curvas $p(t)$ para ilustrar las variaciones de la población a medida que pasa el tiempo.
- (b) Demuestra que el tiempo T_1 que tarda la población en aumentar del valor q al Q está dada por la expresión

$$T_1 = \frac{1}{a} \log \left[\frac{Q(a - bq)}{q(a - bQ)} \right].$$

- (c) Encuentra el tiempo T_2 que le lleva a la población caer de Q a q bajo la influencia del segundo modelo y deduce a partir de aquí el periodo de un ciclo típico de la población.

Capítulo 3

Explotación de recursos renovables

Existen diversos modos en los que el hombre utiliza a otros seres vivos: agricultura, ganadería, pesca, uso de la masa forestal, tratamiento de aguas residuales, control de enfermedades, etc. En algunos de estos casos, ejerce un fuerte control sobre los organismos implicados para conseguir sus fines (por ejemplo, en la ganadería o en la producción de antibióticos). En otros, se trata de un aprovechamiento más o menos intensivo de la producción natural de ciertas especies y nos reducimos, por tanto, a la acción de "cosechar". La minería es otra forma de explotación pero, a diferencia de las anteriores, los recursos mineros son limitados y no pueden ser renovados. Nuestro campo de estudio se ajustará al primero de estos aspectos y nos referiremos a él bajo el término general de *explotación de recursos renovables*. Para fijar ideas, nos centraremos dentro de este capítulo en la modelización del tema pesquero, aunque modelos similares podrían ser obtenidos para otras actividades.

La pesca tiene dos aspectos bien diferenciados pero con notables influencias mutuas: el puramente biológico y el comercial y, a su vez, cada uno de estos puntos de vista aparece afectado por parámetros muy diversos. En el aspecto biológico intervienen tanto circunstancias intrínsecas a la especie que se pretende pescar como otras extrínsecas, relativas a individuos que interaccionan con ella. En el económico, sin embargo, influyen argumentos del tipo del coste de las capturas, los mecanismos de precios, el estado general del mercado, etc.

La biología pesquera comenzó a ser estudiada a principios del presente siglo, pero fue el fenómeno de la sobre-pesca¹ el que produjo un fuerte incremento de interés en el estudio de estos temas, sobre todo a partir de los años 50. Esto llevó a la construcción de modelos para predecir cuándo se produciría sobre-pesca, explicar el porqué se produce este fenómeno y, en definitiva, tratar de establecer mecanismos de control sobre él.

Iremos, a continuación, presentando los modelos, cada vez más complejos,

¹En inglés, *overfishing*

que han supuesto una mayor influencia.

3.1 Poblaciones ajustadas a modelos logísticos

Supongamos que cierta población de peces habita en una determinada zona del océano pero que ésta sólo admite una cantidad limitada de peces, es decir, el medio presenta una capacidad de soporte finita para tal especie. En primera instancia, parece razonable aceptar que el crecimiento de la población obedece a una ley logística

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = f(x) \quad (3.1)$$

donde los parámetros r y K poseen los significados descritos en el capítulo anterior.

Si dicha población es comercialmente explotada, hay que tener en cuenta el efecto de la pesca sobre el crecimiento. Bajo esta óptica, consideraremos la población, $x(t)$, como una magnitud medida en toneladas. El término de explotación h , o *tasa de capturas* (cuya dimensión sería $Tn/día$), supondrá lógicamente una disminución de la tasa de crecimiento absoluto y la ecuación que regiría el modelo pasaría a ser

$$\dot{x} = f(x) - h$$

La forma que adopte la función adicional h depende del modo en que se efectúe la explotación. En primera instancia podríamos distinguir dos estrategias diferentes de pesca:

- *Pesca específica*

Éste sería el caso en que los pescadores conocen dónde se encuentran los peces y deciden la cantidad diaria (h) que quieren pescar en función de determinados parámetros (mercado, precios, capacidad del barco, ...). Una vez fijadas estas consideraciones, no tienen problemas para conseguir el cupo fijado. La tasa de capturas es, por tanto, una función constante y la ecuación del modelo resultaría

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - h. \quad (3.2)$$

A pesar de su simplicidad el modelo ofrece resultados que no difieren demasiado de los que se obtienen utilizando un modelo más elaborado.

- *Pesca a ciegas o de arrastre*

Éste sería el caso en que los pescadores despliegan sus redes y atrapan los peces que encuentran. La tasa de capturas será, por tanto, proporcional a la cantidad de peces presente en la región que se considere.

$$h(x) = kx$$

La constante de proporcionalidad dependerá del tipo y dimensiones medias de las redes utilizadas, del tiempo de pesca, de la velocidad media de

los barcos, etc. Especifiquemos algo más sobre esta función $h(x)$. Suele escribirse utilizando tan sólo dos parámetros, a saber, el esfuerzo pesquero, E , medido en número de barcos de tipo medio, y la tasa de capturabilidad q , medido en $Tn/dia \cdot barco$, que viene a indicar el grado de dificultad para la pesca de la especie en función de si la especie se mueve en bancos o no, por ejemplo². El modelo clásico que liga estos parámetros está basado en la hipótesis de que

$$\frac{h}{E} = qx$$

es decir, la captura por barco es igual a la tasa de capturabilidad de la especie por la densidad de peces. El modelo matemático se escribiría entonces mediante la ecuación

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qEx. \quad (3.3)$$

En ambos casos nos centraremos en el estudio del efecto de la pesca sobre el crecimiento de la población, el problema de maximizar las capturas y el problema de la estabilidad de las poblaciones, es decir, el riesgo de exterminio de la especie.

3.1.1 Pesca con tasa de capturas constante

Examinemos ahora el modelo (3.2) correspondiente a la pesca de una cierta especie de forma que anualmente se fija la cantidad, las toneladas, de capturas a obtener. En este caso interesa saber qué le ocurre a la población, hacia dónde evoluciona, y para averiguarlo estudiamos los posibles puntos de equilibrio del sistema dinámico (3.2). Resolvemos, por tanto, la ecuación

$$f(x) - h = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - h = 0$$

Las raíces de esta ecuación se corresponden con las abscisas de los puntos de corte entre la parábola $y = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ y la recta horizontal $y = h$.

En la figura 3.1³ podemos observar claramente tres posiciones relativas distintas, según existan uno, dos, o ningún punto de corte. Las distintas posibilidades se recogen en la siguiente tabla:

²Otros autores, o en otros contextos, denominan esfuerzo pesquero simplemente a la constante de proporcionalidad $k = qE$ que aparece si consideramos una pesca de arrastre. Esta constante se construye a partir de cantidades tales como el tamaño de la malla de la red, la velocidad del barco, el tiempo que dura el periodo de pesca, la amplitud de la zona de capturas, etc.

³En esta figura, y en el resto del capítulo salvo indicación en contrario, mantenemos la notación ya utilizada que hace corresponder el símbolo \circ a puntos de equilibrio inestables, mientras que con \bullet marcamos los asociados a valores de carácter estable.

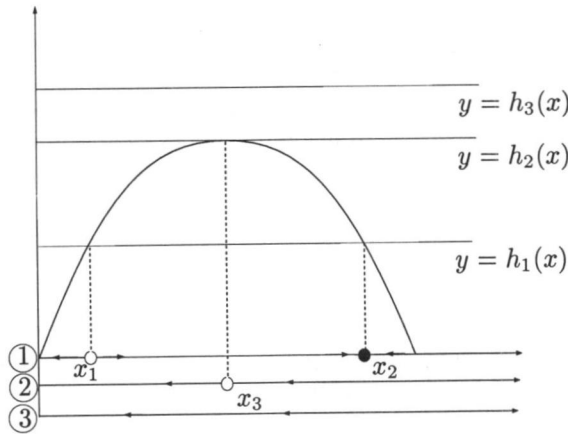


Figura 3.1: Estudio de la evolución de una especie regida por un crecimiento de tipo logístico sometida a pesca con tasa de capturas constante. Diferentes casos en función del valor de dicha constante.

INTERVALO	EQUILIBRIO	ESTABILIDAD
$h \in \left(0, \frac{rK}{4}\right)$	2	Uno estable y otro inestable
$h = \frac{rK}{4}$	1	Inestable
$h \in \left(\frac{rK}{4}, \infty\right)$	0	

• En el primer caso, los puntos de equilibrio serían x_1 y x_2 , $x_1 < x_2$ (ver gráfica 3.1 correspondiente al eje numerado 3). En el análisis de estabilidad realizado, observamos que para puntos situados a la izquierda de x_1 , la diferencia $f(x) - h$ es negativa, luego $\dot{x} < 0$ y, por tanto, la población tiende a decrecer (la línea de flujo “sale” en el punto). A la derecha de ese punto, en cambio, $f(x) - h > 0$ y, en consecuencia, la población aumenta. Este estudio de las líneas de flujo determina la inestabilidad del punto x_1 . Del mismo modo se puede deducir que el punto x_2 es una solución de equilibrio estable. La evolución del sistema depende pues del tamaño inicial de la población. Así, si en el instante inicial $x(t_0) > x_1$, la población de peces tiende a estabilizarse en el valor x_2 , ligeramente inferior a la capacidad de soporte máxima del medio K . Sin embargo, si en el instante inicial estoy por debajo de esta cantidad $x(t_0) < x_1$, la población tiende a extinguirse.

• En el segundo caso, la recta y la parábola se cortan en un único punto $x_1 = \frac{K}{2}$. Aunque $f'(x_1) = 0$ y el criterio de estabilidad lineal no concluye nada, el análisis del flujo permite afirmar que este punto es inestable pues las líneas

de campo apuntan siempre hacia la izquierda. En consecuencia, si comenzamos el estudio con un tamaño de población inferior a x_1 , la especie sometida a pesca tiende a extinguirse, mientras que si la cantidad inicial de individuos es superior a esta cantidad, la población tiende a estabilizarse en el valor x_1 , aunque pequeñas fluctuaciones en cualquiera de los parámetros del sistema pueden hacer que la población se extinga.

- En el tercer caso la recta y la parábola no se cortan, no existen puntos fijos, pero del análisis del flujo se concluye inmediatamente que, con independencia de las condiciones iniciales, $\dot{x}(t) = f(x(t)) < 0$ y la población decrece hacia el valor 0, es decir, tiende a extinguirse.

Por tanto, la tasa de capturas máxima posible, sin que la población se extinga, corresponde al máximo de la parábola, esto es $h = \frac{rK}{4}$. Obsérvese que, debido a la inestabilidad de ese valor, pequeñas variaciones de h pueden hacer tanto que la población desaparezca como que se estabilice en un valor ligeramente superior que $\frac{K}{2}$.

De todos modos, la hipótesis que se plantea en esta situación no es siempre aplicable ya que a medida que la población decrece, es más complicado mantener la tasa de capturas constante ya que la pesca presenta una mayor dificultad y este problema no se aparece recogido en el modelo.

3.1.2 Pesca con esfuerzo constante

En este caso, el término correspondiente a la pesca, $h = h(x)$, es lineal y viene representado por una recta que pasa por el origen de coordenadas y, por tanto, siempre corta a la parábola de crecimiento de la población en al menos un punto (el origen). Las diversas posiciones relativas aparecen recogidas en la figura 3.2.

Podemos razonar análogamente al caso anterior para determinar la estabilidad de los puntos de equilibrio que aparecen en cada caso. El resultado de este análisis aparece recogido en la tabla

INTERVALO	EQUILIBRIO	ESTABILIDAD
$E \in (0, E^*)$	2	Uno estable y otro inestable
$E \geq E^*$	1	Estable

donde el valor E^* corresponde al esfuerzo pesquero para el que la recta es la tangente en el origen a la parábola.

La conclusión rápida de este estudio es que si $E < E^*$ la población tiende a estabilizarse en x_1 , que se hace más pequeño (se puede aproximar a cero todo lo que se desee) a medida que va aumentando el esfuerzo pesquero. Ahora bien, si sobrepasamos el valor E^* , el origen, x_0 , pasa de ser un punto fijo inestable a convertirse en el único punto de equilibrio, y además estable. El régimen de pesca a que estamos sometiendo la población en este caso es tal que, de mantenerse, llegará a provocar la aniquilación de la población.

Otra forma de realizar este estudio comienza por reescribir la ecuación (3.3) como una ley logística tipo (3.1) pero con parámetros diferentes.

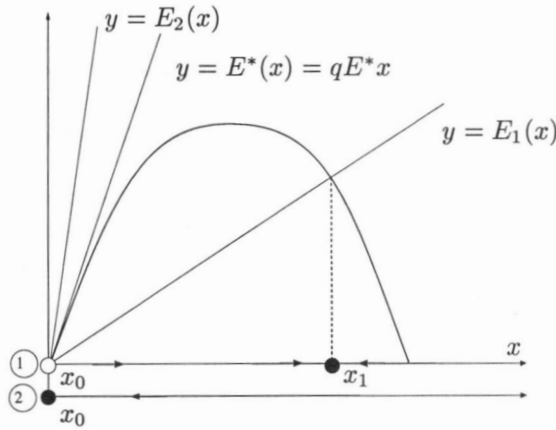


Figura 3.2: Estudio de la evolución de una especie regida por un crecimiento de tipo logístico sometida a pesca con esfuerzo constante. Diferentes casos en función del valor de dicha constante.

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= (r - qE)x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qEx^2}{K} \\
 &= (r - qE)x \left(1 - \frac{x}{K} - \frac{qEx}{K(r - qE)}\right) \\
 &= (r - qE)x \left(1 - \frac{rx}{K(r - qE)}\right)
 \end{aligned}$$

$$\dot{x} = (r - qE)x \left(1 - \frac{x}{K_E}\right) = g(x), \quad K_E = \frac{K(r - qE)}{r} \quad (3.4)$$

Esta ecuación presenta dos posibles puntos de equilibrio $x_0 = 0$ y $x_1 = K_E$. Se verifica que $g'(x) = (r - qE) - 2\frac{r}{K}x$ y, por tanto, $g'(x_0) = r - qE$. En consecuencia, el punto x_0 es estable si $r < qE$ y es inestable en caso contrario. Paralelamente dado que $g'(x_1) = -(r - qE) = -g'(x_0)$, el criterio de estabilidad se invierte en el caso de x_1 . El caso $r < qE$ corresponde a una sobrexplotación que implica la desaparición de la especie. En otro caso, la población se estabiliza en un valor $K_E < K$.

La ventaja de este procedimiento con respecto al análisis del flujo que realizamos antes es evidente, al ofrecer una expresión analítica para los puntos de equilibrio en función de los parámetros del sistema.

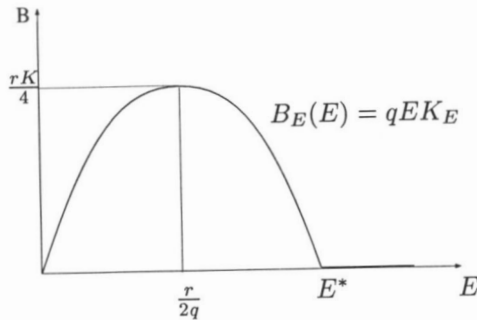


Figura 3.3: Representación gráfica de la renta estabilizada de capturas o curva de sustento.

3.2 Beneficios económicos obtenidos por la pesca

Dado que el esfuerzo de pesca se supone constante, la tasa de capturas $h(x)$ para el valor K_E tiende a estabilizarse en

$$B_E = qEK_E = qEK \left(1 - \frac{qE}{r}\right)$$

Este valor B_E representa, para cada valor de E , la tasa de capturas a la que se tendería con el tiempo permaneciendo constante el esfuerzo de pesca. A esa función B_E la llamaremos *renta estabilizada de capturas* o *modelo de Schaefer*. De alguna manera, ese valor representa el sustento (el beneficio, en términos económicos) que proporciona la pesca. La gráfica de esa función es una curva en el plano EB_E , llamada curva de sustento (en inglés, *yield-effort*). En el caso de población logística que nos ocupa, se trata básicamente de una parábola invertida que alcanza su valor máximo en el punto $E = \frac{r}{2q}$ y que se continúa con la función constantemente igual a cero para valores de esfuerzo superiores a un determinado valor crítico, $E > E^*$, con $E^* = \frac{r}{q}$.

En base a su gráfica podríamos plantearnos el problema de cómo conseguir, a lo largo del tiempo, el máximo de capturas con el mínimo de esfuerzo y, por supuesto, sin esquilmar la población; en otras palabras, pretendemos dar una respuesta a la pregunta ¿cómo debe elegirse E para maximizar B_E a lo largo del tiempo?.

Observando la gráfica 3.3 concluimos inmediatamente que B_E toma el valor máximo B_{max} precisamente cuando se adapta el esfuerzo al valor $E_{max} = \frac{r}{2q}$, es decir $B_{max} = \frac{rK}{4}$. Conviene notar, mirando la gráfica 3.2 que aumentando E respecto de E_{max} se podrían conseguir momentáneamente más capturas (mayor número de peces), pero esto provocará una disminución de la población y, a la larga, la tasa de capturas disminuirá.

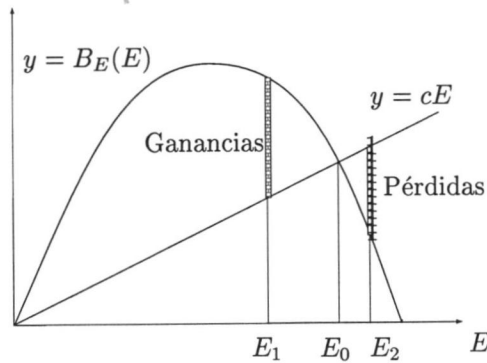


Figura 3.4: Renta real de beneficios.

3.2.1 Pesquerías abiertas: una mala política

De todos modos, al realizar este estudio de beneficios, estamos despreciando una parte importante del problema ya que en ningún momento hemos considerado el coste que lleva aparejado poner un barco en el mar. Tendríamos que estudiar, pues, más que el valor de la renta estabilizada de capturas, la *renta real de beneficios*. Esta cantidad se define como

$$pqEK_E - cE,$$

donde el parámetro p representa el precio por unidad obtenido en el mercado por las capturas realizadas. Para simplificar nuestro estudio lo supondremos constante (suposición, a todas luces, poco realista pues no podremos colocar en el mercado, con la misma facilidad, una que cien toneladas de un producto). El parámetro c es una nueva constante que determina el coste que supone para el armador fletar un barco.

Imaginemos ahora que queremos pescar una especie determinada en una zona de pesquería abierta, esto es, una zona donde no existen leyes (fuera de los argumentos puramente económicos) que impidan a los barcos acudir. La representación tanto de la curva de ganancias (curva homotética a la curva de sustento ya analizada) como de la recta de costes, ofrece un punto de corte, de abscisa E_0 , en el que no hay ni beneficios reales ni pérdidas y, por tanto, no interesa a los armadores.

- Si $E < E_0$, la renta real es positiva. Los barcos que allí acuden obtienen beneficios. En consecuencia, al no existir ninguna regulación política que lo impida, siguen acudiendo cada vez en mayor número a pesar de que el margen de beneficios sea cada vez menor.
- Si $E > E_0$, la renta real es negativa y, por tanto, el negocio produce pérdidas. Los barcos van abandonando la zona en busca de otras en las

que sean capaces de obtener beneficios y, para los que quedan, las pérdidas son cada vez menores.

La conclusión a la que llegamos es sencilla: en pesquerías de acceso abierto, motivos económicos hacen tender el esfuerzo hacia el valor E_0 y, para ese valor, no hay beneficios ni pérdidas (la renta real es nula). Ningún país con recursos pesqueros está interesado en este tipo de política pesquera que provoca pérdidas económicas y, a menudo, sobreexplotación de la propia especie. Para evitar este tipo de situaciones que se produjeron con bastante frecuencia en los años 50, surgió la idea de fijar un número de millas de mar alrededor de las costas donde sólo pueden pescar barcos de una nacionalidad determinada, impidiendo así las pesquerías abiertas. En estas zonas es un único país el que tiene los derechos de explotación y, en consecuencia, puede poner en marcha, sin depender del comportamiento de otros, una política de beneficio óptimo controlando la posibilidad de extinción de la especie y por tanto que el caladero se agote.

3.2.2 El peligro de la extinción

Las posibilidades de extinción de especies han sido analizadas anteriormente según el tipo de pesca que se realice. Los aspectos estudiados aparecen recogidos en las gráficas 3.1 y 3.2, correspondientes al caso h constante y E constante, respectivamente. La conclusión es clara, si la tasa de capturas es constante la población acabará por desaparecer para densidades iniciales bajas, mientras que si la pesca es de arrastre este fenómeno no llega a producirse, en las mismas condiciones de desarrollo de la población. Ya que el modelo de crecimiento asociado a la especie es en ambos casos el mismo, esta diferencia se debe por completo al método de pesca.

Sin embargo, aunque recoge algunas de las primeras cuestiones relacionadas con la explotación de una pesquería, se trata de un análisis bastante "teórico". Los móviles de los armadores se reducen casi siempre a consideraciones puramente económicas y, sin embargo, se producen paradojas bastante curiosas. Un ejemplo de esto, aunque no demasiado típico en las pesquerías, aparece en el libro de Clark [10]. Ahí se analiza un modelo de pesca para la ballena azul del Antártico. Se puede suponer, de modo bastante razonable, que el crecimiento de este mamífero sigue una ley de tipo logística con tasa de crecimiento intrínseco $r = 0.05$ anual. Se estima que la capacidad de soporte máxima del habitat que ocupan es de unas 150000 ballenas. Esto ofrece un sustento máximo posible es de 2000 ballenas por año, que corresponde a una población estabilizada de 75000 ballenas. Si el beneficio medio obtenido por la venta de una ballena en el mercado es de un millón de pesetas, anualmente la pesca se vendería en 2000 millones de pesetas. Sin embargo, desde un punto de vista puramente económico, esta podría no ser una opción suficientemente atractiva. Los armadores podrían decidir pescar la mitad de todas las ballenas posibles, es decir 75000 ballenas, (suponiendo que ello fuera posible y que el mercado no se alterara por la pesca masiva) la totalidad de la captura se vendería por 75000 millones de pesetas. Si esta cantidad se invierte en unos fondos que proporcionen un interés del 5 por

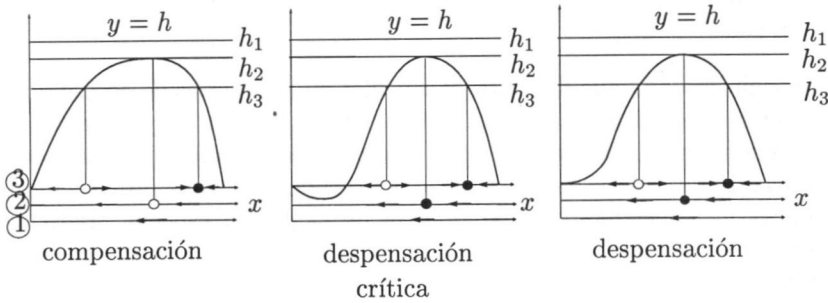


Figura 3.5: Diferentes posiciones relativas de la recta de tasa de capturas constantes con los modelos de tipo compensatorio, despensatorio y de despensación crítica.

ciento anual (interés bastante modesto, por cierto) el beneficio anual, e indefinido, sería de 3750 millones de pesetas anuales, casi el doble de lo que se obtendría siguiendo la política de pesca citada al principio. Luego, pese a que hemos reducido de golpe la población, ésta tiende a estabilizarse de nuevo hacia el valor de soporte máximo del medio y, además, obtengo con esta política mayores beneficios que aplicando la tasa de capturas óptima que hemos calculado.

Lógicamente sigue siendo un ejemplo bastante teórico puesto que el mercado se rige por la ley de oferta y demanda y, por tanto, resulta bastante ilusorio suponer que puedo introducir en el mercado 75000 ballenas y mantener después el precio.

El ejemplo anterior muestra las notables implicaciones entre los aspectos económicos y los de dinámica de poblaciones que aparecen en el mundo pesquero: un buen modelo debería incorporar ambos aspectos. Además, los armadores, más que en la cantidad de peces o en el peso de éstos, están interesados en el dinero que pueden conseguir con la pesca. Así, aunque ciertos pescadores fijen un régimen de pesca óptimo, la competencia con otros pescadores de la misma o de distinta nacionalidad provocaría que no pueda mantenerse esa política. El problema global es, por tanto, supranacional y requiere fuertes medidas de control desde muy diversos ángulos.

3.3 Compensación y despensación sujetas a pesca con capturas constante

En el tema anterior ya hemos analizado otras gráficas de crecimiento absoluto para determinadas especies que se ven influenciadas por el efecto Allee. Nos interesa saber ahora cómo se modificará su comportamiento si actúan otros términos que influyen en su desarrollo. Nos limitaremos, como hemos hecho en el modelo logístico, a realizar el estudio de los puntos de estabilidad de estas poblaciones cuando se las somete a una explotación determinada, bien suponiendo una tasa

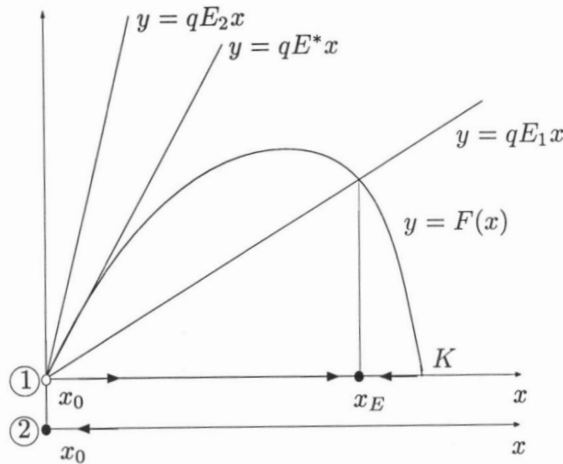


Figura 3.6: Evolución de una población compensatoria sometida a una explotación con esfuerzo constante.

de capturas constante o que resulta proporcional a la densidad de individuos presentes.

Supongamos pues que una especie cuya ley de crecimiento corresponde a uno de los tipos anteriores, es sometida a pesca.

Si la política seguida supone una tasa de capturas constante, el estudio a realizar es análogo al que hicimos en el apartado correspondiente de la sección anterior y los resultados, con el correspondiente estudio de la estabilidad, aparecen recogidos en la figura 3.5. Es inmediato notar que no se deducen consecuencias distintas de las ya observadas para el modelo logístico.

3.4 Modelos compensatorios sometidos a pesca con esfuerzo constante

Si, por el contrario, suponemos una explotación con esfuerzo pesquero constante, la nueva ley de crecimiento sería

$$\dot{x} = F(x) - qEx.$$

Pretendemos, como antes, analizar la estabilidad de los puntos de equilibrio que aparecen y las correspondientes curvas de esfuerzo-beneficio. Observemos que los nuevos puntos fijos corresponden a las abscisas de los puntos de corte entre la curva $y = F(x)$ y la recta $y = qEx$. El punto $x_0 = 0$ es en cualquier caso un punto estacionario. No obstante, hay otro valor fijo que aparece siempre que $0 \leq qE \leq qE^*$, donde qE^* es la pendiente de la tangente a la curva $y = F(x)$

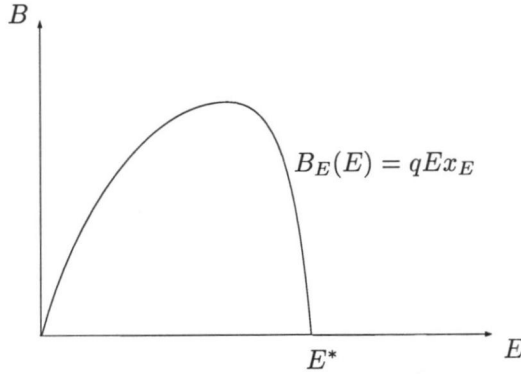


Figura 3.7: Curva de sustento para un modelo de tipo compensatorio.

en el origen de coordenadas. En estas condiciones, el análisis de cada uno de los casos posibles se recogen en las figuras 3.6, 3.8 y 3.10.

Si nos referimos a un modelo de compensación sólo aparece un punto de equilibrio estable $x_E < K$. El sustento correspondiente sería $B_E = qEx_E = F(x_E)$. La curva esfuerzo-beneficio tiene aproximadamente la de la figura 3.7. Obsérvese la similitud de esta gráfica con la obtenida en el caso del modelo logístico.

La gráfica presenta un máximo, denominado *máximo sustento sostenido*, y a partir de él, al aumentar E , B_E decrece hasta anularse cuando $E = E^*$. A la constante $qE^* = F'(0)$ se la denomina *tasa de crecimiento intrínseca* de la población.

3.5 Modelos despensatorios sometidos a pesca con esfuerzo constante

Según podemos observar en la figura 3.8, podemos distinguir varios casos.

1. Si $E > E^*$ el único punto fijo es el $x_0 = 0$ que es estable. La población es conducida a su extinción si se la somete a una pesca con esfuerzo constante mayor que esa cantidad límite.
2. Si $E^* > E > E^{**} = F'(0)/q$, $x_0 = 0$ es estable pero aparecen otros dos puntos fijos x_I y x_E el primero inestable y el segundo estable.
 - Si $x(0) > x_I$, $x(t) \rightarrow x_E$ para $t \rightarrow \infty$.
 - Si $x(0) < x_I$, $x(t) \rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$.

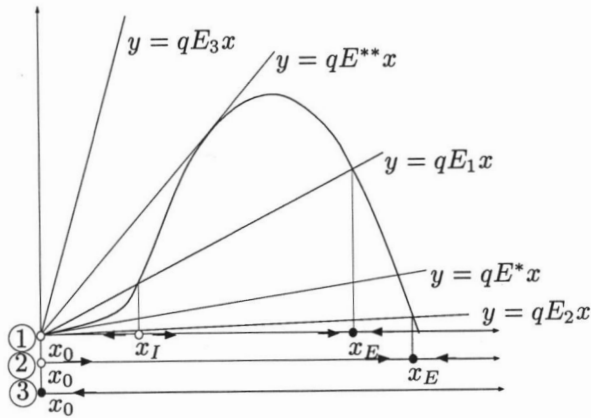


Figura 3.8: Posiciones relativas de la recta de esfuerzo constante con un modelo de tipo despensatorio. Estudio de la estabilidad.

3. Si $E^{**} > E > 0$ entonces $x_0 = 0$ es inestable, pero aparece otro punto fijo x_E , que sí es estable. La población, independientemente de su tamaño inicial tiende a estabilizarse en torno a este valor.

3.5.1 Análisis de beneficios para modelos despensatorios

Si pretendemos analizar el sustento correspondiente a esfuerzo E , es decir representar la curva esfuerzo-sustento (figura 3.9), observamos que para valores de E en el intervalo $[0, E^*)$ el beneficio sostenido tomaría siempre el valor $B_E(E) = qEx_E = F(x_E)$, siendo x_E el único punto de equilibrio estable que dedujimos anteriormente. Para esfuerzos comprendidos entre E^* y E^{**} el beneficio sostenido puede tomar dos posibles valores, ya que existen dos puntos de equilibrio asociados, dependiendo del tamaño inicial de la población $x(0)$. En este caso, el beneficio sostenido sería nulo si $x(0) < x_I$ y alcanzaría el valor $F(x_E)$ si $x(0) > x_I$. Representamos ambos puntos sobre la curva de sustento utilizando el trazo continuo. Para completar la gráfica, dibujamos una línea de trazo discontinuo ligada a la existencia de un punto de equilibrio inestable en el intervalo $[E^*, E^{**}]$.

Se observa pues que si una población, gobernada por un crecimiento de tipo despensatorio, es sometida a un esfuerzo pesquero que va paulatinamente aumentando, el beneficio o sustento estabilizado va creciendo hasta alcanzar un máximo y poco después anularse rápida y bruscamente, al cruzar el valor E^{**} . Este tipo de política pesquera recibe la denominación de *catastrófica* pues produce una *catástrofe* en la población de peces.

Se puede llegar incluso a una situación en la que, con sólo alterar un poco el valor de E (de forma que pasemos de la izquierda a la derecha de E^{**}), podemos

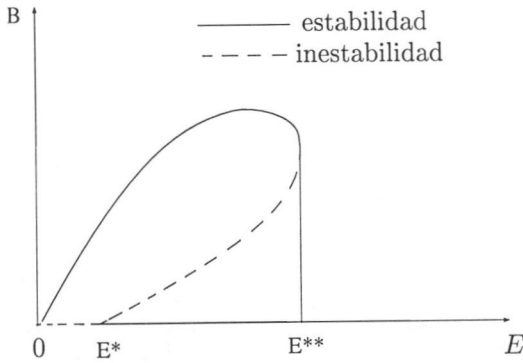


Figura 3.9: Gráfica esfuerzo-sustento para un modelo de despensación.

hacer que la población pase de ofrecer una cantidad “razonable” de capturas a extinguirse por completo. Si, “arrepentidos de nuestra avaricia”, pensamos ahora en volver a disminuir el esfuerzo pesquero observamos que puede haber problemas para conseguir la reaparición de la pesca. De hecho, para ello, hemos de limitar el esfuerzo a una cantidad inferior al valor E^* una vez que la población se haya estabilizado en torno a su capacidad de soporte máxima del medio. A partir de entonces volvemos a obtener de nuevo capturas ya que la población se estabiliza de nuevo en torno a un valor distinto del origen. Esta situación incluso nos permite entonces aumentar el esfuerzo pesquero con tal de no sobrepasar el fatídico valor E^{**} , para obtener un beneficio superior.

3.6 Despensación crítica: Análisis de la estabilidad y beneficios obtenidos

En el caso de despensación crítica, tendríamos que distinguir tan sólo dos casos según que E sea mayor o menor que E_0 . En la primera opción, el único punto fijo estable es el $x_0 = 0$ y, por tanto la población tiende a ser aniquilada. Con la segunda posibilidad, aparecen como puntos fijos el $x_0 = 0$, que es estable, el x_I inestable, y el x_E estable. La evolución de la población dependerá, pues, de su tamaño inicial.

- Si $x_I > x(0) > 0$ entonces $x(t) \rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$.
- Si $x(0) > x_I$ entonces $x(t) \rightarrow x_E$ para $t \rightarrow \infty$.

La correspondiente curva esfuerzo-beneficio puede ser obtenida de forma similar a la del caso de despensación y su representación aparece en la figura 3.11. La interpretación sigue las pautas del modelo anterior con la diferencia de

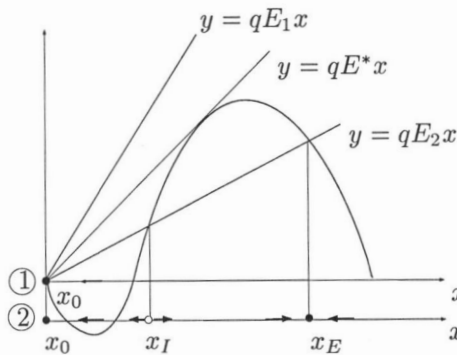


Figura 3.10: Posiciones relativas de la recta de esfuerzo constante con un modelo de despensación crítica. Estudio de la estabilidad.

que si llegamos a sobrepasar E_2 , se produce una catástrofe en la población de peces que no puede ya ser recuperada.

3.7 Una situación real

La captura de muchas especies ha producido fenómenos catastróficos como los que venimos estudiando. Podríamos poner muchos ejemplos pero pocos han sido tan espectaculares como el desarrollo de las pesquerías de anchoas peruanas (*Engraulis ringens*).

A resultas de la, cada vez mayor, demanda de pescado (no para su consumo directo sino para la fabricación de piensos para ganado), se fue incrementando las tasas de capturas totales de esta especie, que llegó a estar en torno a los 10 millones de toneladas a finales de los años 60. Esta cantidad suponía el 15% de toda la captura mundial. De hecho, para prevenir la destrucción de la pesquería, el gobierno peruano introdujo fuertes medidas de control restringiendo los periodos de pesca. De todos modos, muchos biólogos advirtieron que la situación era límite y que las capturas corrían el riesgo de desaparecer por completo al menor cambio que se produjera en las condiciones habituales.

Y ese cambio se produjo. En las navidades del año 1973, llegó a las costas peruanas una corriente marina de aguas superficiales cálidas que recibe el nombre de "El Niño" (que hace su aparición cada pocos años). A pesar de las voces que se oyeron advirtiendo el posible colapso de la pesquería, la presión de los armadores fue superior y la temporada de pesca se abrió a comienzos de año. A finales del mes de marzo las capturas recogidas no fueron más de un 40% de lo que venía hasta entonces siendo habitual. Años posteriores fueron testigos de una cada vez mayor disminución en las capturas. La pesquería había llegado a una situación de catástrofe y no parece, por ahora, que pueda ser recuperada.

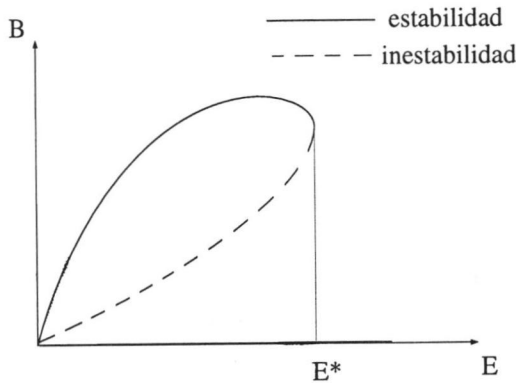


Figura 3.11: Curva de sustento en un modelo de despensación crítica. Nótese que en esta situación la gráfica obtenida no es sino un caso límite de la deducida para el caso anterior.

A efectos gráficos, nos estábamos moviendo en tasas de capturas muy altas en las figuras 3.11 (o 3.9), correspondientes a valores de esfuerzo pesquero cercanos al valor E^* (o E_0). Un cambio en las condiciones hizo que pasáramos a recorrer la parte inferior de las curvas con lo que la tasa de capturas de la renta de capturas estabilizada paso a ser inapreciable y esa situación no variará si no es disminuyendo (casi) por completo el esfuerzo pesquero y dejando pasar un intervalo de tiempo suficiente.

De hecho, aún no se sabe si algún día esa pesquería volverá a ser recuperada.

3.8 Utilidad de la política de paros ecológicos

Como vimos en el capítulo anterior, a partir de la correspondiente gráfica de crecimiento podemos representar la evolución de la población a lo largo del tiempo. La aplicación del llamado método de las isoclinas para curvas de despensación crítica, por ejemplo, conduce a representaciones gráficas del tipo que aparecen en la figura 3.13.

Supongamos ahora que en un determinado instante t_0 , la población de la especie es $x(t_0)$. Esa especie es sometida a pesca durante un cierto periodo de tiempo de forma que su población se reduce a $x(t_0 + \Delta t)$ (atravesando el valor K_1). En ese momento llega una temporada de *paro ecológico*, la pesca se interrumpe, así que la población se recupera (ver figura 3.13). Una nueva caída correspondería con un nuevo periodo de pesca y, de este modo, podemos ir dibujando una línea *pseudo*-poligonal que indica la variación de la población. Las conclusiones son sencillas: si el tamaño de la población se va moviendo entre K_1 y K_0 , el esfuerzo pesquero no tiene excesiva importancia ya que en los

Año	N° barcos	N° días pesca	Capturas (millones tns)
1959	414	294	1.91
1960	667	279	2.93
1961	756	298	4.58
1962	1069	294	6.27
1963	1655	269	6.42
1964	1744	297	8.86
1965	1623	265	7.23
1966	1650	190	8.53
1967	1569	170	9.82
1968	1490	167	10.26
1969	1455	162	8.96
1970	1499	180	12.27
1971	1473	89	10.28
1972	1399	89	4.45
1973	1256	27	1.78
1974	795	na	3.58
1975	785	na	3.08
1976	556	na	3.86
1977	514	na	0.79
1978	504	na	1.19
1979	484	na	1.36
1980	403	na	0.72
1981	na	na	1.23
1982	na	na	1.72
1983	na	na	0.12
1984	na	na	na

Fuente: Instituto del Mar del Perú

Figura 3.12: Tabla de datos sobre la pesquería de anchoas peruanas.

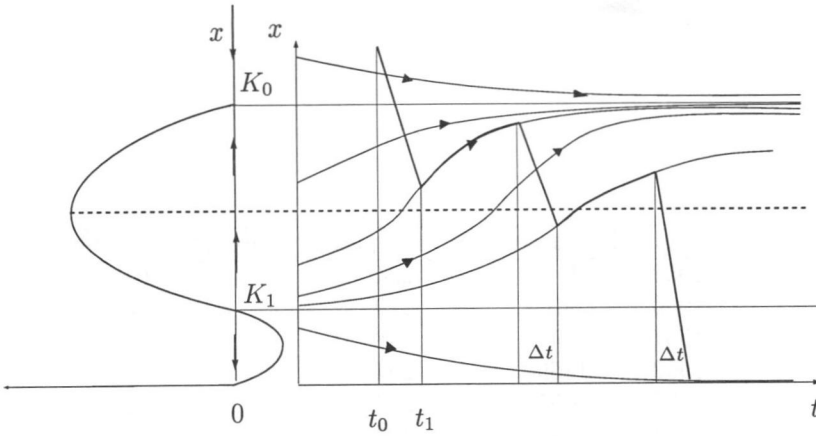


Figura 3.13: Método de las isoclinas para un modelo de despensación crítica. Análisis de la población para una determinada política que alterna las temporadas de pesca con los paros ecológicos.

paros la población tiende siempre a recuperarse. Por el contrario, si en una de las campañas ocurre que el número de peces alcanza valores inferiores a K_0 , la población irá disminuyendo irremediablemente hasta su aniquilación.

Como podemos observar, en estos casos de *sobreexplotación*, se vuelve inútil toda la política de paros pesqueros.

3.9 Modelo de Beverton-Holt

Comencemos buscando un modelo relativamente simple que describa el crecimiento de una población teniendo en cuenta que el individuo, en los primeros estadios de su desarrollo, atraviesa un periodo larvario antes de convertirse en alevín e incorporarse a la población adulta.

Como hemos indicado anteriormente, el modelo logístico no incorpora estructura de edades. Su base descansa, tan sólo, sobre la tasa de crecimiento por individuo r y la capacidad de soporte del medio K . A pesar de ello, se ha probado su eficacia para peces que se desarrollan lentamente, tanto de forma individual como en términos de población. Éste es el caso de los grandes mamíferos marinos, por ejemplo. Sin embargo, la mayoría de los peces (no mamíferos) no pueden ajustarse a este modelo ya que producen grandes cantidades de huevos (entre 10^4 y 10^6 anualmente) y no se ajustan por tanto a un régimen lento de crecimiento, su vida es mucho más corta de lo que fijaría el modelo logístico (entre cinco y diez años) y los efectos estacionales (que en los casos anteriores no se consideraban) no son en absoluto despreciables. Pretendemos ahora establecer un modelo que resulte adecuado a esta situación.

Dado que la mortalidad de las larvas en las primeras semanas de vida es enorme, el parámetro del número (medio) de huevos que produce cada individuo no es significativo. La primera idea es reconocer que dado que una cierta fracción media de estas larvas sobrevive (por ejemplo, podríamos llegar a establecer que sobrevive una de cada 5000), la fertilidad debería considerarse como fertilidad efectiva, y mantener válido el modelo logístico aunque con parámetros diferentes. Sin embargo, las larvas y los adultos siguen unas pautas vitales diferentes y es preferible tratarlas de forma diferente.

En 1957, Beverton y Holt, [5], propusieron el siguiente modelo, que contempla parcialmente esta situación. Supongamos $P(t)$ es la cantidad de individuos adultos $P(t)$ y que $L(t)$ son las *larvas* producidas por las hembras de esa población que están suficientemente desarrolladas para desovar. Estas larvas tienen una duración limitada y sólo las que superan esta etapa deben ser tenidas en cuenta para la población de peces, son los *alevines o reclutas* (en inglés *recruits*), que representaremos por $A(t)$. El modelo de Beverton y Holt pretende establecer la relación entre el *stock* P de adultos y el de alevines A , obteniendo como tesis que el número de peces después del periodo larvario es bastante independiente de la cantidad inicial de larvas, situación que coincide con las comprobaciones experimentales. La base, la hipótesis del modelo, expresa la tasa de mortalidad relativa de las larvas de forma linealmente dependiente de su número.

$$-\frac{L'(t)}{L(t)} = p + qL(t), \quad p, q > 0 \quad (3.5)$$

donde el parámetro p viene a describir la tasa de mortalidad relativa de la especie mientras que q es un término que indica tanto la depredación a que se ven sometidas las larvas como la lucha entre ellas por la comida. Es inmediato observar que, si suponemos los valores de p y q constantes, el modelo que obtenemos es de tipo logístico. No obstante, en general, tanto p como q serán funciones del tiempo, dependerán, por ejemplo, de si hay un aumento de la temperatura o varía el caudal de los ríos. En este caso, la ecuación (3.5) que aparece no es autónoma y, por tanto, no podemos utilizar métodos gráficos para su estudio. Sin embargo, analíticamente podemos resolverla ya que corresponde a una ecuación tipo Bernouilli. Imponemos para ello de forma natural una condición inicial sobre la población de larvas $L(t) = L_0$. Hacemos pues el cambio de variables $z = L^{-1}$, que transforma (3.5) en la ecuación lineal

$$z' = -(pz + q)$$

cuya solución viene dada por la expresión

$$z(t) = e^{-S(t)} \left(- \int_0^t e^{S(s)} q(s) ds + z(0) \right)$$

donde $S(t) = \int_0^t p(s) ds$ y $z(0) = \frac{1}{L_0}$. Sea T , como hemos dicho, el tiempo transcurrido entre la eclosión del huevo y su transformación en alevín. Des-haciendo el cambio e imponiendo la notación $L(T) = A$, obtenemos, haciendo

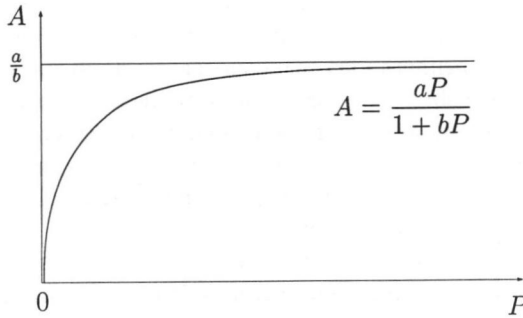


Figura 3.14: Representación gráfica de la función que describe el número de alevines a partir tanto de la población como del número de larvas.

operaciones, la expresión

$$A = \frac{aL_0}{1 + bL_0}, \quad \text{con} \quad \begin{cases} a = e^{S(T)} \\ b = -\int_0^T e^{S(s)} q(s) ds. \end{cases} \quad (3.6)$$

Función que representa el número de alevines teniendo en cuenta el tamaño inicial de la población de larvas. De otra forma, si queremos relacionar el número de alevines con el tamaño de la población adulta sólo tenemos que introducir un nuevo parámetro α , que representa la tasa de fertilidad efectiva de la población (número de huevos viables por individuo y año). La cantidad de larvas producidas resulta proporcional al tamaño de la población $L_0 = \alpha P$ y, por tanto, la ecuación

$$A = \frac{\tilde{a}P}{1 + \tilde{b}P}, \quad (3.7)$$

con $\tilde{a} = \alpha a$ y $\tilde{b} = b$, describe esa relación.

Las ecuaciones (3.6) y (3.7) ofrecen una relaciones hiperbólicas (ver figura 3.14). La influencia de los parámetros es tal que la curva correspondiente crece rápidamente y después se estabiliza, de forma que la cantidad de alevines resulta bastante independiente del *stock* de individuos fértiles. Obsérvese que si $q > 0$, como resulta lógico de su significado real, entonces

$$A = \frac{aP}{1 + bP} \leq \frac{a}{b}$$

y que, por ello, el número de alevines no puede superar ese valor que no depende del número inicial de larvas producidas. La forma de la curva tiene un importante efecto práctico pues mitiga parcialmente los efectos de una eventual pesca masiva. La cantidad de alevines varía poco con P , si esta cantidad es suficientemente elevada. Sólo en casos muy severos de mortalidad, debida, por ejemplo, a un problema de contaminación, se llega a la zona con inclinación

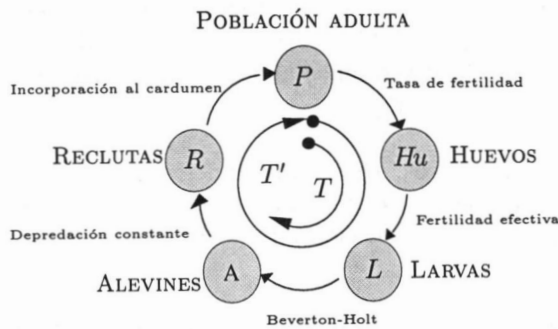


Figura 3.15: Etapas en el desarrollo de un pez, ciclo vital.

fuerte de la curva y, entonces, tendríamos serios problemas para recuperar la población.

Analicemos con algo más de generalidad la situación planteada en la ecuación (3.5). Sabemos que, para $t \in [0, T]$, la variación de larvas es una función decreciente y supongamos que, en un intervalo de tiempo $t \in [t_1, t_2]$, se cumple $\frac{dL}{dt} \leq -qL^2(t)$, con $q > 0$ (podría ocurrir, por ejemplo, que en ese intervalo de tiempo los depredadores acudan a las zonas donde existan gran cantidad de larvas). La desigualdad anterior implica, entonces, que

$$\int_{t_1}^{t_2} \frac{dL}{L^2} = \frac{1}{L(t_1)} - \frac{1}{L(t_2)} \leq -q\Delta t.$$

Por tanto,

$$\frac{1}{L(t_2)} \geq \frac{1}{L(t_1)} + q\Delta t = \frac{1 + q\Delta t L(t_1)}{L(t_1)}$$

o lo que es lo mismo,

$$L(t_2) \leq \frac{L(t_1)}{1 + q\Delta t L(t_1)}.$$

Así, podemos deducir que la limitación en el número de alevines es inversamente proporcional tanto a la fuerza del periodo crítico durante el cual se produce una mortandad correspondiente al término de depredación como al término q , que representa de algún modo la voracidad de los peces depredadores. El producto $q\Delta t$ puede variar fuertemente de un año a otro dependiendo de las circunstancias ambientales.

3.9.1 De alevines a reclutas

Los peces van pasando de forma gradual del estado larvario al recluta, según la estructura marcada en el gráfico 3.15.

¿Cuáles son las leyes que regulan el paso entre las diferentes etapas?. Correspondiendo a la figura 3.15 y leyéndola recorriendo el ciclo en el sentido de las agujas del reloj, describimos ahora el paso entre las diferentes fases de crecimiento en la vida de un pez.

1. El número de huevos, Hu , es una función proporcional al tamaño de la población. La tasa de fertilidad α nos permite expresar $Hu = \alpha P$, siendo P el tamaño de la población adulta de la especie en la zona objeto de estudio.
2. La cantidad de larvas, por tanto, también se puede describir como una porción de la población original. Ahora el factor de proporcionalidad recibe el nombre de tasa de fertilidad efectiva y tiene en cuenta la gran cantidad de huevos que son devorados antes de su eclosión.
3. Tras este periodo de tiempo, de longitud T , está universalmente aceptado que la relación entre el número de larvas y la población de alevines se ajusta al modelo de Beverton-Holt, que ya conocemos y hemos analizado en la sección anterior.
4. Hasta que los peces se convierten en reclutas (transcurrido un tiempo T' desde que salieron del huevo), y pueden seguir al banco de peces—los alevines no lo hacían—el término de depredación entre ellos es casi nulo. Podemos considerar entonces que la mortalidad que se genera proviene, tan sólo, de factores ajenos a los individuos⁴. Esta situación es fácil de representar con el problema de valores iniciales siguiente:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} & = -p \\ x(0) & = A \\ x(T' - T) & = R \end{cases} ,$$

siendo A el tamaño de la población de alevines y R la cantidad final de éstos que se convierten en reclutas.

5. La última etapa consiste ya en la incorporación de los reclutas a la población adulta, pues ya son capaces de seguir al banco de peces.

La solución a esa ecuación diferencial viene dada por la expresión

$$x(t) = -pt + A$$

⁴Pensemos, por ejemplo, en una situación parecida a la que le ocurre a peces como el salmón: suben los ríos para desovar, allí se crían las larvas para volver al mar cuando ya son peces jóvenes capaces de soportar el esfuerzo. La mortalidad de estos peces cuando bajan las corrientes puede ser elevada, pero la tasa que corresponde a la depredación puede ser considerada constante (esto es, los depredadores no acuden a buscarlos sino que se los “encuentran”).

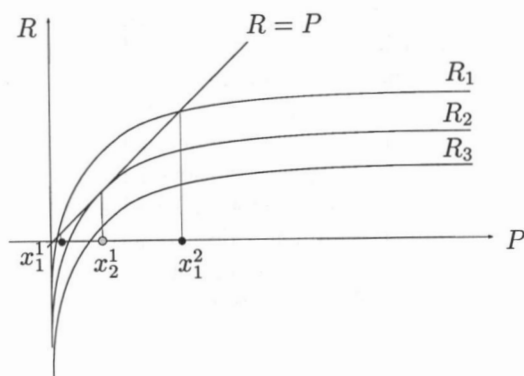


Figura 3.16: Posiciones relativas entre la curva de reclutas en función de la población y la recta de ésta. Los puntos de corte indican los valores máximos y mínimos viables para el desarrollo de la población.

Aplicando las condiciones iniciales a esa familia de soluciones y restando las expresiones resultantes obtenemos

$$R = A - \underbrace{p(T' - T)}_{= c}$$

Luego, si suponemos para la etapa anterior una situación en la que es válido considerar un modelo de Beverton-Holt, la curva de reclutamiento aparece descrita mediante la ecuación

$$R = \frac{aL}{1 + bL} - c \quad \text{o bien} \quad R = \frac{\tilde{a}P}{1 + \tilde{b}P} - c \quad (3.8)$$

Gráficamente si estudiamos ahora la posición relativa entre la curva R , dada por 3.8 y la recta $R = P$ (figura 3.16⁵), observamos que pueden existir uno, dos o ningún punto de corte según los valores de la constante c . Estos valores representan las cantidades mínimas y máximas de soporte de la población ya que indican las cantidades de reclutas que irían renovando la población adulta generando luego los correspondientes modelos de tipo compensatorio o despensatorio.

3.10 Modelo de Brock-Riffenburgh

Algunas especies de peces, especialmente la familia *clupeidae* (anchoas, sardinas y arenques) son característicos por moverse y vivir formando inmensos *bancos*

⁵La clave de colores, en este caso, representa tan solo cuáles son los puntos que van asociados al corte de la recta $R = P$ con las curvas R_1 , R_2 y R_3 .

o cardúmenes⁶. Los biólogos suponen que las ventajas de este comportamiento son fundamentalmente la facilidad en la búsqueda de comida, el entrenamiento de los alevines, solución al problema del emparejamiento, *técnicas de navegación* más sencillas, etc. El modelo que vamos a seguir no recoge, en un primer momento, ninguna de estas razones pero sí se deduce de él la *protección frente la depredación* que, de hecho, estas especies obtienen de su comportamiento. Veremos, pues, que se deduce una disminución progresiva en la tasa de mortalidad a medida que el banco de peces aumenta de tamaño (aunque quizá resulte un poco *contrario a la intuición*). Un estudio muy interesante de esta situación fue llevado a cabo en 1963 por Brock y Riffenburgh, [9], basándose en las siguientes consideraciones:

1. Un depredador tiene un rango de detección finito (aproximadamente unos 60 metros, dependiendo de factores como la calidad del agua, por ejemplo).
2. Un depredador tiene apetito finito; una vez saciado, no continúa comiendo.
3. El número de depredadores es fijo.
4. La especie objeto de estudio no es el único alimento de los depredadores. Si consideramos este caso obtendríamos un modelo bidimensional, que estudiaremos más adelante. De este modo la hipótesis enunciada en tercer lugar es más *realista* ya que no depende tanto de las reacciones habituales entre el depredador y la presa.

Ésta es la situación a modelizar. Supongamos, para comenzar, que el banco de peces adopta forma esférica. Sea x el número de individuos en la formación, y c el radio medio de una esfera ocupada por un pez, entendiendo así que el volumen del banco de peces se puede expresar como

$$V = \frac{4}{3}\pi c^3 x,$$

o lo que es lo mismo,

$$V = \frac{4}{3}\pi (cx^{\frac{1}{3}})^3,$$

esto es, el volumen que ocupa el cardumen lo asociamos a una esfera de radio $cx^{\frac{1}{3}}$.

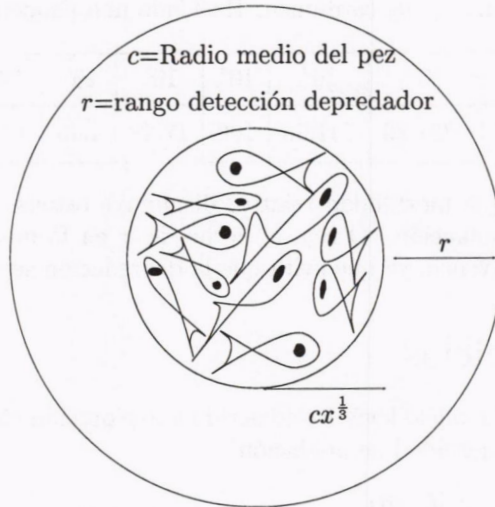
Llamemos r al rango de detección visual del depredador⁷. Un depredador detecta pues al cardumen si se encuentra en la esfera de radio $cx^{\frac{1}{3}} + r$. Llamaremos a esta esfera, *esfera visual*⁸.

$$\text{Volumen de la esfera visual} = \frac{4}{3}\pi (cx^{\frac{1}{3}} + r)^3$$

⁶En inglés, school.

⁷ r viene a ser del orden de 60 metros en agua de mar clara y, además, es esencialmente independiente del tamaño del objetivo visual.

⁸Esto es, la región en la que el depredador puede detectar la presencia del banco de peces.



$x(t)$ = Número de peces del banco en el instante t

Figura 3.17: Banco de peces o cardumen y esfera de detección visual.

La ley que describe la variación de la población $x(t)$, se enuncia considerando que la tasa de depredación es proporcional al volumen visual ocupado por el cardumen. Suponemos, pues, que la tasa de mortandad de la especie es proporcional al volumen visual del cardumen.

$$\frac{dx}{dt} = -kV = -k\frac{4}{3}\pi(cx^{\frac{1}{3}} + r)^3.$$

Otra forma de escribir el modelo, para que las operaciones resulten más sencillas, sería

$$\frac{dx}{dt} = \phi(x) = -c_1(c_2x^{\frac{1}{3}} + 1)^3 = -\phi(x)$$

siendo $c_1 = \frac{4\pi k}{3}r^3$ y $c_2 = \frac{c}{r}$.

Estudiamos la tasa de mortalidad relativa que se deduce de la ecuación anterior,

$$\sigma(x) = \frac{\phi(x)}{x} \sim \frac{1}{x}(1 + c_2x^{\frac{1}{3}})^3.$$

Elegimos por ejemplo, $c_2 = \frac{c}{r} = 0.01^9$ y c_1 de modo que $\sigma(x)$, pueda considerarse igual a la unidad para un tamaño de población estabilizado en torno al valor $x = 10^8$. De esta forma, podemos observar qué es lo que va ocurriendo a medida

⁹En realidad, estos datos no tienen por qué tener sentido real ya que los utilizaremos simplemente a título comparativo. En este caso estoy suponiendo que el radio medio ocupado por el pez es una centésima parte del radio de detección del depredador.

que aumenta el tamaño del cardumen. Haciendo una pequeña tabla

x	10^2	10^3	10^4	10^5	10^6	10^7	10^8
$\frac{\phi(x)}{x}$	6381.29	741.26	100	17.48	4.45	1.74	1

Luego la tasa de mortalidad relativa disminuye ostensiblemente a medida que aumenta la población. O sea, el hecho de ir en formación es una buena técnica de supervivencia ya que evita que la depredación sea mayor.

3.11 Ejercicios

1. Supongamos el modelo logístico sometido a explotación con tasa de capturas proporcional a la densidad de población

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qEx, \\ x(0) = x_0. \end{cases}$$

- (a) Determina la solución $x(t)$ de forma explícita.
 (b) Comprueba, a partir de la forma de la solución,

$$\begin{aligned} \text{Si } qE \leq r &\implies \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K \left(1 - \frac{qE}{r}\right). \\ \text{Si } qE > r &\implies \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0. \end{aligned}$$

- (c) En este modelo, ¿cómo varía la tasa de capturas a medida que pasa el tiempo?

2. Encuentra el tamaño de población que maximiza la tasa de capturas (constante) de forma que sea sostenible con la no extinción de la especie para una población cuya crecimiento se ajusta a la ley de Gompertz

$$\frac{dx}{dt} = rx \log \frac{K}{x}.$$

Asimismo esboza el comportamiento de la curva de esfuerzo-beneficio suponiendo ahora, claro está, que la captura es proporcional a la densidad de población. ¿Cuánto vale E^* , valor crítico de esfuerzo asociado a una catástrofe?

3. Considera la ecuación logística modificada

$$\frac{dx}{dt} = rx^\alpha \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad \alpha > 0.$$

Dibuja las curvas de crecimiento absoluto de la especie en función del valor del parámetro α , $\alpha \geq 1$ y discute cómo resultarían las correspondientes curvas de esfuerzo-beneficio.

4. Analiza el modelo

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(\frac{x}{x_0} - 1 \right) \left(1 - \frac{x}{K} \right),$$

donde $0 < K_0 < K$.

5. En algunos casos, la tasa de capturas con esfuerzo constante es más realista si se representa mediante la función $h = qEx^\beta$, con $0 < \beta < 1$. Estudia el efecto de elegir esta expresión de la curvas de esfuerzo-beneficio.

Capítulo 4

Modelos depredador-presa

Hasta ahora hemos analizado la evolución de poblaciones sujetas a diversos factores. Sin embargo, muchas veces, no se puede analizar de forma independiente el crecimiento de una determinada especie ya que su variación depende no sólo de factores “externos” sino de la evolución de una segunda especie. En este capítulo, y también en el próximo, consideraremos modelos que describen las vidas de dos poblaciones que aparecen, indefectiblemente, ligadas.

Sea $x(t)$ e $y(t)$ el tamaño, densidad de población o concentración de dos especies de existencias interactuantes. En general, el sistema que describe esta situación corresponderá a uno del tipo

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = g(x, y) \end{cases} \quad (4.1)$$

Consideraremos tan solo el caso de sistemas autónomos, esto es tales que las funciones f y g (que describen el crecimiento de cada una de las especies) no dependen de forma explícita del tiempo sino del tamaño de cada población en un instante determinado de tiempo. Por esta causa, el origen de coordenadas, que corresponde a la ausencia de individuos de ambas especies, es siempre un punto de equilibrio para ese sistema. Además, dada la expresión de (4.1), si en un determinado instante una de las especies desaparece, la función que define su crecimiento absoluto se anula.

Como consecuencia de las afirmaciones que acabamos de realizar, es obvia la necesidad de imponer como hipótesis general para las funciones f y g , que definen la interacción entre las especies, que satisfagan las condiciones

$$\begin{aligned} f(0, y) &= 0, & y \in \mathbb{R}^+, \\ g(x, 0) &= 0, & x \in \mathbb{R}^+, \end{aligned}$$

que ya engloban el hecho de que $f(0, 0) = g(0, 0) = 0$, esto es, las funciones idénticamente nulas son soluciones estacionarias de la ecuación (4.1).

A partir de este momento comenzaremos a utilizar determinados conceptos (trayectorias, plano de fases, diagramas de flujo, puntos de equilibrio, estabilidad, soluciones estacionarias. . .) con los que ya hemos trabajado pero siempre a partir de su carácter unidimensional. Resultará de vital importancia una buena comprensión de la generalización de estas ideas para el caso bidimensional. De este modo, antes de comenzar el análisis de las diferentes situaciones, aconsejamos el repaso de las secciones 1.3, 1.8 y 1.9.1, en el caso de que se presenten problemas de índole conceptual.

4.1 Un modelo clásico de Lotka-Volterra

A mediados de los años 20, inmediatamente después de la Primera Guerra Mundial, el biólogo italiano Umberto D'Ancona, observó en el Mar Adriático—en una comunidad dominada por dos especies, una presa y otra depredadora—una alta densidad de la especie depredadora¹ con relación a la especie presa. La situación se consideró sorprendente pues resultaba lógico pensar que, tras la considerable disminución de la pesca a causa de la movilización de los pescadores, ambas poblaciones aumentarían, al quedar eliminado un factor que limitaba su crecimiento. La teoría de D'Ancona sólo mostraba este hecho pero no explicaba porqué una menor tasa de explotación era *más beneficiosa* para los depredadores que para las presas.

Tras agotar todas las posibles causas de carácter biológico de este fenómeno, consultó al matemático italiano Vito Volterra², que había comenzado a estudiar temas ecológicos y fue capaz de formular un modelo matemático para responder a la pregunta formulada por D'Ancona.

El modelo lleva también el nombre del químico inglés Lotka que, por en 1925³, llegó a un modelo análogo pero deducido a partir del estudio de cierta reacción química en la que aparecía un comportamiento periódico en las concentraciones de los reactivos y los reactantes.

Pero pasemos ya a describir cuáles son las leyes que rigen esta situación y cómo se traducen en ecuaciones matemáticas.

Supongamos pues dos especies (cuyas densidades de población vienen determinadas por $x(t)$ e $y(t)$, respectivamente) que conviven en un mismo medio. La especie $x(t)$ tiene una fuente de alimentación por la que no compite $y(t)$, pero en cambio ésta tiene a x en su dieta. De esta forma, $x(t)$ representará el número de presas en el instante t , mientras que $y(t)$ indica la cantidad de depredadores en ese mismo momento. Consideremos las hipótesis más simples que la lógica ofrece en una primera visualización del problema.

¹De la clase *Seláceos* como los tiburones o *Batoideos*, rayas, etc.

²Matemático y físico italiano nacido en D'Ancona el 3 de mayo de 1860. Ocupó diversas cátedras en las universidades de Pisa, Turín y Roma y realizó numerosos trabajos en el campo de la teoría funcional, cálculo infinitesimal, física matemática, mecánica racional y cuerpos elásticos. Sus últimos trabajos se centraron en el estudio de la evolución de especies que interactúan.

³Podemos consultar la referencia [35]

- Las presas, en ausencia de cualquier depredación ($y=0$), evolucionan de forma natural siguiendo un modelo continuo unidimensional. Supongamos pues el caso más simple posible (modelo malthusiano) en que crecen con tasa de crecimiento relativo constante e igual a $a > 0$.

$$x'(t) = ax(t)$$

- El efecto de la depredación se traduce en la reducción de dicha tasa de crecimiento *per capita* en una cantidad proporcional a la población de depredadores en cada instante.

$$x'(t) = ax(t) - bx(t)y(t)$$

- En ausencia de presas ($x=0$), los depredadores mueren con tasa de mortalidad relativa constante $c > 0$.

$$y'(t) = -cy(t)$$

- La contribución de las presas a la tasa de crecimiento relativa de los depredadores es proporcional a la cantidad de presas en dicho momento.

$$y'(t) = -cy(t) + dx(t)y(t)$$

En base a las hipótesis anteriores el modelo de Lotka-Volterra⁴ resultaría un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo del tipo

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy \end{cases} \quad (4.2)$$

donde los parámetros a, b, c y d son constantes positivas. En este y otros contextos, los sumandos donde aparece el producto $x(t)y(t)$ pueden ser interpretados desde el punto de vista del balance de energía como términos que representan la conversión de la *energía* de una fuente a otra.

- bxy equivale a la energía que se resta a las presas para dársela a los depredadores.
- Con el término dxy ocurre lo contrario, esto es representa la energía que obtienen los depredadores de las presas.

Como se verá más adelante, este modelo presenta serios inconvenientes, desde el punto de vista de su aplicabilidad. Sin embargo, a pesar de ello, recoge algunas características y ciertos tipos de comportamiento que sirven de paradigma para otros modelos más realistas.

⁴Volterra recogió las hipótesis y conclusiones de este modelo en un trabajo que aparece referenciado como [38] y que pasamos a continuación a desarrollar en función del esquema de análisis que venimos planteando en toda la obra.

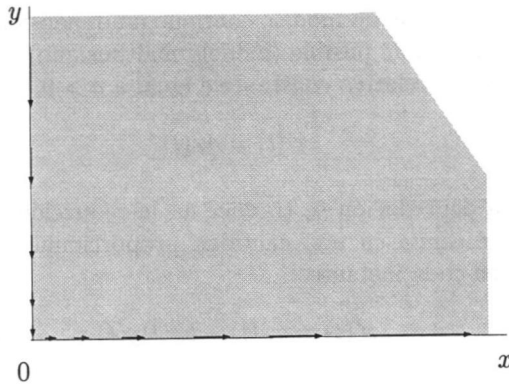


Figura 4.1: Órbitas para un modelo Lotka-Volterra asociadas a la ausencia de una de las especies. El primer cuadrante es una región invariante.

4.2 Análisis de dicho modelo

4.2.1 Soluciones triviales

Prescindiendo, de momento, de las condiciones iniciales del problema $(x(0), y(0))$ intentaremos estudiar el comportamiento cualitativo de las posibles soluciones. Las más sencillas, que aparecen además de forma inmediata, las obtenemos fijando la evolución de una de las especies y analizando el comportamiento del sistema para la otra población.

- Si suponemos que no están presentes individuos de ninguna de las dos especies involucradas en el modelo, $x(t) = y(t) = 0$, $t \in \mathbb{R}$, tendríamos, pues, que la órbita de la solución trivial se reduce a un sólo punto: el origen.
- Si suponemos que la población de presas se reduce a cero, $x(t) = 0$, el sistema ligado al modelo se transforma en una ecuación lineal y corresponde a un modelo de crecimiento de tipo exponencial decreciente, con lo que $y(t) = y(0)e^{-ct}$, $t \in \mathbb{R}$, siendo $y(0)$ una constante mayor que cero que indica el tamaño inicial de la población de depredadores. Lógicamente de este resultado se deduce que, en ausencia de sustento, la población de depredadores tienden a desaparecer. La trayectoria solución sobre el plano de fases describiría el segmento situado sobre el eje de ordenadas, recorrida con origen en el punto $y(0)$ y hacia abajo, tendiendo a llegar al origen.
- Si, por el contrario, estudiamos como evolucionaría el modelo en ausencia de depredadores, $y(t) = 0$, observamos que la evolución de la población

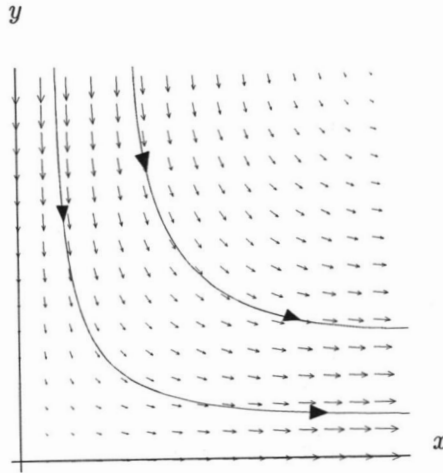


Figura 4.2: Comportamiento de las órbitas en torno al origen en el modelo de Lotka-Volterra considerando a, b, c y d iguales a la unidad.

de presas se ajustaría a un modelo malthusiano de crecimiento. O sea, en una situación del tipo depredador-presa, para $y = 0$, la población de la especie que es objeto de la depredación tiende a aumentar. De este modo las funciones, $x(t) = x(0)e^{at}$, $y(t) = 0$, $t \in \mathbb{R}$, son la pareja de soluciones del sistema diferencial planteado, siendo $x(0) > 0$ el tamaño inicial de la población de presas. La trayectoria recorrida sobre el plano de fases es una semirrecta localizada esta vez sobre el eje de abscisas, cuyo origen es el punto $x(0)$, y que se recorre en el sentido positivo de dicho eje.

Como vemos, la interpretación de estas soluciones es muy sencilla. Las órbitas correspondientes son, respectivamente, el origen de coordenadas, el eje Y y el eje X . Estas trayectorias delimitan el primer cuadrante del semiplano \mathbb{R}_+^2 , que es claramente el dominio donde tienen sentido los valores de x e y interpretándolos como concentración, densidad o número de individuos de una población. Ya que se verifica el teorema de existencia y unicidad de solución en \mathbb{R}_+^2 , por cada punto de esa región tan sólo pasa una trayectoria con lo que se tiene asegurado que las órbitas de dos soluciones diferentes no pueden tener ningún punto en común (el sistema (4.2) es de carácter autónomo) y, por tanto, una vez dentro de esta región ya no se puede escapar de ella. Se dice pues que la región \mathbb{R}_+^2 es invariante.

4.2.2 Puntos de equilibrio

Analizamos ahora los puntos de equilibrio del sistema (4.2). Estos puntos son, como sabemos, aquéllos en los que la variación en la densidad de las poblaciones es nula. Para calcularlos de un modo efectivo nos es suficiente considerar las soluciones del sistema no lineal

$$\begin{cases} x(a - by) = 0, \\ y(dx - c) = 0. \end{cases} \quad (4.3)$$

Por tanto, los únicos puntos de equilibrio son el $O = (0, 0)$ y el $P = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = (\bar{x}, \bar{y})$.

El siguiente paso, de forma habitual es un estudio del carácter de estos puntos, basándonos para ello tanto en el análisis de los signos de las derivadas alrededor de ellos como en el estudio de los autovalores de las matrices de los sistemas lineales asociados (aplicando el teorema 1.7.1). De esta forma, somos capaces de determinar cómo se comportan las órbitas asociadas al modelo (4.2) para poblaciones iniciales que no coinciden con ninguno de los valores de equilibrio.

Centrémonos, para comenzar, en el origen de coordenadas. El sistema lineal asociado tiene la expresión

$$\left. \begin{array}{l} x' = ax \\ y' = -cy \end{array} \right\} \text{ y la matriz asociada } \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Ya que la matriz del sistema es diagonal, sus autovalores resultan $a > 0$ y $-c < 0$ y en consecuencia, según la clasificación realizada en el primer capítulo, el origen es un nodo inestable (de hecho es un punto de silla).

Sin recurrir al signo y carácter de los autovalores, podemos también “razonar” cuál es el recorrido de las órbitas alrededor de este punto y, a partir de ahí, deducir su estabilidad o inestabilidad. Veamos, por tanto, el sentido de las trayectorias del sistema linealizado alrededor del origen. De este modo, fijando una situación inicial que parte de valores para x e y suficientemente pequeños (cerca del origen) se observa que $x' > 0$ (esto es, la población de presas tiende a aumentar), mientras que $y' < 0$ (y, por tanto, la cantidad de depredadores tiende a disminuir). Las trayectorias evolucionan, pues, hacia abajo y a la derecha como aparece recogido en la figura 4.2. De este modo, podemos deducir la inestabilidad del origen: de hecho, podemos describir su condición de punto de silla ya que hay trayectorias que “entran” y trayectorias que salen de dicho punto.

Implícitamente seguimos haciendo uso del teorema de estabilidad lineal, más sencillo que el de Hartman-Grobman, y que nos asegura que, salvo en el caso de un centro, las trayectorias del sistema original se comportan cualitativamente en torno al punto de equilibrio inicial de la misma forma que las trayectorias del sistema linealizado lo hacen alrededor del origen de coordenadas. En nuestra situación, y para el origen de coordenadas, ambos puntos de equilibrio coinciden.

Nada nos impide seguir utilizando este resultado para estudiar el carácter del otro punto de equilibrio P . Para empezar, es sencillo caer en la cuenta de que al realizar el cambio de variables

$$\begin{cases} u = x - \frac{c}{d} \\ v = y - \frac{a}{b} \end{cases} \quad (4.4)$$

en el sistema (4.2) para situar el origen de coordenadas en el punto P , obtenemos unas nuevas ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -b\frac{c}{d}v - buv \\ \frac{dv}{dt} = d\frac{a}{b}u + duv \end{cases} \quad (4.5)$$

de forma que, ahora, el estado de equilibrio aparece asociado al valor $(0, 0)$.

Linealizamos el sistema anterior, siendo ahora la matriz de coeficientes

$$\begin{pmatrix} 0 & -b\frac{c}{d} \\ d\frac{a}{b} & 0 \end{pmatrix}.$$

Los autovalores de esa matriz se obtienen como soluciones del polinomio de segundo orden $\lambda^2 + ac = 0$, y resultan de forma evidente los valores complejos $\lambda = \pm\sqrt{ac} i$. No estamos pues en las hipótesis adecuadas para deducir, a partir del teorema 1.7.1 o del teorema de estabilidad lineal, el carácter del punto de equilibrio P —una vez deshecha la traslación que indica el cambio de variables (4.4).

¿Qué hacemos entonces para deducir el comportamiento de las órbitas del modelo para tamaños iniciales no triviales?. Tenemos que recurrir a otro tipo de análisis.

4.3 Soluciones no estacionarias del modelo de Lotka-Volterra

Vamos a demostrar que las órbitas alrededor de P son líneas cerradas (asociada a soluciones periódicas) que lo rodean, recorriéndose en sentido contrario a las agujas del reloj.

Existen varios procedimientos que nos llevarían a deducir este resultado y describir el comportamiento indicado. El que vamos a examinar se basa en reducir el sistema de ecuaciones diferenciales (donde t es la variable independiente y x e y son las variables dependientes) a una única ecuación en la que y es una variable que tan solo depende de forma explícita de x . Las curvas $y(x)$, soluciones de esta ecuación, vendrán asociadas a las órbitas del sistema y de su representación gráfica deduciremos las condiciones que antes hemos enunciado.

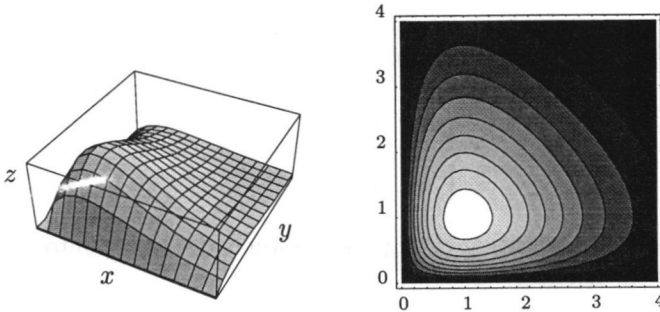


Figura 4.3: Superficie tridimensional, y curvas de nivel asociadas a ésta, definida a partir de las soluciones del sistema de Lotka-Volterra considerando a, b, c y d iguales a la unidad.

Si dividimos, pues, la segunda ecuación del sistema (4.2) por la primera, para eliminar la dependencia temporal, obtenemos la ecuación diferencial

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(dx - c)}{x(a - by)}.$$

Esta ecuación es de variables separables y puede integrarse de forma inmediata.

$$by - a \log y = dx - c \log x + C$$

Y, por tanto, tomando base exponencial en dicha expresión

$$\frac{y^a}{e^{by}} \frac{x^c}{e^{dx}} = e^C = C$$

Esta familia uniparamétrica representará, como ya hemos dicho, todas las órbitas del sistema (4.2).

Puede probarse que estas curvas son líneas cerradas en el plano de fases para cualquier valor de la constante C de forma bastante intuitiva: son curvas de nivel alrededor del punto P (donde se anulan las derivadas parciales de primer orden y , en consecuencia, se sitúa un extremo relativo) para la superficie tridimensional $z = x^c y^a e^{-(dx+by)}$, tal y como aparece representado en la gráfica de la izquierda de la figura 4.3. La de la derecha, por el contrario representa diferentes cortes de esta superficie con valores de z constante. Esto es, las soluciones del sistema diferencial asociado al modelo de Lotka-Volterra corresponden a las curvas en las que $\dot{z} = 0$.

En las figuras 4.4 y 4.5 podemos observar con detalle las curvas que dibujan las soluciones ligadas a determinadas condiciones iniciales. En la primera de ellas aparece algunas de las órbitas representadas en el correspondiente plano de fases. En la segunda, se analizan dichas soluciones pero en función de su dependencia temporal. No obstante, las órbitas de 4.4 son las asociadas a las curvas de 4.5, siendo la más interna la ligada a la de menor amplitud y así sucesivamente.

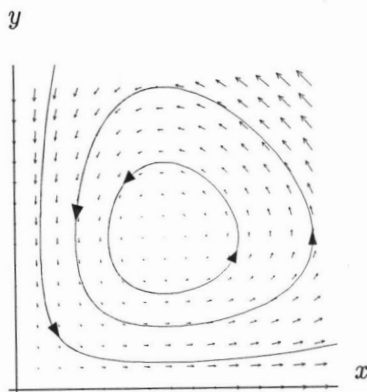


Figura 4.4: Diagrama de fases asociado a un modelo clásico de Lotka-Volterra considerando a, b, c y d iguales a la unidad.

4.4 Algunas conclusiones interesantes

Como ya hemos dicho, la amplitud y la frecuencia de las oscilaciones anteriores dependen de las condiciones iniciales. Sin embargo, veamos cómo los valores medios de las poblaciones, en cada periodo T , coinciden con las poblaciones que ofrece el estado de equilibrio no nulo del sistema. En efecto, se tiene la expresión

$$\frac{x'}{x} = \frac{d}{dt}(\ln x) = a - by,$$

de cuya integración resulta

$$\int_0^T \frac{x'}{x} dt = \ln x(T) - \ln x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt.$$

Teniendo ahora en cuenta que la solución es periódica de periodo T (dependiente de los datos iniciales), esto es, $x(T) = x(0)$, entonces

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}.$$

De forma totalmente análoga puede probarse que el valor medio de la población de presas coincide con la cantidad que ofrece el estado de equilibrio.

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} = \bar{x}$$

En consecuencia, aunque las poblaciones no se sitúen en un estado de equilibrio, los valores de \bar{x} e \bar{y} tienen importancia como valores medios de tamaño de población.

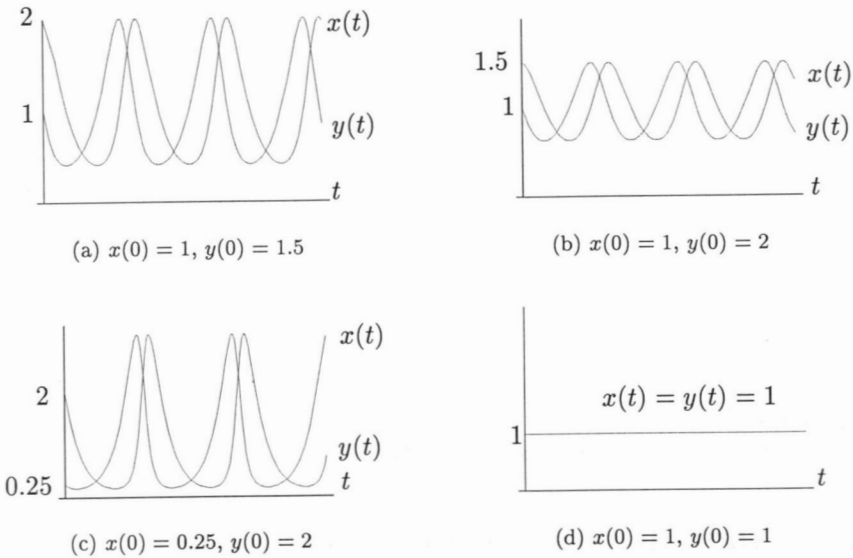


Figura 4.5: *Carácter periódico de las trayectorias asociadas a la solución de un modelo de Lotka-Volterra para distintos tamaños iniciales de población, considerando a, b, c y d iguales a la unidad.*

4.4.1 Crítica al modelo de Lotka-Volterra

Este modelo clásico de Lotka-Volterra constituye un esquema simple para describir la interacción de dos poblaciones que siguen un comportamiento del tipo depredador-presa, dando lugar a comportamientos de carácter oscilatorio en las poblaciones.

En primera instancia, este fenómeno parece totalmente lógico pues si la población de presas crece, se fomenta el crecimiento de los depredadores, mientras que con un mayor número de éstos últimos la cantidad de presas disminuye. Consecuentemente, si hay menos alimento para los depredadores, su población tiende a decrecer pero cuando ésta es lo suficientemente pequeña las presas no se ven tan mermadas en número debido al término de depredación y, por tanto, su población tiende a aumentar. Y el ciclo comienza de nuevo. Estos comportamientos cíclicos están ampliamente difundidos y reconocidos en muy diversas situaciones del mundo real.

En realidad, este tipo de modelos es de escaso valor para representar poblaciones reales en sus aspectos cuantitativos, debido al carácter exponencial del crecimiento que afectaría a ambas especies a no ser por la interacción de sus existencias. Sin embargo, a pesar de esta dificultad suele utilizarse para predecir posibles comportamientos y/o *peligros* para las especies, en un aspecto puramente cualitativo.

4.5 Aplicación de la solución

Después del análisis general de este modelo y una vez entendida la supuesta contradicción que se venía produciendo, Volterra propuso las siguientes conclusiones para explicar el fenómeno concreto que ocurría en el mar Adriático.

Para empezar, veamos qué ocurre si sometemos un modelo clásico depredador-presa, como éste, a algún tipo de la explotación. Esta situación, considerando pesca de arrastre—proporcional al número de individuos presentes, reduce la tasa de crecimiento tanto de las presas como los depredadores. De este modo, se pasaría de un valor a a una tasa efectiva menor, $a - k$, siendo k la constante de proporcionalidad asociada a la pesca de la especie presa. Asimismo, se produce un aumento en la tasa de decrecimiento de los depredadores, es decir, se pasa de c a una constante mayor, $c + h$, siendo h el factor de proporcionalidad correspondiente a la explotación externa que sufre la población de depredadores. No obstante, al menos en lo que se refiere a la pesca, las tasas restantes, que regulan la interacción entre las dos especies, b y d , no varían.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (a - k)x - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -(c + h)y - dxy \end{cases}$$

La población media de presas para cualquier pareja de datos iniciales pasa, según lo visto en el apartado anterior, a tener un valor de $\frac{c+h}{d}$ mientras que la cantidad media de depredadores resulta ahora de $\frac{a-k}{b}$. Resumiendo, y paradójicamente, con la pesca disminuye la presencia media de la especie depredadora, mientras que aumenta la de la población media de presas. Cuando disminuye o cesa la pesca el efecto es el contrario.

Este principio (conocido como *principio de Volterra*), obtenido a partir del propio modelo, parece poner en tela de juicio la validez del mismo, ya que resulta claramente contradictorio. De hecho, aunque el modelo es imperfecto, esta consecuencia, que se deriva de él coincide con los datos manejados por D'Ancona, y los explican en buena parte.

Dejando a un lado esta referencia al tema de la regulación entre distintas especies de peces sometidas a explotación, debemos indicar que es posible aplicar este principio relacionando, por ejemplo, la interacción entre insectos (que harían el mismo pápel que los peces presas), pájaros (sus depredadores naturales, que dependen de los primeros para sobrevivir) y los insecticidas (asociado a la pesca, un efecto negativo sobre ambas especies). La comparación es válida ya que, de hecho, la mayoría de los insecticidas son inespecíficos, actúan de la misma forma sobre cualquier especie animal, y, por tanto, no sólo deterioran la población de insectos que plagan las plantas, sino que también afectan a sus enemigos naturales, los pájaros.

Trasladando a esta situación la conclusión a la que llegamos antes, se deduce que, de la utilización de insecticidas para proteger un cultivo determinado, se observa como, a medio plazo, aumenta el número de insectos que causan la plaga

mientras que disminuye el de los pájaros. Esto es, provocamos exactamente el efecto contrario al que buscábamos.

En [8] podemos encontrar la descripción de otros fenómenos que se solucionan a partir de razonamientos análogos a los que venimos realizando.

4.6 Un modelo depredador-presa más general

A continuación veamos cómo, en modelos algo más realistas que el recogido en el sistema (4.2), la aparición de ciclos límites, y en consecuencia de trayectorias periódicas, es un fenómeno bastante común. Como hemos dicho, uno de los aspectos que hacen que el modelo clásico de Lotka-Volterra se adapte poco a la realidad es que, en ausencia de depredación, el número de presas crecería de forma indefinida. Para tratar de estudiar modelos más plausibles es necesario considerar funciones f y g que barajen otras hipótesis.

Para empezar, la función f deben incluir términos que garanticen la existencia de una capacidad de soporte máxima del medio. Esta circunstancia aparece, como sabemos, en la ley de crecimiento logística. Además ha de indicarse también la depredación sobre esa especie, indicando respuesta del depredador a la variación de las presas.

La ecuación relativa a los depredadores también debería ajustarse más a la realidad que la ofrecida por el modelo (L-V) clásico. De este modo, en lugar de considerar la función lineal $g(x, y) = -d + cx$, es bastante más lógico tomar funciones que presenten cierto grado de saturación limitado por el número de presas.

De este modo, un sistema generalizado debe ajustarse a una expresión del tipo

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - yF_1(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = yF_2(x, y), \end{cases} \quad (4.6)$$

donde las expresiones asociadas a las funciones $F_1(x, y)$ y $F_2(x, y)$ aparecen recogidas en la figura 4.6⁵.

Para ilustrar un ejemplo y estudiar cómo se ven alteradas las soluciones con respecto a las ya conocidas para el modelo clásico, consideremos

$$\begin{aligned} F_1(x, y) &= \frac{Ax}{x+B}, \\ F_2(x, y) &= s \left(1 - \frac{hy}{x} \right). \end{aligned}$$

Veamos cuáles son las bases ecológicas en las que fundamentamos esta elección. Para empezar una exigencia inmediata que podemos hacer sobre el término

⁵En el capítulo "Plant-herbivore systems", contenido en la referencia [31] se utilizan modelos generalizados del tipo depredador-presa para describir la interacción de especies correspondientes a diferentes cadenas tróficas. Es interesante observar como la clasificación que realiza utiliza e interpreta prácticamente todas las funciones recogidas en la figura 4.6.

$F_1(x, y) = \alpha x$	Lotka-Volterra no saturada
$F_1(x, y) = A$	Tasa de ataque constante
$F_1(x, y) = \frac{Ax}{x+B}$	Holling tipo II, para invertebrados Función de Holling.
$F_1(x, y) = A(1 - e^{-cx})$	Holling tipo II, para invertebrados Función de Ivlev.
$F_1(x, y) = A(1 - e^{-cxy^{1-t}})$	Holling tipo II, para invertebrados Función de Watt.
$F_1(x, y) = \frac{Ax^2}{x^2+B}$	Holling tipo III, para vertebrados
$F_1(x, y) = A(1 - e^{-cx^2y^{1-t}})$	Holling tipo III, para vertebrados Función de Watt.
<hr/>	
$F_2(x, y) = -b + \beta x$	Lotka-Volterra
$F_2(x, y) = -b + \beta F_1(x, y)$	F_1 y F_2 relacionados linealmente
$F_2(x, y) = s \left(1 - \frac{hx}{y}\right)$	Logístico, soporte ligado al alimento

Figura 4.6: Funciones asociadas a un modelo de Lotka-Volterra generalizado.

de depredación $F_1(x)$ es que es independiente de la cantidad de depredadores presente y, de forma análoga a como lo hacíamos en el modelo de Ludwig,

1. Si $x = 0$, el tamaño de la población de presas fuera cero, el valor asociado a ese término de interacción tendría que ser también cero, $F_1(x, y) = F_1(x) = 0$.
2. En esta expresión, tiene que estar presente de algún modo cierto grado de saturación, el apetito o la capacidad de depredación es limitada aun cuando haya abundancia de presas. Esta hipótesis no ha sido considerada en absoluto en el modelo de Lotka-Volterra estudiado, ya que suponíamos implícitamente que el *apetito* de los depredadores era ilimitado.

Naturalmente, existen infinidad de funciones $F_1(x)$ con esas características, aunque las más utilizadas para describir este fenómeno son del tipo

$$R(x) = \frac{Ax}{x+B}, \quad \frac{Ax^2}{x^2+B}, \quad A(1 - e^{-ax}), \quad (4.7)$$

cuya representación gráfica aparece en la figura 4.7.

De este modo, la ecuación referida a la variación de presas quedaría descrita por una expresión del tipo

$$x' = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{Ax}{x+B}$$

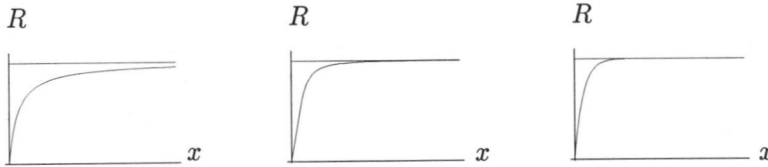


Figura 4.7: Curvas de interacción entre depredadores y presa para una generalización de un modelo de Lotka-Volterra.

utilizando la primera de las formas posibles para el término de interacción.

En lo que se refiere a $F_2(x, y)$, una posibilidad sería suponer que los depredadores tienen una tasa de crecimiento absoluta ajustada a una ley logística pero en la que la capacidad de soporte máxima es dependiente de la cantidad de alimento, esto es, aparecerían expresiones del tipo

$$\bar{g}(x, y) = s \left(1 - \frac{y}{x/h} \right), \quad (4.8)$$

donde h y k son constantes positivas. La ecuación del término que describe la variación de la población de depredadores, con esta hipótesis, quedaría

$$y' = sy \left(1 - \frac{hy}{x} \right).$$

Así pues, el modelo generalizado que abordaremos en detalle se describe con una expresión del tipo

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{ky}{x+D} \right), \\ \frac{dy}{dt} = y s \left(1 - \frac{hy}{x} \right), \end{cases} \quad (4.9)$$

donde r , K , k , D , s y h son valores constantes, cada una de ellos con el significado físico ya señalado.

4.7 Simplificación del modelo: adimensionalización de las ecuaciones

Con objeto de reducir el número de parámetros que aparecen en (4.9) es conveniente realizar una adimensionalización de las ecuaciones. Para ello utilizaremos el mismo tipo de argumentos que describimos en el modelo de Ludwig. Esto es posible, por ejemplo, relacionando las variables con la constante K , que representa la capacidad de soporte máxima para las presas en la circunstancia de que el medio esté libre de depredadores. De esta forma tenemos

$$[K] = [x] = [B]$$

y, también,

$$[y][A] = [yA] = [x'] = \frac{[x]}{[t]} \implies [A] = \frac{[x]}{[y][t]}$$

Si observamos que

$$[x'] = \frac{[x]}{[t]} = [r][x] \implies [r] = \frac{1}{[t]}$$

y que, por otro lado, se verifica de igual forma que

$$\left[h \frac{y}{x} \right] = 1 \iff [h] = \frac{[x]}{[y]}$$

resulta natural definir las nuevas variables, ya sin dimensión, como

$$\tau = rt, \quad u(\tau) = \frac{x}{K}, \quad v(\tau) = \frac{hy}{K}$$

Haciendo el cambio en las ecuaciones del sistema (4.9), y haciendo operaciones, podemos llegar a definir tres nuevas constantes, también adimensionalizadas:

$$a = \frac{k}{hr}, \quad b = \frac{s}{r}, \quad d = \frac{D}{K}$$

El sistema en estas nuevas variables se escribiría como

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u) - \frac{auv}{u+d} = F(u, v) \\ \frac{dv}{d\tau} = bv \left(1 - \frac{v}{u} \right) = G(u, v) \end{cases} \quad (4.10)$$

Con los cambios efectuados, se reduce de seis a tres el número de parámetros.

4.8 Soluciones asociadas a un modelo generalizado

4.8.1 Estabilidad de los puntos de equilibrio

Los estados estacionarios se obtienen, como siempre, resolviendo el sistema de ecuaciones

$$\begin{cases} F(u, v) = 0 \\ G(u, v) = 0 \end{cases}$$

De la resolución de este sistema se deduce que

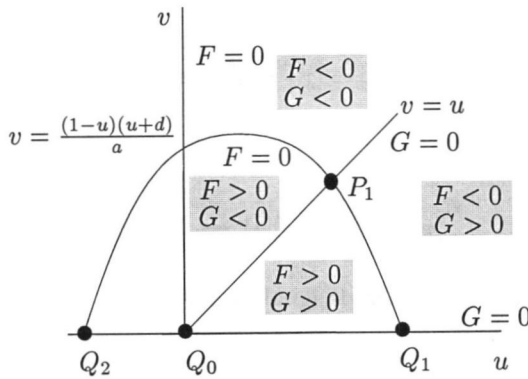


Figura 4.8: Puntos de equilibrio y análisis de los signos de las funciones f y g para el modelo 4.10.

$$\begin{aligned}
 F \equiv 0 &\Leftrightarrow \begin{cases} u = 0 \\ v = \frac{(1-u)(u+d)}{a} \end{cases} \\
 G \equiv 0 &\Leftrightarrow \begin{cases} v = 0 \\ v = u \end{cases}
 \end{aligned}$$

Recogiendo todos los casos posibles se pueden distinguir cuatro situaciones diferentes.

1. Si $u = 0$ y $v = 0$, entonces $Q_0 = (0, 0)$ es el primer punto de equilibrio que encontramos para el sistema (4.10).
2. Si $u = 0$ y $v = u$, volvemos a obtener el mismo punto.
3. Si $v = \frac{(1-u)(u+d)}{a}$ y $u = 0$, entonces se obtienen como puntos de equilibrio del sistema el $Q_1 = (1, 0)$ y el $Q_2 = (-d, 0)$.
4. Si

$$\begin{aligned}
 v &= \frac{(1-u)(u+d)}{a} \\
 v &= u
 \end{aligned}, \tag{4.11}$$

igualando ambas expresiones y resolviendo la ecuación de segundo grado que se plantea, se obtiene los puntos $P_1 = (\bar{u}_1, \bar{u}_1)$ y $P_2 = (\bar{u}_2, \bar{u}_2)$ con

$$\begin{aligned}
 \bar{u}_1 &= \frac{(1-a-d) + \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2} \\
 \bar{u}_2 &= \frac{(1-a-d) - \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2}
 \end{aligned}$$

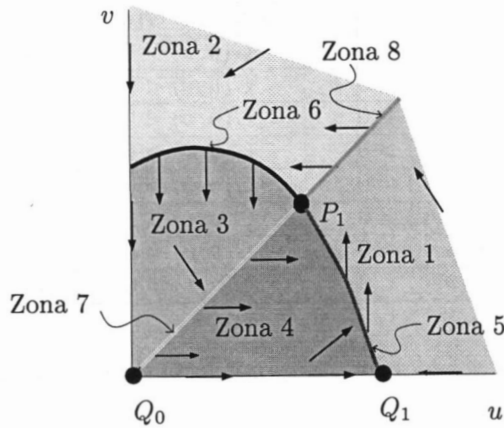


Figura 4.9: Análisis de la dirección y el sentido del flujo para cada una de las zonas que aparecen delimitadas sobre la figura anterior.

Luego aparecen cuatro puntos estacionarios, de los que se sitúan uno Q_0 sobre el origen de coordenadas; dos de ellos Q_1 y Q_2 sobre el eje $v = 0$; P_1 en el primer cuadrante; y P_2 en el tercero. Descartamos a Q_2 y a P_2 porque, aunque resultan puntos de equilibrio en un sentido puramente matemático, no tienen ningún significado en nuestra interpretación del problema. A efectos prácticos, el único punto de equilibrio del sistema (4.10) que se encuentra localizado en el primer cuadrante y que, por tanto corresponde a situaciones de interés, resulta ser $P_1 = (\bar{u}_1, \bar{v}_1)$ (a partir de ahora notaremos $\bar{u} = \bar{u}_1$ y, por tanto, $P_1 = (\bar{u}, \bar{v})$). Mientras que Q_0 y Q_1 no son sino situaciones límites que se producirían cuando no hay depredadores y, en consecuencia, el tamaño de la población de presas evoluciona sin estar ligado a ninguna otra especie, según un modelo de crecimiento logístico.

¿Qué está ocurriendo desde un punto de vista geométrico?. Las correspondientes intersecciones entre las curvas que aparecen en la figura 4.8 representan los puntos de equilibrio antes descritos. Lógicamente nos centraremos en el primer cuadrante por ser éste nuestro campo de acción.

Pero, ¿qué movimiento describe una partícula situada inicialmente en una posición cualquiera del primer cuadrante?. Interesa para ello representar el *flujo* de este sistema o, lo que es lo mismo, el campo de velocidades. Para hacerlo de forma metódica, estudiamos primero el sentido del a lo largo de las rectas y la parábola que determinan los puntos de equilibrio, para después centrarnos en cada una de las regiones que son delimitadas por estas curvas. El resultado aparece recogido en la figura 4.9, según las circunstancias recogidas en la tabla 4.10.

Luego parece que las trayectorias se mueven en torno al punto de equilibrio

	SIGNO DE $F(u, v)$	SIGNO DE $G(u, v)$	u	v
ZONA 1	$F(u, v) < 0$	$G(u, v) > 0$	decrece	crece
ZONA 2	$F(u, v) < 0$	$G(u, v) < 0$	decrece	decrece
ZONA 3	$F(u, v) > 0$	$G(u, v) < 0$	crece	decrece
ZONA 4	$F(u, v) > 0$	$G(u, v) > 0$	crece	crece
ZONA 5	$F(u, v) = 0$	$G(u, v) > 0$	0	crece
ZONA 6	$F(u, v) = 0$	$G(u, v) < 0$	0	decrece
ZONA 7	$F(u, v) > 0$	$G(u, v) = 0$	crece	0
ZONA 8	$F(u, v) < 0$	$G(u, v) = 0$	decrece	0

Figura 4.10: Casos posibles en la determinación del sentido del flujo en el sistema (4.10).

P_1 , aunque no tenemos determinado en absoluto de que forma lo hace (podría ser espirales que se acercan o se alejan del punto o, simplemente, trayectorias cerradas que giran a su alrededor). Nuestro objetivo en lo que sigue será determinar el tipo y la estabilidad tanto de éste como del resto de los puntos de equilibrio a que nos referíamos anteriormente.

Estabilidad de Q_0 y Q_1

Imaginando partículas que, inicialmente, aparecen situadas en el eje $u = 0$, basta observar el sistema (4.10) para darse cuenta de que estos puntos resultan ser singularidades del sistema y, en consecuencia, las ecuaciones, simplemente, no están definidas para esos valores. A pesar de ello, el estudio que se realiza es puramente formal y, por tanto, las entenderemos como caso límite. Así, aunque las flechas dibujadas en la figura 4.9, no tengan del todo sentido, podemos deducir que las trayectorias siguen una línea recta que se dirige hacia el origen de coordenadas. Por otro lado, observamos el sentido de las trayectorias de las partículas inicialmente localizadas cerca del origen (ver figura 4.9), lo que nos permite asegurar la inestabilidad del nodo Q_2 . Más aún, en un sentido gráfico, debido a que se distinguen tanto órbitas que entran en el punto como otras que salen de él, podemos reconocer Q_0 como un punto de silla.

Si nos centramos ahora en estudiar la evolución de partículas que inician su movimiento desde puntos localizados sobre el eje $v = 0$ es fácil deducir la inestabilidad del punto Q_1 (se trataría nuevamente de un punto de silla) ya que aunque sobre dicha recta parece que todas las órbitas “entran” en el punto, nos basta situarnos en un punto de partida bajo la parábola y por debajo de la bisectriz del primer cuadrante (ver figura 4.9) para encontrar trayectorias que se alejan de él.

Estabilidad de P_1

Para terminar, sólo nos queda determinar el comportamiento de las trayectorias alrededor de P_1 . Por métodos gráficos no podemos precisar más de lo que ya lo hemos hecho: esto es, que las órbitas “giran”, en algún sentido, en torno a dicho punto. Recurrimos entonces a procedimientos de tipo analítico.

El estudio lineal de la estabilidad se efectúa a través de los autovalores de la matriz jacobiana del sistema, evaluada en P_1 . Tenemos que exigir que los autovalores que aparezcan tengan parte real no nula para estar en las hipótesis del teorema 1.7.1 y, equiparar de forma cualitativa el comportamiento de las trayectorias en torno al origen en el caso lineal con el comportamiento en el caso no lineal. Si además la parte real de los autovalores es negativa podemos asegurar la estabilidad de dicho punto de equilibrio. En cualquier caso, las órbitas serían espirales que se acercan a P_1 (estables) o se alejan de él (inestables).

Una condición algebraica que resume esta condición, dada una matriz A cuadrada y de orden dos cualquiera, es exigir que $Tr(A) < 0$ y $det(A) > 0$. En el caso en que tratamos, consideramos como matriz del sistema linealizado la jacobiana del sistema (4.10).

$$J(\bar{u}, \bar{u}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial u}(\bar{u}, \bar{u}) & \frac{\partial F}{\partial v}(\bar{u}, \bar{u}) \\ \frac{\partial G}{\partial u}(\bar{u}, \bar{u}) & \frac{\partial G}{\partial v}(\bar{u}, \bar{u}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \bar{u} \left(\frac{a\bar{u}}{(\bar{u}+d)^2} - 1 \right) & \frac{-a\bar{u}}{\bar{u}+d} \\ b & -b \end{pmatrix}$$

E imponiendo que ha de satisfacerse la condición anterior deducimos las desigualdades

$$\begin{aligned} \bar{u} \left(\frac{a\bar{u}}{(\bar{u}+d)^2} - 1 \right) &< b, \\ 1 + \frac{a\bar{u}^2}{(\bar{u}+d)^2} &> 0. \end{aligned}$$

Esta segunda desigualdad, dado que los parámetros a y d son siempre positivos, se cumple siempre. Reducimos entonces el análisis de la estabilidad o inestabilidad del punto P_1 a la verificación de la primera desigualdad. No olvidemos la dependencia de \bar{u} de a , b y d . De este modo, la desigualdad en cuestión puede ser escrita en la forma $h(a, d) - b < 0$, siendo

$$h(a, d) = \bar{u} \left(\frac{a\bar{u}}{(\bar{u}+d)^2} - 1 \right).$$

Esta expresión no es sino el interior del recinto limitado por la superficie de ecuación $h(a, d) = b$ y los planos coordenados, en el espacio de parámetros adb .

Para la representación gráfica de esta superficie, utilizamos la expresión (4.11), y escribimos la función de la forma

$$\begin{aligned} h(a, d) &= \frac{(1 - \bar{u})^2}{a} - \bar{u} = \\ &= \frac{1 - \bar{u}}{a} \left[(1 - \bar{u}) - \frac{a\bar{u}}{1 - \bar{u}} \right] = \end{aligned}$$

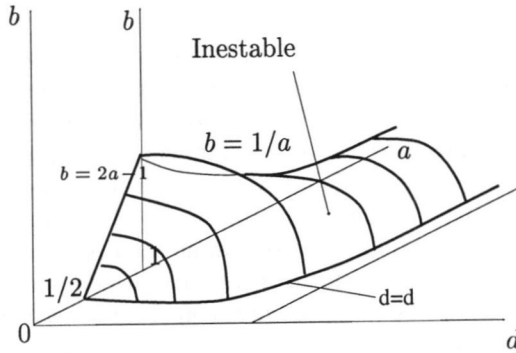


Figura 4.11: Dominio de los parámetros que determina la inestabilidad del punto de equilibrio P_1 .

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1 - \bar{u}}{a} [(1 - \bar{u}) - (\bar{u} + d)] = \\
 &= \frac{1 - \bar{u}}{a} (1 - 2\bar{u} - d)
 \end{aligned}$$

o bien, gracias a la expresión analítica del valor de equilibrio \bar{u} , la función que limita la superficie en el plano de los parámetros viene dada por

$$h(a, d) = (a - \sqrt{(1 - a - d)^2 + 4d}) \frac{(1 + a + d - \sqrt{(1 - a - d)^2 + 4d})}{2a}.$$

En la figura 4.11 se ofrece la representación gráfica de esta superficie tridimensional. Lógicamente, nos centraremos sólo en valores de los parámetros a , b y d positivos. Para dibujarla, iremos considerando los cortes con cada uno de los planos $d = 0$ y $b = 0$ (teniendo en cuenta que los argumentos de las raíces cuadradas sólo pueden ser números positivos). En consecuencia, la curva de intersección con el plano $d = 0$ resulta

$$b|_{d=0} = \begin{cases} 2a - 1 & \text{si } 0 < a < 1 \\ \frac{1}{a} & \text{si } 1 \leq a \end{cases}$$

y denotando $d = d_m(a)$ la de corte con $b = 0$ resultaría

$$a = \sqrt{(1 - a - d_m)^2 + 4d_m} \quad \Rightarrow \quad d_m(a) = d|_{b=0} = \sqrt{a^2 + 4a} - (1 + a).$$

Se trata pues de una función monótona creciente y acotada, que se aproxima de forma asintótica a la recta $d = 1$.

Para las intersecciones con cada uno de los planos $a = cte$, conseguimos los cortes marcados en la figura 4.11. Así, los puntos situados en el interior de cada una de estas curvas generan puntos de equilibrio de carácter inestable.

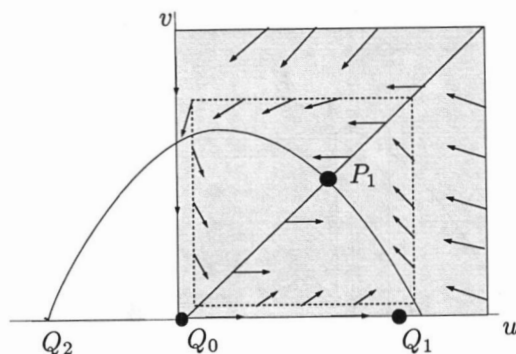


Figura 4.12: Buscamos una región invariante que me permita asegurar la existencia de un ciclo límite.

Por tanto, si estamos por encima de la superficie $h(a, d)$, podemos asegurar la estabilidad del punto de equilibrio P_1 . En consecuencia, las líneas de flujo definen una espiral, o foco, estable en torno al punto estacionario, produciéndose el fenómeno inverso en otro caso.

Si, en una situación de estabilidad, someto el sistema depredador-presa a pesca (de arrastre, que merma tanto la población de presas como la de depredadores), pasamos a suponer valores tanto de u como v bastante más pequeños. Por otra parte, como las trayectorias son espirales estables tendemos a volver a la situación anterior, a no ser que atravesemos alguna de las líneas límite y, por tanto, cambia el carácter cualitativo de la solución.

4.8.2 Comportamiento asintótico del sistema en caso de inestabilidad

¿Qué ocurre, por el contrario, si P_1 es inestable? ¿Hacia dónde evolucionan las trayectorias? Sabemos, gracias al teorema 1.9.7, que en un sistema de ecuaciones diferenciales las órbitas han de

- acercarse hacia un punto fijo,
- evolucionar hacia un ciclo límite estable, o bien
- escaparse hacia el infinito.

Esta última situación no es válida en nuestro caso, puesto que un rectángulo cualquiera de lados paralelos a los ejes (como el que aparece representado en la figura 4.12) es una región invariante en el sentido que definimos antes y, por tanto, las órbitas que tienen como punto de partida algún valor de este recinto permanecen han de permanecer siempre en su interior.

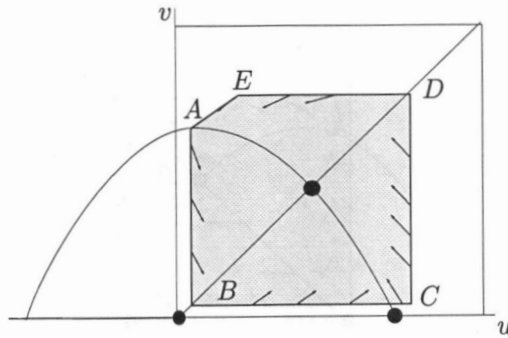


Figura 4.13: Recinto definitivo que permite deducir la existencia de una solución periódica (ciclo límite) para valores de los parámetros que determinen la inestabilidad de P_1 .

Por otro lado, como no hay en ese cuadrante (excluidos los ejes de coordenadas) más punto fijo que el P_1 , trataremos de demostrar la existencia de ciclos límites estables. El teorema 1.9.7 nos reduce la prueba a investigar si existe algún recinto del plano uv tal que todas las trayectorias que pasan por los puntos de esa región apuntan hacia su interior.

Como regla genérica para este tipo de sistemas es conveniente trazar las líneas de campo sobre las curvas que hacen que $\frac{du}{dt} = 0$ y $\frac{dv}{dt} = 0$, o lo que es lo mismo, mirando la ecuación (4.10), $F(u, v) = 0$ y $G(u, v) = 0$. Si el sistema no es muy complejo suele resultar relativamente fácil construir una poligonal cerrada con las características deseadas.

Comenzamos tomando como base el rectángulo dibujado anteriormente en la figura 4.12. Con él demostramos que las trayectorias no pueden escaparse hacia el infinito pero no nos sirve para demostrar la existencia de un ciclo estable, pues aunque el origen sea un nodo inestable hay órbitas que entran en el punto y , por tanto, no podríamos eliminar este punto como atractor de las soluciones. Para evitar esta posibilidad, la primera idea a la que recurrimos es marcar un rectángulo dentro del anterior que no contenga a los ejes. A pesar de ello, hay aún un fragmento de su frontera donde las líneas de campo no apuntan al interior del recinto. Esto no ocurre, sin embargo, con el área limitada por la poligonal $ABCDEA$ marcada en la figura 4.13, y construida modificando el rectángulo anterior, eligiendo sobre el lado superior un punto E de modo que el flujo en él se dirija hacia el punto A , que resulta del corte de la parábola $F(u, v) = 0$ y el segmento que limita el flanco izquierdo del recinto. De este modo, teniendo en cuenta las direcciones del flujo, que éste varía de forma continua y $G(u, v)$ es una función decreciente en la variable u .

Dentro de una región de este tipo podemos ya asegurar la evolución de las órbitas del sistema hacia un ciclo periódico estable. Así, cualquier rama que

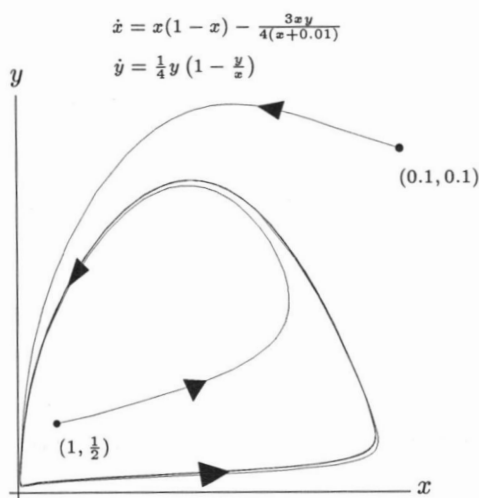


Figura 4.14: Comportamiento de las órbitas en torno al ciclo límite en un modelo de Lotka-Volterra generalizado.

nazca dentro de la zona limitada por esta curva tiende a acercarse, como una espiral, hacia el ciclo límite (*enrollándose* desde dentro); mientras que, si el inicio de la órbita se encuentra fuera de esta zona, evoluciona de un modo similar hacia el ciclo estable (aunque, esta vez, desde fuera). Las diferentes órbitas se pueden estudiar sobre la figura 4.14.

Se trata, pues, de modelos de carácter oscilatorio ya que los tamaños de las poblaciones de depredadores y presas van alternándose como en el caso clásico de Lotka-Volterra. No obstante, a diferencia de éste, se trata de una situación muy estable ya que, independientemente de las densidades iniciales de las especies depredadora y presa, el comportamiento asintótico de las órbitas tiende hacia un determinado ciclo límite de carácter estable.

Se trata de un modelo mucho más ajustado a fenómenos de tipo real. De hecho, este tipo de ciclos aparecen en multitud de fenómenos de interacción entre dos especies en la naturaleza. Por ejemplo, Tanner (1975) utilizó ecuaciones del tipo Lotka-Volterra generalizadas para describir el comportamiento de herbívoros y depredadores, nutrias y visones en Norteamérica, liebres de nieve y lince al norte de Canadá...

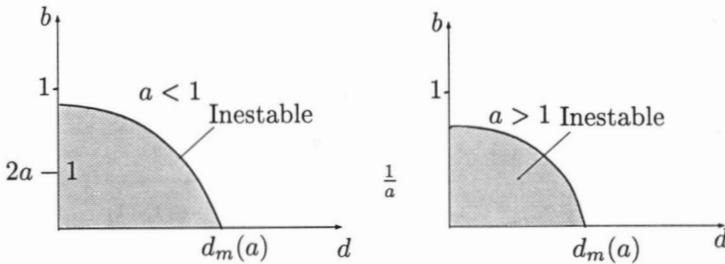


Figura 4.15: Regiones de inestabilidad para el punto P_1 del modelo (4.10) para valores del parámetro a superiores e inferiores a la unidad.

4.9 Propiedades de bifurcación de este modelo

Este modelo, al igual que la mayoría de los sistemas que poseen un ciclo límite exhibe propiedades de bifurcación al variar los parámetros. En efecto, si fijamos un valor de a tal que $a > \frac{1}{2}$, la región de inestabilidad viene marcada aproximadamente, en función de los parámetros b y d , por la figura 4.15.

Imaginemos pues unos valores iniciales para los que obtenemos la estabilidad en el sistema. A continuación, los hacemos variar de forma que entremos en la zona sombreada en 4.15, que se encontraría por debajo de la superficie. Los puntos que constituyen la línea a partir de la cual los puntos de equilibrio estables cambian de carácter y, por tanto, aparecen ciclos límite como solución, reciben el nombre de puntos de bifurcación. En concreto se trata de un fenómeno de *bifurcación de Hopf*, figura 4.16, como los que hemos descrito en los capítulos anteriores.

Veamos ahora qué información produce el hecho de que una variable sin dimensión dé lugar a una bifurcación sobre los correspondientes parámetros con dimensión. Sabemos que $b = \frac{g}{r}$, esto es, este valor es la razón entre las tasas de crecimiento lineal en los depredadores y las presas. Si el estado estacionario es estable, cuando la tasa de crecimiento de los depredadores decrece suficientemente, sin que varíe mucho la de las presas, existen grandes posibilidades de que aparezcan comportamientos oscilatorios (es decir, de pasar a una situación de inestabilidad). Por otro lado si la situación planteada es justo la contraria, esto es, se produce el aumento de la tasa de crecimiento de las presas y el mantenimiento de la de los depredadores, entonces b crece, reduciéndose la posibilidad del comportamiento oscilatorio. De todos modos la situación es mucho más compleja ya que si r decrece entonces a crece con lo que ese comportamiento es mucho más probable.

Baste este ejemplo para darse cuenta de que el análisis completo de las bifurcaciones es bastante complicado ya que el espacio de parámetros iniciales (donde los resultados tienen un sentido físico real) tiene dimensión seis, mientras que el de parámetros adimensionalizados es, tan solo, tridimensional.

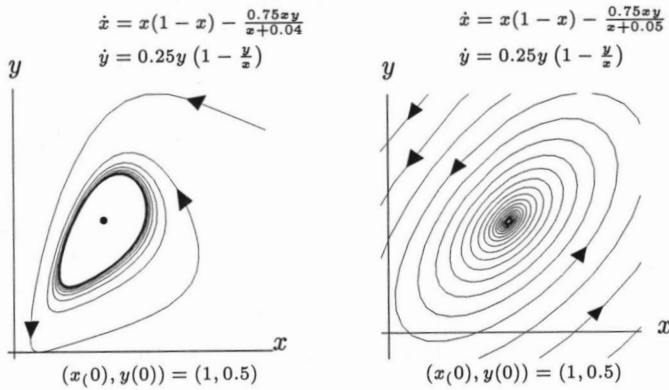


Figura 4.16: Un fenómeno de bifurcación de Hopf en un modelo de Lotka-Volterra generalizado. La variación tan solo de una centésima en uno de los parámetros provoca el cambio en la estabilidad del punto de equilibrio asociado.

4.10 Ejercicios

1. Considera las ecuaciones depredador-presa con correcciones logísticas

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-y-\alpha x) \\ \frac{dy}{dt} = -y(1-x-\alpha y) \end{cases}$$

donde $0 \leq \alpha < 1$. Demuestra que, en el punto de equilibrio no trivial, el centro que existe para $\alpha = 0$ se transforma en un foco estable si $0 < \alpha < 1$. Realiza un esquema del plano de fases.

2. Un modelo depredador-presa para describir la interacción de herbívoros H y plancton P es

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = rP \left(K - P - \frac{BH}{C+P} \right) \\ \frac{dH}{dt} = DH \left(\frac{P}{C+P} - AH \right) \end{cases}$$

donde r, K, A, B, C y H son constantes positivas.

- (a) Describe de forma breve las suposiciones ecológicas del modelo.
- (b) Adimensionaliza el sistema de forma que pueda ser descrito de la forma

$$\begin{cases} \frac{dp}{d\tau} = p \left(k - p - \frac{h}{1+p} \right) \\ \frac{dh}{d\tau} = dh \left(\frac{p}{1+p} - ah \right) \end{cases}$$

- (c) Dibuja las curvas de pendiente horizontal y vertical y observa los cambios cualitativos que se producen con la variación del parámetro k . En consecuencia, demuestra que existe un estado de equilibrio positivo (p_0, h_0) para cada $a > 0, k > 0$.
- (d) ¿Qué tipo de estrategia seguirías para determinar la estabilidad de este estado de equilibrio?.
- (e) Utilizando el teorema de linealización 1.7.1 alrededor del punto fijo, demuestra que
- (i) si $k < 1$, (p_0, h_0) es un punto fijo estable.
 - (ii) si $k > 1$ y a es suficientemente pequeño, (p_0, h_0) es un punto fijo estable o inestable.
- (f) En consecuencia, demuestra que una condición necesaria para la existencia de una solución periódica es que los parámetros a y k permanezcan en el recinto limitado por las curvas

$$a = 0 \quad \text{y} \quad a = \frac{4(k-1)}{(k+1)^3}.$$

Más aún, demuestra que si $a < \frac{4}{27}$, hay todo un abanico de valores de k para los que son posibles las soluciones periódicas.

3. Un caso especial para un modelo depredador-presa (debida a Tanner, 1975) tiene la forma

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = \frac{11}{5}H \left(1 - \frac{H}{11}\right) - \frac{10HP}{2+3H}, \\ \frac{dP}{dt} = P \left(1 - \frac{P(\beta+H)}{\gamma H}\right), \end{cases}$$

donde H y P son las poblaciones de herbívoros (presas) y depredadores, respectivamente. Los valores β y γ son constantes positivas. Dibuja las líneas de tangente horizontal y vertical y sugiere cómo podemos elegir estos parámetros para que el sistema tenga

- (a) cero puntos de equilibrio.
- (b) un único punto de equilibrio.
- (c) dos puntos fijos no triviales.

¿Qué podemos decir del punto fijo deducido en (b) con respecto a la posición relativa de las curvas $\dot{H} = 0$ y $\dot{P} = 0$?

4. La interacción de dos poblaciones de densidades N_1 y N_2 se modela mediante las ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) - a N_1 N_2 (1 - e^{-bN_1}) \\ \frac{dN_2}{dt} = -dN_2 + N_2 e(1 - e^{-bN_1}) \end{cases}$$

donde a, b, d, e, r y K son constantes positivas.

- (a) ¿Qué tipo de interacción existe entre N_1 y N_2 ? ¿Qué implican, en sentido ecológico, cada uno de los términos anteriores.
- (b) Adimensionaliza el sistema mediante el cambio

$$u = \frac{N_1}{K}, \quad v = \frac{aN_2}{r}, \quad \tau = rt, \quad \alpha = \frac{e}{r}, \quad \delta = \frac{d}{r}, \quad \beta = bK.$$

- (c) Determina los puntos de equilibrio no negativos y señala cualquier restricción para los parámetros.
- (d) Analiza la estabilidad lineal de dichos valores de equilibrio.
- (e) Demuestra que existe un valor de N_2 (de equilibrio, se supone) distinto de cero si $\beta > \beta_c = \ln(1 - \frac{\delta}{\alpha})$.
- (f) Describe brevemente el fenómeno de bifurcación que se produce si a medida que β aumenta con $0 < \frac{\delta}{\alpha} < 1$.

5. Tomemos como base el problema sobre el método SIRM para el control de plagas que introdujimos en el capítulo anterior.

- (a) Supongamos ahora que los insectos estériles tienen la misma tasa de mortalidad que los fértiles. Escribe un sistema adecuado que describa esta situación para $N(t)$ y $n(t)$ y demuestra que no es posible eliminar la plaga con una única liberación de insectos estériles en la población original.
- (b) Si una fracción γ de los insectos nacidos son estériles se puede sugerir el siguiente modelo

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \left(\frac{aN}{N+n} - b \right) N - k(N+n), \\ \frac{dn}{dt} = \gamma N - bn. \end{cases}$$

Determina una condición suficiente sobre γ para asegurar la erradicación de la plaga y discute brevemente el *realismo* de las conclusiones.

6. Consideremos los siguientes modelos de interacción entre dos especies H y P :

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = (a_1 - c_1P)H \\ \frac{dP}{dt} = \left(a_2 - c_2 \frac{P}{H} \right) P \end{cases} \quad \text{Modelo de Lesley}$$

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = (a_1 - b_1H - c_1P)H \\ \frac{dP}{dt} = \left(a_2 - c_2 \frac{P}{H} \right) P \end{cases} \quad \text{Modelo de Gower}$$

P representa la población de parásitos que *habitan* en una población anfitriona determinada H . Ambos conjuntos de ecuaciones tienen en cuenta el probable efecto de la tasa de crecimiento relativo de los parásitos en los tamaños relativos de las poblaciones que interactúan. Elige uno de esos conjuntos de ecuaciones y responde a las siguientes preguntas:

- Determina el tipo de interacción entre las especies H y P , entre anfitriones y parásitos, analizando el comportamiento de una de ellas en ausencia de la otra y la importancia de los términos de interacción. ¿Cómo influye la presencia de la fracción $\frac{P}{H}$? ¿Cuál es la diferencia fundamental entre ambos modelos?
- Determina los puntos de equilibrio.
- Realiza un diagrama de fases, determinando la estabilidad de los valores de equilibrio si ello es posible.
- ¿Es posible desarrollar algún procedimiento analítico para determinar la estabilidad o inestabilidad de los puntos fijos que aún no hayan podido ser clasificados en función del comportamiento de las órbitas a su alrededor?

7. Consideremos el siguiente modelo (ecuaciones de Holling-Tanner) de interacción entre dos especies H y P :

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = \left(a - bH - \frac{wP}{d+H} \right) H = F(H, P) \\ \frac{dP}{dt} = \left(r - c\frac{P}{H} \right) P = G(H, P) \end{cases}$$

- Interpreta el sistema y determina el tipo de interacción que existe entre ambas especies. ¿Sabes dar un sentido a la presencia de los parámetros que aparecen? ¿Cuál es la diferencia fundamental con el modelo de Gower, planteado en el ejercicio anterior?
- Determina los puntos de equilibrio a partir de la intersección en el plano de fases de las curvas $F(H, P) = 0$ y $G(H, P) = 0$.
- Decide la estabilidad de dichos puntos, bien mediante un análisis del flujo del sistema, bien a partir de la linealización de éste alrededor de los valores de equilibrio.
- ¿Existen valores de los parámetros para los que podemos deducir la existencia de un ciclo límite estable?
- ¿Se produce algún fenómeno de bifurcación?

Capítulo 5

Otros modelos de interacción de especies

En el capítulo anterior hemos analizado en detalle el comportamiento de un ecosistema simple del tipo presa-depredador. Las relaciones en la Naturaleza son mucho más complejas y variadas. Estudiaremos aquí, siempre de manera sencilla, otras relaciones que pueden describir la interacción de dos especies que conviven en el mismo medio.

En un primer momento nos situaremos en explicar el fenómeno que ocurre entre dos especies si el desarrollo de cada una de ellas depende de la otra, ya que se produce entre ellas cualquier relación de modo que el crecimiento de una inhibe el crecimiento de la otra. Esta *competición* puede representar, por ejemplo, la lucha directa por conseguir el alimento de una misma fuente común que no es interminable sino que, por el contrario, se encuentra limitada. También se puede entender como una batalla por el dominio de los territorios donde se encuentra dicho alimento.

Del modelo que presentaremos se deducirá uno de los principios ya clásicos de la ecología: el de *exclusión competitiva*, o lo que es lo mismo, que dadas dos especies que compiten por un mismo recurso, de carácter finito, siempre hay una de ellas que tiende a extinguirse. El concepto de *nicho ecológico* resume todos los factores que determinan cómo una especie vive en su habitat. El principio de exclusión competitiva desde esta óptica afirma que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho.

Pero no siempre es cierto que el encuentro de dos especies animales sea, por regla general, perjudicial para alguna de ellos. También hay numerosos ejemplos en la naturaleza en los que la interacción produce ventajas y beneficios para ambas especies. Este comportamiento se conoce como *simbiosis* o *mutualismo* y juega, de hecho, un papel crucial en el desarrollo de muchas comunidades tropicales e incluso en la existencia de muchas especies: las plantas y la dispersión de sus semillas es un ejemplo. Se trata de una relación que, dentro de la ecología teórica, ha sido relativamente poco estudiada aunque su importancia es similar

a la de los modelos depredador-presa o a los fenómenos de competición de especies. La razón, en parte, se debe a que modelos del tipo Lotka-Volterra, como los que usaremos, producen resultados un tanto “ingenuos” en lo que respecta a este fenómeno.

Existen otras situaciones distintas que describen cómo las especies tienen su vida ligada entre sí. Fenómenos como el *comensalismo*, en el que la primera especie se beneficia de la segunda mientras que a ésta no le afecta su presencia; el *amensalismo*, en el que la interacción sólo afecta de forma negativa a la segunda (competición a una sola banda)... Una buena referencia al nivel que nos situamos para estudiar otros modelos, asociados a diversas situaciones de comportamiento entre especies, la encontramos en el libro editado por May, [31], que recoge una colección de catorce artículos sobre distintas formas de interacción entre especies.

5.1 Ecuaciones de competición entre distintas especies

El principio de exclusión competitiva fue inicialmente enunciado por Darwin en 1859. Presentaremos en esta sección la formulación y el análisis de las ecuaciones que describen este fenómeno.

Notaremos como $x_1(t)$ y $x_2(t)$ a las dos poblaciones del modelo en cuestión. En ausencia de cualquier tipo de interacción entre ellas supondremos que se desarrollan siguiendo un modelo de tipo logístico. Esta variación en el tamaño de las especies se ve afectada en cada caso por un término negativo (llamado *término de competición*) que resulta proporcional al número de encuentros entre los individuos de ambas especies. De esta forma, el modelo más simple de competición posible queda descrito con el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1}\right) - h_1 x_1 x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2}\right) - h_2 x_1 x_2.\end{aligned}$$

Si hacemos $h_1 = \frac{a_{12}r_1}{k_1}$ y $h_2 = \frac{a_{21}r_2}{k_2}$ la misma ecuación resultaría

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1} - a_{12} \frac{x_2}{k_1}\right), \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2} - a_{21} \frac{x_1}{k_2}\right). \end{cases} \quad (5.1)$$

Las constantes que aparecen en el sistema son todas positivas, r_1 y r_2 son las tasas lineales de crecimiento de cada una de las especies, k_1 y k_2 representan, como ya viene siendo habitual, las capacidades de soporte del medio para las poblaciones respectivas en ausencia de interacción. Los coeficientes a_{12} y a_{21}

miden el efecto de competición de x_2 sobre x_1 y de x_1 sobre x_2 , respectivamente. Generalmente no son iguales ¹.

El punto de partida de este sistema es, por tanto, la ecuación logística. Esto hace que las ecuaciones del tipo Lotka-Volterra adquieran un carácter mucho más realista, aunque el hecho de considerar términos de crecimiento de tipo exponencial simplificaría el estudio.

5.1.1 Ecuaciones adimensionalizadas

Para el estudio del sistema anterior, y para eliminar alguno de los parámetros, es conveniente estudiar una adimensionalización del sistema. Una de las formas más cómodas para efectuar ese cambio es utilizar las correspondientes capacidades de soporte máximas. Para ello hacemos,

$$x = \frac{x_1}{k_1}, \quad y = \frac{x_2}{k_2},$$

variables que representan, de algún modo, el grado de ocupación del medio por los individuos de cada una de las especies. La nueva variable temporal será

$$\tau = r_1 t$$

Realizando este cambio de variables, (5.1) pasa a ser

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = x \left(1 - x - \frac{a_{12}k_2}{k_1} y \right) \\ \frac{dy}{d\tau} = \frac{r_2}{r_1} y \left(1 - y - \frac{a_{21}k_1}{k_2} x \right) \end{cases}$$

A partir de estas nuevas ecuaciones es fácil deducir la presencia de tres nuevos parámetros (sin dimensión, como las variables anteriores)

$$\rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad b_{12} = a_{12} \frac{k_2}{k_1}, \quad b_{21} = a_{21} \frac{k_1}{k_2}.$$

El primero de ellos representa la razón entre las tasas de reproducción de cada una de las especies y los otros dos describen, de algún modo, los parámetros que cuantifican los términos de competición.

Con los cambios anteriores, el sistema transformado resultaría

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = x(1 - x - b_{12}y) = f(x, y) \\ \frac{dy}{d\tau} = \rho y(1 - y - b_{21}x) = g(x, y) \end{cases} \quad (5.2)$$

y, de este modo, pasamos de un sistema dependiente de seis parámetros a otro que tan solo dependerá de tres.

¹Los coeficientes de competición se suelen estimar en función del tamaño del nicho que es ocupado por la especie. Como se deducirá del modelo, el solapamiento de los nichos no conduce necesariamente a competición a no ser que la fuente de alimento que se requiere sea escasa.

5.2 Soluciones estacionarias de un modelo de competición

Siguiendo los pasos habituales en un estudio de tipo dinámico de este modelo, el próximo paso es encontrar los puntos de equilibrio del sistema.

$$\begin{aligned} f(x_0, y_0) = 0 &\Rightarrow \begin{cases} x = 0 \\ y = \frac{1-x}{b_{12}} \end{cases} \\ g(x_0, y_0) = 0 &\Rightarrow \begin{cases} y = 0 \\ x = \frac{1-y}{b_{21}} \end{cases} \end{aligned} \quad (5.3)$$

Todas las combinaciones de las ecuaciones anteriores nos permiten obtener cuatro puntos. Al menos tres de ellos están localizados en el primer cuadrante del plano de fases ($F_1 = (0, 0)$, $F_2 = (1, 0)$, y $F_3 = (0, 1)$). El punto de equilibrio

$$F_4 = \left(\frac{1 - b_{12}}{1 - b_{12}b_{21}}, \frac{1 - b_{21}}{1 - b_{12}b_{21}} \right)$$

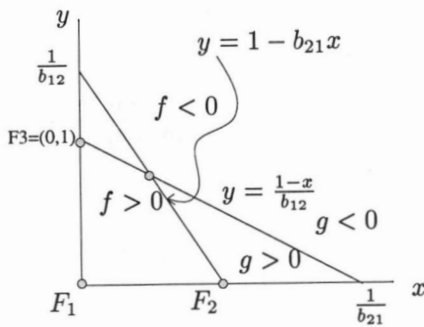
tiene sentido real sólo si el producto $b_{12}b_{21} \neq 1$ y si, además, F_4 se encuentra en el primer cuadrante; no olvidemos que representan valores de población y, por tanto, cantidades positivas. De hecho, necesitamos que $b_{12} < 1$ y $b_{21} < 1$ pues, en caso contrario, no consideraremos F_4 como un punto de equilibrio válido para el sistema.

Si representamos en el plano de fases también los puntos por los que pasan órbitas con tangente vertical u horizontal (esto es, los puntos para los que la función f , o bien la función g , se anulan) obtendremos, aparte de los ejes $x = 0$ e $y = 0$, las rectas definidas en (5.3).

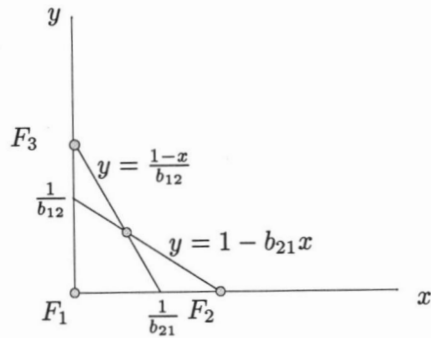
Existen diferentes posiciones relativas entre estas cuatro rectas que se recogen en la figura 5.1. Los puntos de equilibrio aparecen, gráficamente, como el corte de estas líneas.

El próximo paso en nuestro estudio será, lógicamente, el análisis de la estabilidad de los puntos de equilibrio localizados. Para ello, podemos recurrir tanto a métodos de tipo analítico como a otros de tipo gráfico. Como en este caso tenemos expresiones explícitas para las funciones $f(x, y)$ y $g(x, y)$, la primera intención será recurrir a los procedimientos analíticos descritos en el primer capítulo. En consecuencia, se tratará de estudiar los autovalores de la matriz jacobiana en cada uno de los puntos en cuestión, ya que si constatamos que dichos autovalores tienen parte real estrictamente negativa tenemos asegurada la estabilidad del punto.

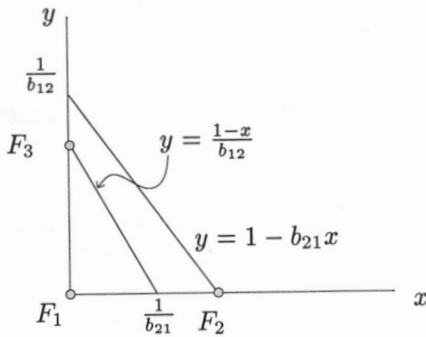
$$J(x_0, y_0) = \frac{\partial(f, g)}{\partial(x, y)} \Big|_{(x_0, y_0)} = \begin{pmatrix} 1 - 2x_0 - b_{12}y_0 & -b_{12}x_0 \\ -\rho b_{21}y_0 & \rho(1 - 2y_0 - b_{21}x_0) \end{pmatrix} \quad (5.4)$$



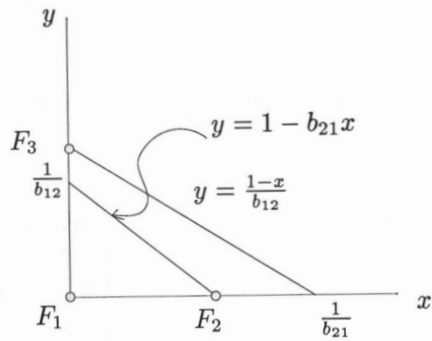
(a) Si $b_{12} < 1$ y $b_{21} < 1$



(b) Si $b_{12} > 1$ y $b_{21} > 1$



(c) Si $b_{12} < 1$ y $b_{21} > 1$



(d) Si $b_{12} > 1$ y $b_{21} < 1$

Figura 5.1: Localización de los puntos de equilibrio en un sistema de competición de dos especies.

PUNTOS DE EQUILIBRIO	MATRIZ JACOBIANA	ESTABILIDAD
$F_1 = (0, 0)$	$\begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix}$	Inestable
$F_2 = (1, 0)$	$\begin{pmatrix} -1 & -b_{12} \\ 0 & \rho(1 - b_{21}) \end{pmatrix}$	$\frac{\text{Estable si } b_{21} > 1}{\text{Inestable si } b_{21} < 1}$
$F_3 = (0, 1)$	$\begin{pmatrix} 1 - b_{12} & 0 \\ -\rho b_{21} & -\rho \end{pmatrix}$	$\frac{\text{Estable si } b_{12} > 1}{\text{Inestable si } b_{12} < 1}$

Figura 5.2: Análisis de la estabilidad en un modelo de competición.

En la figura 5.2 aparece recogida la expresión de los autovalores de la matriz (5.4) aplicada sobre los puntos F_1 , F_2 y F_3 . El análisis de la estabilidad correspondiente, que también se recoge en la tabla en cuestión, muestra que F_1 es inestable en cualquier caso mientras que para los puntos F_2 y F_3 tenemos que distinguir casos en función de los valores de los parámetros b_{12} y b_{21} . Esta información aparece también recogida en la figura 5.4.

5.3 Estabilidad y principio de exclusión competitiva

La expresión analítica que aparece en el cálculo de los autovalores para el punto de equilibrio F_4 se puede escribir, lógicamente, como solución de una ecuación de segundo orden de cuya resolución resulta

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{(b_{21}-1)(1+\rho) \pm \sqrt{[(b_{12}-1) + \rho(b_{21}-1)]^2 - 4\rho(1-b_{12}b_{21})(b_{12}-1)(b_{21}-1)}}{2(1-b_{21}b_{12})}.$$

La dificultad de estudio del signo de la parte real de estos valores es obvia ya que, al menos a primera vista, parece que hay que considerar multitud de posibilidades en función de los parámetros. La técnica se reducirá, por tanto, a un análisis de la dirección de flujo en un recinto tal que, en su frontera, el campo de velocidades apunta hacia dentro (o es tangente): esto nos permite asegurar que todas las trayectorias están acotadas en el tiempo.

Esta región es fácil de construir ya que basta elegir una caja rectangular de lados paralelos a los ejes coordenados del tipo $[0, A] \times [0, B]$, con $A > 1$ y $B > 1$. Aquí podemos estar seguros de que las órbitas no se van a infinito y, en consecuencia, la existencia de un único punto de equilibrio estable atraería a todas

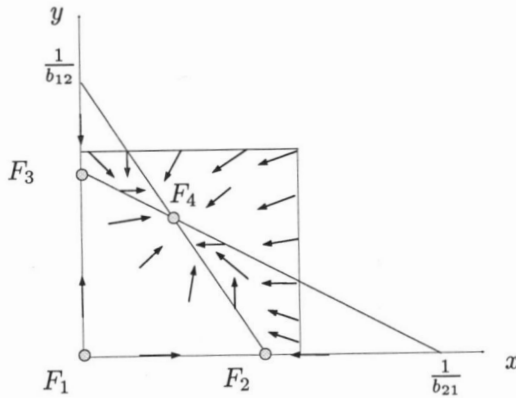


Figura 5.3: Estudio de la dirección del flujo en el caso de competición si b_{12} y b_{21} son ambos menores que la unidad.

las soluciones. Ya conocemos el carácter de estabilidad de F_1 , F_2 y F_3 , en cada caso. Sólo nos queda analizar el comportamiento de las órbitas en un entorno de F_4 , si existe. Es lógico, como en lo anterior, considerar independientemente cada una de las siguientes situaciones.

5.3.1 Caso I: $b_{12} < 1$ y $b_{21} < 1$

Si nos centramos en estos valores de los parámetros ya sabemos que el resto de los puntos estacionarios localizados, F_1 , F_2 y F_3 , son inestables. En busca del recinto de que hablamos anteriormente estudiemos el signo de las funciones f y g . Este análisis aparece recogido en la figura 5.3 y de él se puede deducir la estabilidad del punto F_4 : todas las trayectorias convergen, por tanto, hacia dicho punto.

La interpretación biológica de esta situación indica como ambas especies pueden coexistir. Aunque el análisis lo hemos realizado a partir de un sistema adimensionalizado, en términos de los parámetros iniciales del problema, este caso correspondería a valores reales

$$a_{12} \frac{k_2}{k_1} < 1 \quad \text{y} \quad a_{21} \frac{k_1}{k_2} < 1.$$

Si los coeficientes a_{12} y a_{21} no son demasiado grandes (*competición no excesiva*) las especies se ajustan a un nivel de población que resultaría quizás algo menor que el existente si no se produjese esta situación de competición.

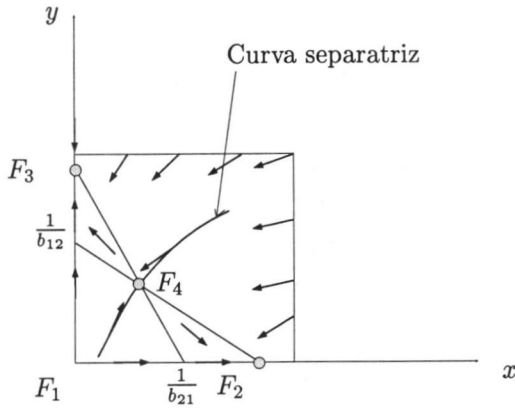


Figura 5.4: Estudio de la dirección del flujo en el caso de competición si b_{12} y b_{21} son ambos mayores que la unidad.

5.3.2 Caso II: $b_{12} > 1$ y $b_{21} > 1$

Para valores de los parámetros mayores que la unidad, además de la inestabilidad del punto F_1 , tanto F_2 como F_3 son estables. De un estudio de los signos de las funciones f y g , análogo al anterior, y que aparece recogido en la figura 5.4, se puede deducir la inestabilidad de F_4 . Las trayectorias pueden, en consecuencia, tender a cualquiera de los dos estados estacionarios estables existentes.

¿Cómo determinar el ámbito de atracción de cada uno de ellos?. Si recurrimos a la expresión analítica de los autovalores de la matriz jacobiana en este punto para los valores de los parámetros ya definidos, observamos que mientras que uno de ellos es positivo el otro es negativo. El sistema asociado da, pues, origen a un punto de silla (por aplicación directa del teorema de Hartman-Grobman, enunciado en el primer capítulo de este trabajo). Aparece, por tanto, una línea o *curva separatriz* (ver figura 5.4) que pasa por F_4 y que divide localmente el primer cuadrante en dos regiones de atracción de modo que las trayectorias convergen hacia F_2 o F_3 en función de si tienen su inicio en la región del plano, determinada por esta curva, que contiene el punto en cuestión.

En términos de las variables no adimensionalizadas, si, por ejemplo, las capacidades de soporte del medio para cada una de las especies, k_1 y k_2 , son parecidas los valores de los parámetros de competición a_{12} y a_{21} no son en absoluto pequeños (de hecho, serán próximos o incluso mayores de la unidad) y, por tanto, existe de forma clara competición entre las especies. Con el tiempo, la situación evoluciona hacia uno de los tres estados estacionarios posibles, entre los que sólo los puntos $(1, 0)$ y $(0, 1)$ son estables (esto significa necesariamente la aniquilación de una de las dos especies—*Principio de exclusión competitiva*).

La única posibilidad que, en principio, permite la coexistencia de ambas especies corresponde a valores iniciales de población situados sobre la curva

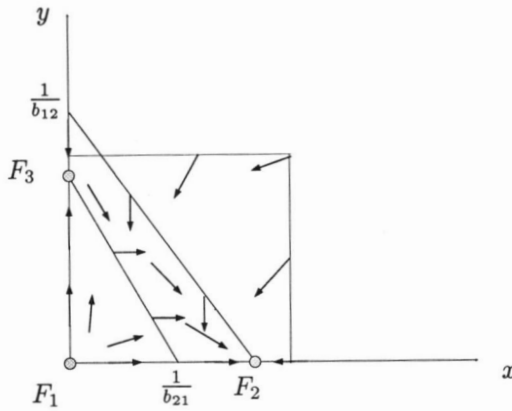


Figura 5.5: Aniquilación de la especie $x_2(t)$.

separatriz, ya que las trayectorias que comienzan sobre esta línea tienden al valor F_4 , aunque la inestabilidad de este punto provoca que la más leve oscilación de las condiciones iniciales produce una “caída” del sistema en uno de los dos campos de atracción definidos anteriormente.

5.3.3 Casos III y IV: un único parámetro mayor que la unidad

Estos casos tienen una interpretación sencilla y confirman el ya enunciado principio de exclusión competitiva.

Si tenemos, pues, $b_{12} < 1$ y $b_{21} > 1$, el único punto fijo estable es el $(1, 0)$. Con respecto a los parámetros reales, anteriores a la adimensionalización, como tenemos $a_{21} > a_{12}$, para capacidades del medio por ejemplo similares para ambas especies ($k_1 \sim k_2$), la especie cuya población viene descrita con la función $x_1(t)$ dominará sobre la especie definida por $x_2(t)$.

Caso análogo al anterior resulta con valores $b_{12} > 1$ y $b_{21} < 1$ produciéndose la situación contraria: la especie x_2 domina y la competición conduce a la aniquilación de la otra especie.

5.4 Conclusiones deducidas del modelo de competición

Como se puede observar, salvo en el primero de los casos en el que encontramos un punto de equilibrio estable no situado sobre los ejes, la extinción de una de las especies es un fenómeno seguro. En realidad, la situación depende de los parámetros adimensionales de competición b_{12} y b_{21} . Por el contrario, el valor de

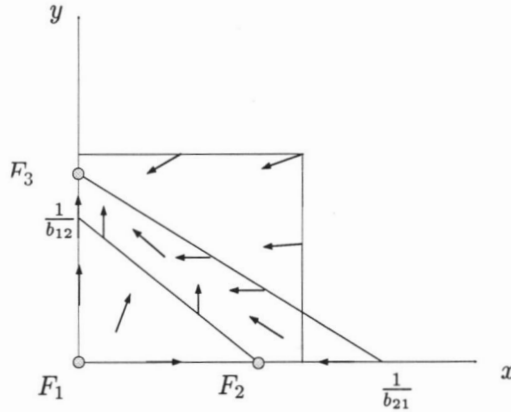


Figura 5.6: Aniquilación de la especie $x_1(t)$.

ρ no juega ningún tipo de papel en este sentido. Ahora bien, ya que $b_{12} = a_{12} \frac{k_2}{k_1}$ y $b_{21} = a_{21} \frac{k_1}{k_2}$, las condiciones para la competición exclusiva dependen fuertemente de la interrelación entre la capacidad competitiva y las capacidades de soporte del medio (así como de las condiciones iniciales en el segundo caso).

Por ejemplo, consideramos x_1 como una población de peces de un tamaño inicial muy superior a otra que notaremos x_2 aunque, en potencia, la capacidad de soporte del medio para la segunda especie sea superior a la permitida para la primera. Suponemos también que ambas especies son igualmente competitivas, es decir, $a_{12} = a_{21}$, e iguales a 1 sin pérdida de generalidad. Ya que $k_1 < k_2$ tendríamos, para los valores adimensionalizados, que $b_{12} < 1 < b_{21}$. En consecuencia, sabemos que $x_1(t) \rightarrow 0$ y $x_2(t) \rightarrow k_2$, es decir, la especie que inicialmente es más abundante acaba por extinguirse debido a que el medio *tolera* mejor a los individuos asociados a la población x_1 .

Aun en el primero de los casos, donde se genera un punto de equilibrio estable, obtenemos un fenómeno de estabilidad *no estructural* (esto es, aparece un *sistema estructuralmente inestable*) ya que si consideramos valores de b_{12} y b_{21} próximos a la unidad, aunque siempre menores que este valor, un pequeño aumento en uno de los parámetros implicaría la desaparición del punto de equilibrio y, por tanto, la aniquilación de una de las especies.

La situación en la que $b_{12} = b_{21} = 1$ es especial y, aunque matemáticamente correcta, poco probable que se produzca en la naturaleza. Lo habitual, será la exclusión de una u otra especie.

5.5 Modelos de mutualismo o simbiosis

5.5.1 Descripción de las ecuaciones que describen esta situación

La simbiosis es un fenómeno de tipo biológico que explica la asociación de dos o más especies de individuos ya que la existencia de una de ellas se ve favorecida, en cualquier caso, por la presencia de la otra. El modelo más simple es, como es habitual, el que postula que la tasa de crecimiento relativo de cada una de las especies (en ausencia de la otra) es constante y que los términos que representan el beneficio ocasionado por la interrelación son proporcionales al número de encuentros entre individuos de ambas especies.

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 + a_{11} x_1 x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 + a_{21} x_1 x_2 \end{cases}$$

donde r_1 , r_2 , a_{11} y a_{21} son constantes positivas. Como estas tasas de crecimiento absoluto son en cualquier caso positivas, podríamos asegurar que tanto x_1 como x_2 aumentarían indefinidamente. El beneficio mutuo sería, por tanto, totalmente satisfactorio. Consecuencia, claro está, un tanto *bucólica*.

Un modelo más realista, aparte de mostrar un cierto beneficio mutuo para las especies, debe permitir la presencia de algún tipo de régimen estacionario estable, o un ciclo límite. El modelo que surge, de forma inmediata, resulta de introducir capacidades de soporte máximas del medio para ambas especies y suponer de este modo un crecimiento logístico para cada una de ellas, en ausencia de la otra. Las ecuaciones correspondientes resultan

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1} + a_{12} \frac{x_2}{k_1} \right) \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2} + a_{21} \frac{x_1}{k_2} \right) \end{cases} \quad (5.5)$$

donde todas las constantes que aparecen siguen siendo positivas. Obsérvese la analogía existente entre el sistema (5.5) y el del modelo de competición (5.1). La diferencia fundamental es que los términos que se refieren a la relación entre las especies aparecen siempre con signos positivos, como aporte al crecimiento.

5.5.2 Reducción del número de parámetros. Puntos de equilibrio del sistema

Siguiendo el procedimiento habitual, después de examinar las unidades en la que se expresan cada uno de los factores de las ecuaciones anteriores, podemos realizar una adimensionalización del sistema. Así, las nuevas variables del problema vendrán definidas a partir de las anteriores por las expresiones

$$u_1 = \frac{x_1}{k_1}, \quad u_2 = \frac{x_2}{k_2} \quad \text{y} \quad \tau = r_1 t$$

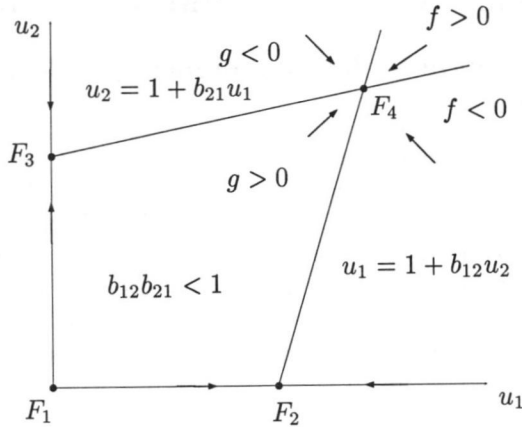


Figura 5.7: Situación de simbiosis que asegura a las dos especies su coexistencia en torno a cantidades superiores a las que marca el medio para cada una de ellas.

y los seis parámetros que se utilizaban se ven reducidos a tres mediante las asignaciones

$$\rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad b_{12} = a_{12} \frac{k_2}{k_1} \quad \text{y} \quad b_{21} = a_{21} \frac{k_1}{k_2}$$

El sistema (5.5) pasa, por tanto, a ser escrito como

$$\begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - u_1 + b_{12}u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1 - u_2 + b_{21}u_1) \end{cases} \quad (5.6)$$

Los puntos de equilibrio para este sistema resultan $F_1 = (0, 0)$, $F_2 = (1, 0)$, $F_3 = (0, 1)$ y eventualmente (caso de situarse en el primer cuadrante)

$$F_4 = \left(\frac{1 + b_{12}}{1 - b_{12}b_{21}}, \frac{1 + b_{21}}{1 - b_{12}b_{21}} \right).$$

Lógicamente la aparición de este punto se determina como posible corte de las rectas

$$\left. \begin{aligned} u_1 &= 1 + b_{12}u_2 \\ u_2 &= 1 + b_{21}u_1 \end{aligned} \right\}$$

En la figuras 5.7 y 5.8 aparece representada la dirección aproximada del flujo en algunos puntos del plano de fases. Este análisis se ha realizado mediante los procedimientos de carácter gráfico que ya son habituales en nuestro estudio.

Como conclusiones de carácter general, se puede asegurar siempre la inestabilidad de los puntos F_1 , F_2 y F_3 . Más concretamente,

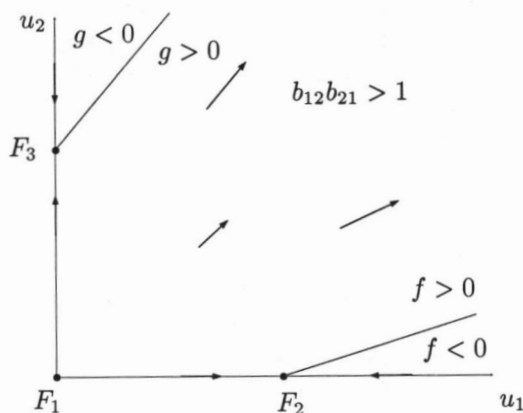


Figura 5.8: Situación de simbiosis que asegura que ambas especies crecen sin límite a pesar de que, inicialmente, el medio sólo admitía una cantidad máxima de individuos de cada una de ellas.

- el origen, $(0, 0)$, es un nodo estrella de carácter inestable;
- los puntos $(1, 0)$ y $(0, 1)$ resultan ser puntos de silla.

5.6 Comportamiento asintótico de las soluciones

Supongámonos ahora en el caso recogido en la figura 5.7. Como $b_{12}b_{21} > 0$, el punto F_4 se sitúa en el primer cuadrante y aparece con ambas coordenadas mayores que la unidad. Se trata, además, de un nodo estable, esto es, todas las trayectorias tienden hacia él. Estos resultados corresponden a valores de las variables originales (x_0, y_0) que verifican $x_0 > k_1$ e $y_0 > k_2$, siendo k_1 y k_2 las capacidades de soporte del medio para cada una de las especies. En consecuencia, las poblaciones crecen y se tiende a alcanzar el equilibrio para valores superiores a los que se tendrían si ambas las poblaciones estuviesen aisladas. Dicho de otro modo, la vida de cada una de las especies se ve favorecida por la presencia de la otra.

Si, por el contrario, $b_{12}b_{21} < 1$ entonces el punto F_4 no estaría en el primer cuadrante, de este modo no aparecería ningún atractor de las trayectorias y, por tanto, las poblaciones crecerían indefinidamente como aparece recogido en el diagrama de flujo de la figura 5.8.

Obsérvese que la aparición del equilibrio depende del signo de la expresión $1 - b_{12}b_{21}$, esto es, si el grado de simbiosis entre las especies es suficientemente fuerte las poblaciones crecerían de forma indefinida, sin cota alguna. El beneficio es tal que las especies aumentan sin límite.

En todo caso, se produciría además un problema de *estabilidad estructural*

ya que para pequeños cambios en valores de los parámetros se puede pasar de generar un estado de equilibrio estable (si $b_{12}b_{21} < 1$) a generar (si $b_{12}b_{21} > 1$) un crecimiento no limitado por ningún factor. Incluso si la variación es pequeña y el producto $b_{12}b_{21}$ continúa siendo menor que la unidad, mínimos cambios en los valores de los parámetros pueden provocar un considerable aumento en las coordenadas del correspondiente punto de equilibrio.

Es fácil razonar que estas situaciones no son del todo plausibles ya que no es lógico suponer un crecimiento ilimitado para las especies. Sería bastante más razonable un modelo que aportara de algún modo cantidades finitas de estabilización debidas a la interacción. De todos modos, existen muchas de estas asociaciones en la naturaleza que aún no han sido entendidas de forma adecuada. Por ejemplo, la relación existente entre los corales y las microalgas, o entre las plantas y los insectos (como polinizadores de ellas).

5.7 Cinética de reacciones químicas

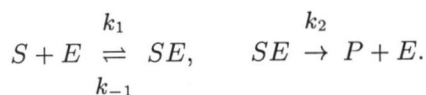
Terminamos este capítulo describiendo de forma rápida ciertos modelos de interacción no ya entre diferentes poblaciones de seres vivos sino entre diferentes sustancias que se combinan para formar otras distintas y que constituyen la base de muchos procesos indispensables para la vida.

Las reacciones bioquímicas están continuamente produciéndose en cualquier organismo vivo. La mayoría de ellas comprenden la acción de determinadas proteínas, llamadas *enzimas* sobre ciertos compuestos, o *sustratos*. Por ejemplo, la hemoglobina en la serie roja sanguínea es una enzima y el oxígeno, con el que se combina, sería el sustrato. Las enzimas son muy importantes en la regulación de los procesos biológicos, como activadores o inhibidores de una reacción. Para estudiar su comportamiento nos centramos en el estudio de la llamada *cinética de reacciones* que se centra fundamentalmente en el análisis de las cantidades de cada uno de los reactivos, el tiempo en que se produce la reacción y las condiciones que la influyen.

Estas situaciones también se pueden estudiar mediante un análisis dinámico de las ecuaciones que gobernarían el modelo en el que aparecen recogidas las principales características de la reacción.

5.7.1 Un modelo básico

Unas de las reacciones enzimáticas más simples fue propuesta por Michaelis y Menten (1913). Estas reacciones constan, como ya hemos indicado, de una enzima E actuando sobre un sustrato S con el que se combina para formar un compuesto “complejo” SE que, a su vez, acaba transformándose en un nuevo producto P y liberando de nuevo la enzima. Todo este proceso se representa de forma esquemática con las reacciones



Aquí k_1 , k_{-1} y k_2 son constantes propias de cada reacción. La doble flecha indica que la reacción es reversible mientras que la flecha simple expresa que sólo actúa en el sentido señalado.

La ley de acción de masas afirma que la velocidad de una reacción es proporcional al producto de las concentraciones de las sustancias que reaccionan. Sean pues s , e , c y p las concentraciones de los reactantes S , E , SE y P respectivamente.

$$s = [S], \quad e = [E], \quad c = [SE], \quad p = [P]$$

Dicha ley nos proporciona una ecuación para cada una de las sustancias que están involucradas en la reacción.

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -k_1 es + k_{-1}c \\ \frac{de}{dt} = -k_1 es + (k_{-1} + k_2)c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 es - (k_{-1} + k_2)c \\ \frac{dp}{dt} = k_2 c \end{cases} \quad (5.7)$$

Para terminar la formulación matemática de este problema, necesitamos ofrecer condiciones iniciales apropiadas para cada una de las variables en cuestión. En este caso, resulta lógico suponer conocidas las concentraciones iniciales de enzima y sustrato y nula la del producto final.

$$s(0) = s_0, \quad e(0) = e_0, \quad c(0) = 0, \quad p(0) = 0$$

Naturalmente sólo tienen sentido considerar valores positivos para estas concentraciones iniciales. La última ecuación está desacoplada del resto de que forman el sistema (5.7), deduciéndose de forma inmediata que, conocida la concentración de SE en cualquier instante de tiempo, $c(t)$, somos capaces de expresar la de la sustancia producto $p(t)$, a partir de

$$p(t) = k_2 \int_0^t c(\tau) d\tau \quad (5.8)$$

Por otro lado, dado que la enzima es un catalítico², su concentración total, esto es, la cantidad de enzima libre unida a la que está combinada, ha de mantenerse constante. Esta observación exige, por tanto, que sumando la segunda y la tercera ecuación

$$\frac{de}{dt} + \frac{dc}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad e(t) + c(t) = e(0) + c(0) = e_0$$

Por todo ello, el sistema (5.7) se reduce a un caso bidimensional y resultaría

²Una sustancia que provoca que se produzca una reacción de "rotura" o degradación molecular.

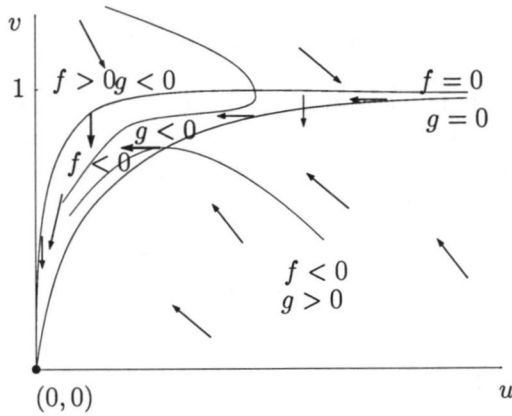


Figura 5.9: Dirección de flujo para el sistema de ecuaciones diferenciales que describe acción más simple para una enzima que actúa sobre un sustrato. La curvas $f(u, v) = 0$ y $g(u, v) = 0$ reciben el nombre de curvas de Michaelis-Menten.

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -k_1 e_0 s + (k_1 s + k_{-1})c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 e_0 s - (k_1 s + k_{-1} + k_2)c \end{cases} \quad (5.9)$$

con condiciones iniciales $s(0) = s_0$ y $c(0) = 0$.

Este sistema puede ser adimensionalizado a través de los cambios en las variables dependientes e independientes

$$\tau = k_1 e_0 t, \quad u(\tau) = \frac{s(t)}{s_0}, \quad v(\tau) = \frac{c(t)}{e_0}$$

y así, los nuevos parámetros en función de los anteriores

$$\lambda = \frac{k_{-1}}{k_1 s_0}, \quad \delta = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1 s_0}, \quad \varepsilon = \frac{s_0}{e_0}$$

y el sistema (5.9) se escribiría

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = -u + uv + \lambda v \\ \frac{dv}{d\tau} = \varepsilon u - \varepsilon uv - \delta v \end{cases} \quad (5.10)$$

con condiciones iniciales $u(0) = 1$ y $v(0) = 0$.

Claramente el origen es el único estado de equilibrio del sistema, lo cual es lógico pues, al final de la reacción, las concentraciones del sustrato y del

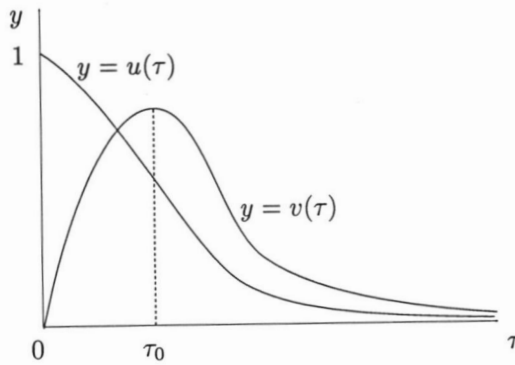


Figura 5.10: Comportamiento cualitativo de las funciones que marcan las concentraciones de sustrato y de complejo enzima-sustrato en cualquier instante de tiempo.

complejo sustrato-enzima son nulas. Además se trata de un punto de equilibrio estable, con sólo observar que la matriz del sistema linealizado

$$\begin{pmatrix} -1 + v & u + \lambda \\ \varepsilon - \varepsilon v & -\varepsilon u - \delta \end{pmatrix}$$

particularizado en el $(0, 0)$, verifica la condición algebraica que garantiza la estabilidad: tiene traza negativa y determinante positivo. Tratamos, en cualquier caso, de analizar la evolución temporal de las soluciones del sistema no lineal (5.10). Aunque no es fácil obtener una solución cerrada, de carácter analítico, es posible deducir el comportamiento cualitativo de $u(\tau)$ y $v(\tau)$. Para ello, observamos previamente cómo es el flujo en las diferentes regiones limitadas por las curvas $f(u, v) = 0$ y $g(u, v) = 0$. En la figura 5.9 aparecen, de forma aproximada, diversas órbitas del sistema según la posición de las variables en el instante inicial.

A partir de esta figura, podemos deducir cuál sería el comportamiento de cada una de las funciones componentes teniendo en cuenta que el origen de nuestra situación nos sitúa en el $(1, 0)$. En este caso, $f(u, v)$ toma siempre valores negativos, con lo que $\frac{du}{d\tau} < 0$ y, por tanto, la función u decrece. Mientras, $\frac{dv}{d\tau} > 0$, para valores pequeños de τ , hasta un instante τ_0 en el que la órbita atraviesa la curva $g(u, v) = 0$, para luego mantenerse siempre negativa, $\frac{dv}{d\tau}$. Por tanto, $v(\tau)$ crece desde $\tau = 0$ hasta $\tau = \tau_0$, y desde ese punto comienza a decrecer. El comportamiento de estas funciones aparece recogido en la figura 5.10.

Para terminar el análisis de soluciones del sistema (5.7), falta estudiar el carácter de las funciones $e(t)$ y $p(t)$. La interpretación en lo que respecta a la concentración de enzima libre, en cualquier instante de tiempo, indica que $e(t)$ primero disminuye desde el valor e_0 y, a partir del instante de tiempo

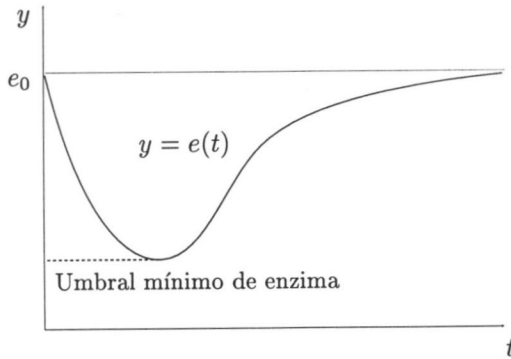


Figura 5.11: *Comportamiento cualitativo de la concentración de enzima en cualquier instante de tiempo.*

que corresponde al valor τ_0 de la variable adimensionalizada, vuelve a aumentar hasta el valor e_0 , como se recoge en la figura 5.11. La gráfica refleja el hecho real de que la enzima acaba siendo liberada cuando la reacción deja de producirse, al hacerse cero (porque se *gasta*) la concentración de sustrato. El mínimo de esta función representa un valor umbral inferior para la concentración de enzima.

La concentración de producto en un instante de tiempo determinado se puede calcular a partir de los resultados anteriores como una función siempre creciente, que llega un momento en que se estabiliza. Esta conclusión es inmediata con sólo observar que $p(t)$ viene determinada a partir de la expresión (5.8), esto es, como medida del área limitada por la función $c(t)$ y la recta vertical que marca el instante de tiempo deseado.

5.8 Autocatálisis: activación e inhibición

El ejemplo anterior modela y resuelve un determinado sistema de ecuaciones diferenciales no lineal que describe la variación de las concentraciones de reactivos y productos para una reacción bastante sencilla. Veamos ahora como todos los fenómenos de interacción que aparecían al observar el comportamiento de especies que conviven en el mismo habitat pueden reproducirse en determinadas reacciones químicas.

Muchos procesos biológicos o químicos conllevan ciertos mecanismos de retroalimentación³, esto es, se trata de situaciones en las que el producto de una etapa de la secuencia de reacciones tiene efectos en etapas posteriores. El efecto, normalmente, es de tipo no lineal y puede activar o inhibir este proceso.

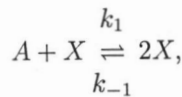
Es fácil pensar en circunstancias que involucren un mecanismo de este tipo: la división celular sería un buen ejemplo de ello. Además, está muy bien do-

³Es lo que se conoce como *feedback*.

cumentado, en experiencias realizadas sobre ciertas bacterias, el hecho de que en una gran cantidad de cultivos celulares, algunas de las enzimas implicadas aumentan periódicamente su actividad durante la división y esto provoca cambios en la tasa de síntesis enzimática. Estas situaciones requieren algún tipo de control de retro (o auto) alimentación. Se han propuesto varios modelos que son capaces de describir dicho control. Uno de ellos sugiere que ciertos metabolitos reducen la producción de enzimas que se necesitan para su propia fabricación. Para ello se inhibe la transcripción de la molécula de ADN a ARN mensajero, que es la "plantilla" que fabrica la enzima.

5.8.1 El modelo autocatalítico más simple posible

Pretendemos aquí establecer diversas técnicas para estudiar los modelos relativos a sistemas que experimentan algún tipo de mecanismo de *feedback*. Quizás el modelo de *autocatálisis* más simple sea el representado por la ecuación



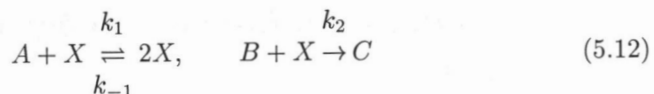
donde una molécula de X se combina con otra de A para formar dos de X . Si, por algún procedimiento, conseguimos mantener la concentración de A de forma constante e igual a a , la ley de acción de masas aplicada a esta ecuación nos conduce a la expresión

$$\frac{dx}{dt} = k_1 a x - k_{-1} x^2, \quad (5.11)$$

siendo x la concentración de la sustancia X . Obsérvese que (5.11) es el equivalente químico a la ecuación logística. El origen es un punto de equilibrio inestable y $x(t)$ tiende cuando $t \rightarrow \infty$ hacia el valor de equilibrio estable $x_e = \frac{k_1 a}{k_{-1}}$. Esta reacción autocatalítica exhibe un fuerte proceso de retroalimentación con el producto inhibiendo la velocidad de la reacción ya que, claro está, es necesaria algún tipo de reversibilidad de la reacción, $k_{-1} \neq 0$. En otro caso, $k_{-1} = 0$, la variación relativa de la concentración de X crecería indefinidamente.

5.8.2 Cadena de reacciones de tipo autocatalítico. Bifurcaciones

Consideremos ahora, en lugar de (5.11), la cadena de reacciones



donde X es usado para producir C a partir de B . La diferencia en este caso es la existencia de un simple proceso de bifurcación.

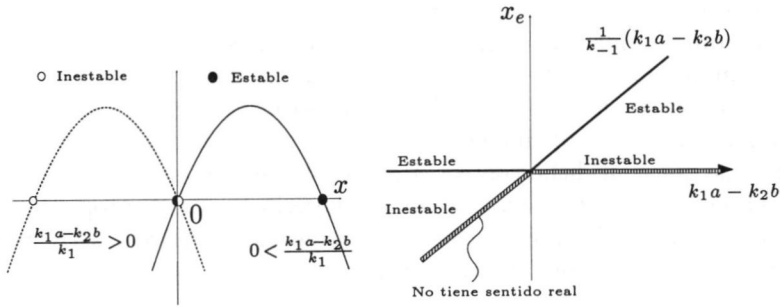


Figura 5.12: Diagrama de bifurcación asociado a la ecuación (5.13) según la tasa de producción de X sea menor o mayor que la tasa de pérdida en una cadena de reacción de tipo autocatalítica como (5.12).

Si suponemos que las concentraciones de A y B , a y b respectivamente, son mantenidas constantes entonces, aplicando la ley de acción de masas, las reacciones (5.12) conducen a plantear la ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = k_1 a x - k_{-1} x^2 - k_2 b x \quad (5.13)$$

o bien,

$$\frac{dx}{dt} = (k_1 a - k_2 b)x - k_{-1} x^2$$

Obsérvese que $k_1 a$ es la tasa de producción de X y que $k_2 b$ es la tasa de pérdida de X .

- Si la diferencia $k_1 a - k_2 b$ es mayor que cero, entonces el $(0, 0)$ es un punto de equilibrio inestable mientras que, en ese caso, $x_e = \frac{k_1 a - k_2 b}{k_{-1}}$ es un valor positivo que indica un punto hacia el que se aproximan de forma asintótica todas las trayectorias. De hecho, la solución $x(t) = x_e$ es estable.
- Por el contrario, si $(k_1 a - k_2 b) < 0$ el origen representa un punto estable ya que la tasa de producción es menor que la de pérdida.

La bifurcación aparece, por tanto, cuando esa diferencia cambia de signo. Esta situación se refleja en la figura 5.12.

5.9 Osciladores químicos biológicos. Historia y ecuaciones

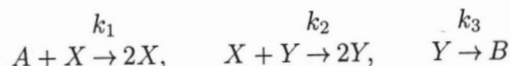
Aunque todos los sistemas biológicos son inmensamente complejos, son también lógicos, *ordenados* y situados de modo que actúe de forma lo más eficiente

posible. De forma concisa, tales sistemas almacenan información y medios de generación de los mecanismos de reproducción celular, organización, control... Muchos de estos procesos son de tipo oscilatorio bien sea con periodos de horas, minutos, segundos o, incluso, semanas.

Los látidos del corazón, la activación neuronal como impulsos eléctricos según fue propuesta en los trabajos de Hodgkin y Huxley, la respiración donde el periodo de repetición de la oscilación es de aproximadamente un segundo, cierta actividad neuronal en el cerebro, los procesos de glucólisis donde la glucosa se divide para proporcionar energía al metabolismo celular y otros muchos, son ejemplos de osciladores químicos donde aparecen estados de equilibrio estables en forma de ciclos límites.

Este tipo de estudios comenzó con los trabajos de Lotka (1910) que propuso una ecuación de carácter teórico que presentaba un comportamiento de tipo oscilatorio. Más tarde, Bray (1921) encontró un experimento concreto que presentaba esta clase de comportamiento aunque su trabajo fue muy criticado puesto que se pensó, de forma equivocada, que violaba la segunda ley de la termodinámica. Esto provocó una ralentización en el campo del estudio matemático del carácter oscilatorio de muchos procesos químicos y, así, la siguiente reacción de este tipo no fue descubierta hasta la década de los cincuenta por Belousov. Sus trabajos fueron continuados por Zhabotinskii (1964) y, desde entonces, es un campo de estudio inmenso y reconocido.

Veamos ahora un ejemplo sencillo de estas situaciones. Básicamente trabajaremos con las reacciones



donde la concentración de A se mantiene constante. Las dos primeras reacciones son autocatalíticas así que, aplicando la ley de acción de masas, planteamos el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = k_1 ax - k_2 xy \\ \frac{dy}{dt} = k_2 xy - k_3 y \\ \frac{db}{dt} = k_3 y \end{cases} \quad (5.14)$$

donde las variables x , y y b representan las concentraciones de X , Y y B , respectivamente. Es inmediato eliminar la tercera ecuación de la expresión anterior ya que aparece desacoplada de las otras dos y, por tanto, sabemos resolverla si antes determinamos las soluciones de un sistema diferencial de dimensión dos.

Es fácil observar la similitud del sistema (5.14) con el deducido como sistema de Lotka-Volterra para un modelo depredador-presa. Para estudiar el comportamiento cualitativo, en el plano de fases, de las soluciones del sistema (5.14),

realizamos el proceso habitual de adimensionalización. Entonces, mediante los cambios de variables

$$\tau = k_1 a t, \quad u = \frac{k_2}{k_3} x, \quad v = \frac{k_2}{k_1 a} y$$

y la aparición de un nuevo parámetro

$$\alpha = \frac{k_3}{k_1 a},$$

el sistema (5.14) se transforma en

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1) \end{cases} \quad (5.15)$$

A partir de aquí podríamos realizar el estudio de puntos de equilibrio, su estabilidad y el comportamiento de las trayectorias a su alrededor. De todos modos, ya que estas ecuaciones son exactamente las mismas que las que aparecieron en el modelo de Lotka-Volterra, todo el estudio que de ellas realizamos es igualmente aplicable en este caso. Sus soluciones son, en consecuencia, periódicas en tiempo pero también son estructuralmente inestables (esto es, si variamos un poco el dato inicial, los valores de la solución puede distanciarse mucho de la original conforme el tiempo crece). A efectos visuales, estas soluciones cíclicas se reflejarían en cambios continuos del color de la reacción.

5.9.1 ¿Cómo construir un modelo de oscilador químico?. Un ejemplo muy sencillo

En muchos de los procesos biológicos es prácticamente imposible determinar las reacciones bioquímicas que tienen lugar. Sin embargo, suele ocurrir que sí se conozcan los efectos cualitativos producidos por la variación de los reactantes o de las condiciones operativas. Es a través de esos comportamientos como se construyen los mecanismos de los modelos. Sus resultados proporcionan útiles predicciones en gran cantidad de problemas, de tipo médico por ejemplo. Las situaciones cualitativas que se observan son las que se traducen en las ecuaciones diferenciales que acabarán constituyendo el modelo, y no la cadena de reacciones que tienen lugar. Matemáticamente, este modelo puede ser considerado como una reducción o simplificación de la realidad, a través de procedimientos asintóticos.

Supongamos un ejemplo de modelo reducido, relativo a dos especies u y v de forma que

1. u activa a v con tasa de activación du , donde d es una constante positiva.
2. Tanto u como v se degradan de forma directamente proporcional a sus concentraciones, con tasas respectivas $-cu$ y $-ev$, donde c y e son constantes.

De la primera condición se deduce que cuando v crece entonces u decrece y, por tanto, se reduce a sí mismo de forma indirecta. Cuanto más grande sea la v , menor es la producción de u . Este sería un ejemplo de retroalimentación negativa o *mecanismo de feedback inhibido*. Una posible formulación de esta última hipótesis se puede hacer a través de funciones de $\frac{a}{b+v}$.

A partir de estas consideraciones tenemos que construir ecuaciones que las recojan. Un modelo que respondería a esas observaciones de carácter cualitativo sería

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{a}{b+v} - cu = f(u, v) \\ \frac{dv}{dt} = du - eu = g(u, v) \end{cases} \quad (5.16)$$

Es fácil comprobar que existe un estado de equilibrio estable para el sistema (5.16). Este punto estacionario de interés (u_0, v_0) ha de satisfacer las ecuaciones

$$\begin{aligned} u_0^2 + \frac{be}{d}u_0 - \frac{ae}{cd} &= 0 \\ v_0 &= \frac{d}{e}u_0 \end{aligned}$$

Con el análisis lineal de estabilidad (similar al realizado en el capítulo cuarto para el modelo de competición) se observa inmediatamente que este único punto de equilibrio ubicado en el primer cuadrante es estable. Es además asintóticamente estable. De hecho, se puede construir fácilmente un recinto rectangular de modo que los vectores del campo vectorial correspondientes situados sobre los puntos de la frontera, apunten hacia el interior de la caja. Por tanto, todas las trayectorias que comiencen en un lugar situado en el interior de este recinto acaban por “morir” acercándose al punto (u_0, v_0) ⁴.

5.9.2 Modelos de competición y simbiosis

Muchas otras ecuaciones pueden ser estudiadas correspondiendo a este tipo de reacciones de activación e inhibición. Así, una enzima puede ser inhibido por diferentes sustancias químicas. Dichas sustancias, pueden actuar de forma reversible o irreversible. Los inhibidores reversibles se clasifican en competitivos, no competitivos y acompetitivos.

Los inhibidores competitivos son aquellos que “luchan” con el sustrato por la unión con el centro activo del enzima. Los inhibidores no competitivos se unen al enzima por un lugar diferente al centro de unión del sustrato, y los acompetitivos que se unen sólo al complejo enzima-sustrato no al enzima libre. Cada una de estas situaciones, entre otras muchas, se puede modelar y estudiar con el mismo tipo de procedimientos que hasta ahora venimos utilizando.

Para futuros estudios sobre estos temas se puede consultar el libro [28], y las referencias que en él se indican.

⁴La comprobación de estas afirmaciones no son más que un ejercicio de fácil resolución para el lector.

5.10 Interacción de más de dos especies

Cuando consideramos fenómenos que llevan consigo intentar describir comunidades con muchas especies que interaccionan, cualquier modelo que intentemos construir no resulta fácil.

Hemos de utilizar numerosas observaciones o, incluso, *intuiciones* para determinar posibles valores de los parámetros y simular entonces la dinámica de estos sistemas. Una característica importante es que las ecuaciones presentan gran sensibilidad a las condiciones iniciales, esto es, pequeños cambios en las condiciones iniciales pueden cambiar por completo a largo plazo el comportamiento de la solución.

Así pues, al aumentar el número de variables dependientes en las que se escriben las ecuaciones del sistema, la complejidad del sistema no sólo se ve reflejada en la cantidad de parámetros nuevos que aparecerán, sino en la gran variedad de comportamiento que las órbitas y trayectorias pueden exhibir. Por ejemplo, en los modelos unidimensionales o bidimensionales las órbitas estables se resumen en puntos de equilibrio o ciclos límite. Si $n = 3$ aparecen otras órbitas que reciben el nombre de *atractores extraños*, que ya mencionamos en el capítulo primero, y cuya dinámica puede ser verdaderamente muy, muy complicada. Ni siquiera hay que pensar en ecuaciones cuya estructura sea demasiado *retorcida*, basta considerar un modelo de Lotka-Volterra que represente la interacción de tres especies, o el ampliamente estudiado sistema de Lorenz, [23], también tridimensional y dependiente de un único parámetro, cuya *gráfica* es uno de los atractores extraños más bellos y sorprendentes.

De hecho, asociado a este tipo de órbitas suelen venir las denominadas *estructuras fractales*, cuyo estudio es una de las áreas de las matemáticas que mayor desarrollo ha experimentado en los últimos años, animado también por lo extraordinario de su belleza. No es nuestro objetivo entrar aquí en el análisis de este extraño y fascinante mundo, la *teoría del Caos* pero animamos al lector a intentar comprender la relación con todo lo que estamos estudiando. Hay multitud de bibliografía actual referida a este tema. En [16], encontramos una visión bastante asequible de los orígenes y los principales problemas y campos asociados a esta materia. En el artículo [34], también tenemos una introducción, con un punto de vista más *riguroso*, sobre el Caos, analizando uno de los ejemplos más clásicos, simples y, de hecho, relacionados con la temática de este libro: la ecuación logística unidimensional discreta.

Pero, no nos olvidemos del objetivo fundamental de este trabajo, que quedó clara en la introducción a la obra y volvamos al análisis de sistemas bidimensionales de carácter continuo.

5.11 Ejercicios

1. Sea un modelo de competición para dos especies de poblaciones N_1 y N_2

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

- ¿Cuáles son las bases ecológicas en las que descansa este modelo?
- Adimensionaliza el sistema para reducir el número de parámetros y calcula las soluciones estacionarias.
- Investiga la estabilidad realizando un análisis del flujo en el plano de fases.
- Demuestra que, independientemente del valor de los parámetros, se satisface el principio de exclusión competitiva.
- Describe brevemente bajo qué circunstancias se extingue la especie N_2 .

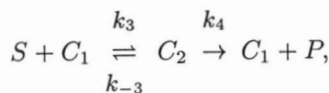
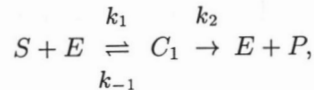
2.

- Determina el tipo de interacción entre las dos especies N_1 y N_2 que aparecen implicadas en el modelo

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1 + b_{12} N_2} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2 + b_{21} N_1} \right) \end{cases}$$

- Dibuja las líneas de tangente horizontal y vertical y determina los puntos de equilibrio.
- Describe brevemente las implicaciones ecológicas de los resultados de este análisis.

3. Una enzima alostérica E reacciona con un sustrato S para producir un producto P según el mecanismo



donde k_i son las constantes que marcan la velocidad de la reacción y C_1 y C_2 los complejos enzima-sustrato. Notaremos con letras minúsculas las correspondientes concentraciones, y las condiciones iniciales serán $s(0) = S_0$, $e(0) = e_0$, $c_1(0) = c_2(0) = p(0) = 0$.

Basándote en la ley de acción de masas, escribe las ecuaciones diferenciales que modelan esta situación. ¿Todas las ecuaciones están acopladas?. ¿Puedes reducir el número de ecuaciones manteniendo la descripción de la situación?.

4. Considera el sistema que modela la reacción en la que dos reactivos X e Y se degradan de forma lineal, y X activa a Y mientras que Y activa a X de acuerdo con la ecuación

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = k_1 \frac{y^2}{K + y^2} - k_2 x, \\ \frac{dy}{dt} = h_1 \frac{x^2}{H + x^2} - h_2 y, \end{cases}$$

donde x e y representan las concentraciones de los reactivos respectivos, y k_1 , k_2 , h_1 , h_2 , K y H son constantes positivas.

- Adimensionaliza el sistema para reducir el número de parámetros significativo.
- Plantea la ecuación cuya resolución proporcionaría los valores de equilibrio del sistema (no intentes resolverla).
- El origen es un punto de equilibrio, analiza su estabilidad.

5. En 1926, Volterra presentó el siguiente modelo para modelar el comportamiento de dos especies que compiten por la misma fuente de comida:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= [b_1 - \lambda_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)]N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= [b_2 - \lambda_2(h_1 N_1 + h_2 N_2)]N_2 \end{aligned}$$

Supón, además, que $\frac{b_1}{\lambda_1} > \frac{b_2}{\lambda_2}$.

- Determina todos los puntos de equilibrio de dicha ecuación.
- Analiza la estabilidad de cada uno de ellos. Realiza, por ejemplo, un estudio del flujo de dicho sistema.
- Prueba que la segunda especie se extinguirá siempre a largo plazo si $N_1(t_0) > 0$, siendo t_0 el instante en que iniciamos el análisis de la situación.

6. Los mecanismos activación-inhibición bidimensionales una vez adimensionalizados pueden ser descritos por ecuaciones del tipo

$$(a) \begin{cases} \frac{du}{dt} = a - bu + \frac{u^2}{v}, \\ \frac{dv}{dt} = u^2 - v, \end{cases} \quad (b) \begin{cases} \frac{du}{dt} = a - u + u^2 v, \\ \frac{dv}{dt} = b - u^2 v, \end{cases}$$

donde a y b son constantes positivas.

- (a) ¿Cuál es el activador y cuál es el inhibidor en cada una de esas reacciones?.
- (b) ¿Qué fenómenos indican los términos no lineales?. Dibuja las líneas de tangente horizontal y vertical.
- (c) ¿Es posible tener varios estados de equilibrio estable con este tipo de cinética química?.
- (d) ¿Qué podemos decir si la inhibición del sustrato se incluye en el sistema (a), esto es, si reemplazamos $\frac{u^2}{v}$ por $\frac{u^2}{v(1+Ku^2)}$?

7. El mecanismo de la reacción "Bruselator", propuesto por Prigogine & Lefever (1968), es



donde k_i representan las velocidades a las que se producen las reacciones y las concentraciones de los reactivos A y B se mantienen constantes.

- (a) Escribe el sistema de ecuaciones diferenciales que describe esta situación siendo las variables dependientes las concentraciones X e Y .
- (b) Adimensionaliza las ecuaciones de forma que éstas resulten

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= 1 - (b+1)u + au^2v, \\ \frac{dv}{d\tau} &= bu - au^2v, \end{aligned}$$

donde u y v corresponden a X e Y , $\tau = k_4 t$, $a = \frac{k_3(k_1 A)^2}{k_4^3}$ y $b = \frac{k_2 B}{k_4}$.

- (c) Determina los puntos de equilibrio positivos.
- (d) Demuestra que $b = b_c = 1 + a$ es un valor de bifurcación en el que el punto de equilibrio pasa a ser inestable y aparece un ciclo límite, esto es, se trata de un fenómeno de bifurcación de Hopf.
- (e) En consecuencia, demuestra que alrededor del valor b_c aparece un ciclo límite de periodo $\frac{2\pi}{\sqrt{a}}$.

Capítulo 6

Recursos renovables: un modelo de pesquería abierta

En el capítulo tercero estudiamos las ecuaciones de dimensión uno que describían el crecimiento de una especie renovable que se sometía a algún tipo de explotación. En particular, y para fijar ideas, nos centrábamos en el análisis de la pesca de una población determinada. No obstante, y aun en el caso más general discutido, considerábamos que la tasa de capturas era proporcional a la cantidad de individuos presentes en cada instante, siguiendo la expresión

$$\text{Tasa de capturas} = qEx,$$

donde q está definida como la tasa de capturabilidad de la especie, que recordamos que indica el grado de dificultad que presenta la especie para ser pescada, y E es el esfuerzo pesquero, medido en número de barcos tipo medio. Ambas magnitudes fueron consideradas, para simplificar la descripción, valores constantes aunque, en determinadas circunstancias, quizás respondan a cambios de las condiciones que los rodean.

En cualquier caso, la ecuación deducida hasta ahora, que regula la variación en la población de una especie de peces, quedaría

$$\frac{dx}{dt} = F(x) - qEx$$

donde $x(t)$ indica el tamaño de la población en el instante t y la función $F(x)$ representa, de forma general, el crecimiento absoluto de dicha especie en ausencia de pesca. De forma habitual en el desarrollo de este libro, hemos venido utilizando curvas logísticas, de compensación, o de despensación para ajustar esta función $F(x)$ y es fundamentalmente en estos modelos en los que centraremos nuestro análisis.

Pero, ¿qué ocurriría si el esfuerzo pesquero pasara de ser una cantidad constante a regularse en función de la tasa de capturas de dicha especie? Veamos

cómo, en este caso, podemos escribir un modelo bidimensional que modela correctamente esta situación y, por tanto, puede resultar de interés un estudio de los puntos de equilibrio, su estabilidad y los fenómenos que provocan la aparición de ciclos límite.

6.1 Un modelo de pesca en régimen abierto

La suposición antes indicada de que el esfuerzo pesquero E varía de forma proporcional a la tasa de capturas y, en términos puramente económicos, de modo proporcional a la *ganancia*, aparece recogida en la expresión

$$\frac{dE}{dt} = \hat{K} \cdot \text{Ganancia},$$

siendo \hat{K} , una constante de proporcionalidad.

La idea de ganancia se refiere exactamente al beneficio real obtenido con la pesca, esto es, la diferencia entre el beneficio bruto de la venta de la captura y el coste que tiene para el armador fletar los barcos. Tenemos pues una expresión algo más explícita para este término,

$$\text{Ganancia} = pqEx - cE,$$

donde p es el precio unitario de venta, que vamos a considerar invariante¹, y c es el coste medio de mantenimiento por barco. La constante \hat{K} recibe en el balance económico el nombre de índice de respuesta al beneficio real.

El modelo analizado resultaría descrito por la expresión

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x) - qEx, \\ \frac{dE}{dt} = \hat{K}(pqEx - cE). \end{cases} \quad (6.1)$$

Lo que interesa analizar a partir de este momento es la evolución de la densidad de población, $x(t)$, y del esfuerzo pesquero, $E(t)$, en función de los parámetros p , q , c y \hat{K} , que participan en el sistema.

¹Este concepto es, en general, una simplificación de carácter económico pues no resulta lógico suponer, en los términos actuales del mercado, que el precio de la captura no dependa de factores externos, como la ley de la oferta y la demanda. Si, intentando generalizar las situaciones a las que se refiere el modelo, suponemos que el precio varía en el tiempo, más exactamente, que fluctúa de forma inversamente proporcional a la cantidad de individuos de la especie capturados, tendríamos que enunciar una nueva ley que nos permita describir cómo varía esta magnitud en función de variables ya definidas e introduciendo, a lo más algunos parámetros nuevos de valor constante. El modelo que se plantearía sería, por tanto, tridimensional y no se encuadraría dentro de los límites con los que trabajamos en este texto.

6.2 Equilibrio y estabilidad

6.2.1 Determinación de los puntos de equilibrio

Como siempre, comenzamos con el cálculo de aquellos puntos del plano de fases que representan, en sí mismos, órbitas completas del sistema. Sean pues,

$$f(x, E) = x \left(\frac{F(x)}{x} - qE \right), \quad (6.2)$$

$$g(x, E) = \hat{K}E(pqx - c). \quad (6.3)$$

las funciones que determinan las curvas asociadas a puntos de flujo vertical y horizontal, respectivamente. Los valores de corte entre ellas se corresponden con los puntos de velocidad nula. Aparecen, de esta forma, dos únicas soluciones válidas, al ofrecer resultados positivos

$$(0, 0) \quad \text{y} \quad (\bar{x}, \bar{E})$$

con

$$\bar{x} = \frac{c}{pq}, \quad \bar{E} = \frac{pF(c/pq)}{c}. \quad (6.4)$$

También podemos verlo desde un punto de vista gráfico. Así, sobre el eje $x = 0$ la función $f \equiv 0$ y los puntos situados en él tienen asociados vectores velocidad verticales; en la recta $E = 0$, la función $g \equiv 0$ y, por tanto, el flujo sobre ella aparece dirigido en dirección horizontal. El origen aparece, de forma trivial, como punto de equilibrio del sistema.

La función $f(x, E)$, definida en (6.3), marca también otra curva sobre el plano de fases a cuyos puntos se asocian tan sólo vectores de flujo verticales. Esta curva tiene como expresión explícita

$$y = E(x) = \frac{F(x)}{qx},$$

o, lo que es lo mismo, también podemos representarla como

$$y = E(x) = \frac{1}{q} \tan \alpha(x),$$

donde $\alpha(x)$ indica el ángulo que limita el afijo del punto x considerado y la horizontal, como ya definimos al introducir esta notación en el capítulo segundo. Debido a las propiedades de monotonía de la función tangente, ya establecimos que el comportamiento cualitativo de $\tan \alpha(x)$ viene marcado simplemente por la función $\alpha(x)$. Ya en las figuras 2.12, 2.13, 2.14 y 2.15 aparecían las gráficas de estas *curvas de crecimiento relativo* para modelos logísticos, compensatorios y despensatorios.

La función $g(x, E)$, definida en (6.3), determina asimismo otra recta para cuyos puntos el flujo asociado tiene segunda componente nula. En este caso, se trata de una recta vertical de ecuación

$$x = \frac{c}{pq}.$$

El corte de esta línea y de la curva antes mencionada ofrece el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{E}) . Las distintas situaciones, analizadas a partir de las gráficas de crecimiento relativo antes mencionadas, se recogen en la figura 6.1.

Para que el valor de \bar{E} tenga un sentido real, necesitamos que $\bar{x} < K$, esto es, sea menor que la capacidad de soporte máxima del medio, o dicho de otro modo, que $c < pqK$.

El coste de mantenimiento de un barco tiene que poderse cubrir con el beneficio bruto de una captura ideal de toda la población, supuesta estabilizada en torno a su valor máximo. Éste es el sentido que tiene la existencia del punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{E}) en el primer cuadrante del plano de fases.

6.2.2 Estabilidad de las soluciones estacionarias

En el caso de los sistemas bidimensionales, la estabilidad—y la clasificación—de los puntos fijos se hace a través de los autovalores de la matriz jacobiana a partir del teorema 1.7.1.

$$J(x, E) = \begin{pmatrix} F'(x) - qE & -qx \\ \hat{K}pqE & \hat{K}(pqx - c) \end{pmatrix}$$

Para asegurarla tenemos que exigir, como condición algebraica equivalente, que la traza de la matriz del sistema linealizado sea negativa mientras que el determinante se mantiene positivo.

Particularicemos esa matriz en el origen para determinar el comportamiento de éste. La expresión anterior resulta ahora

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} F'(0) & 0 \\ 0 & -\hat{K}c \end{pmatrix}.$$

Como \hat{K} y c son magnitudes positivas, el signo negativo determina que ese autovalor de la matriz es un número negativo. El signo del otro estará determinado por el signo de $F'(0)$ y, por tanto, del signo de la pendiente de la recta tangente en al origen a la función de crecimiento absoluto $y = F(x)$.

El $(0, 0)$ será un punto de equilibrio inestable en todos los casos salvo en el de despensación crítica.

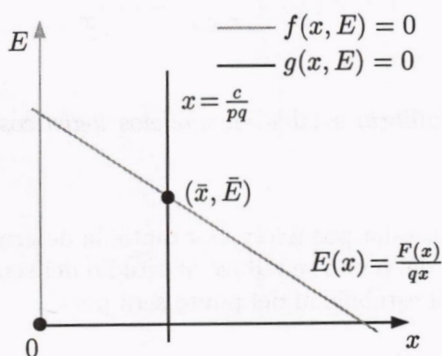
Y, ¿es estable el punto (\bar{x}, \bar{E}) dado por la expresión (6.4) en el modelo (6.1)?

La matriz del sistema linealizado alrededor de ese punto tendría la expresión

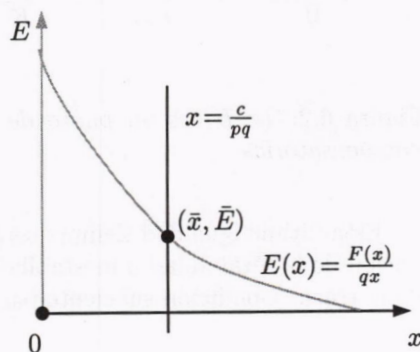
$$J(\bar{x}, \bar{E}) = \begin{pmatrix} F'(\bar{x}) - q\bar{E} & -q\bar{x} \\ \hat{K}pq\bar{E} & 0 \end{pmatrix}$$

Analicemos, como antes, el valor de la traza y el determinante.

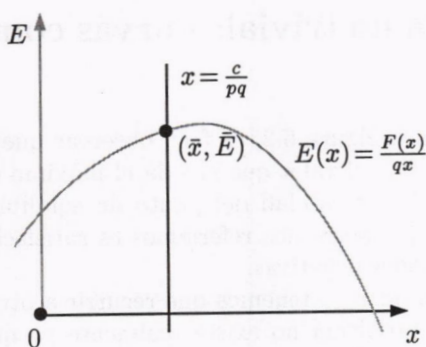
$$\begin{aligned} \text{traza}(J(\bar{x}, \bar{E})) &= F'(\bar{x}) - q\bar{E} \\ \det(J(\bar{x}, \bar{E})) &= \hat{K}pq^2\bar{x}\bar{E} \end{aligned}$$



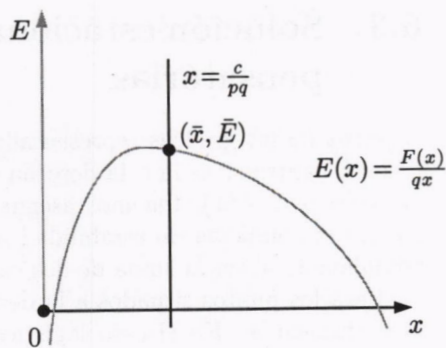
(a) Caso logístico



(b) Caso compensatorio



(c) Caso despensatorio



(d) Despensatorio crítico

Figura 6.1: Localización de los puntos de equilibrio en un sistema bidimensional de pesca en régimen abierto.

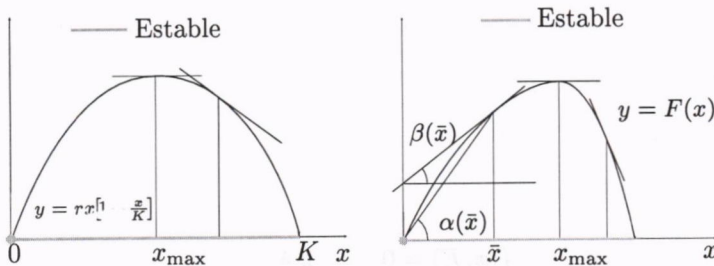


Figura 6.2: (\bar{x}, \bar{E}) es un punto de equilibrio estable en modelos logísticos y compensatorios.

Esta última igualdad siempre será un valor positivo y, por tanto, la determinación de la estabilidad o inestabilidad del punto se reduce al estudio del signo de la traza. Condición suficiente para la estabilidad del punto será pues

$$F'(\bar{x}) - q\bar{E} < 0$$

Analicemos los diferentes casos posibles distinguiendo, por un lado, los modelos logísticos y de compensación, y, por otro, los de dispensación.

6.3 Solución estacionaria no trivial: curvas compensatorias

A partir de las gráficas representadas en la figura 6.2, es fácil observar que si \bar{x} se encuentra situada a la derecha de x_{\max} , el valor que nos da el máximo de la curva $y = F(x)$, tenemos asegurada la estabilidad del punto de equilibrio ya que la condición de estabilidad a la que antes nos referíamos es satisfecha trivialmente al ser la suma de dos cantidades negativas.

Para los puntos situados a la derecha de x_{\max} tenemos que recurrir a otros procedimientos. En el caso logístico el problema no existe realmente ya que tenemos una expresión analítica con la que podemos trabajar directamente. Así que con dicha expresión, y utilizando además (6.4), tenemos que

$$F'(\bar{x}) - q\bar{E} = r - \frac{2r\bar{x}}{K} - q\bar{E} = -\frac{r\bar{x}}{K}$$

resulta una cantidad siempre negativa. El punto (\bar{x}, \bar{E}) es, pues, siempre estable para un modelo bidimensional del tipo (6.1) que se rige por un modelo logístico.

Si $F(x)$ se ajusta ahora a un modelo compensatorio tenemos que recurrir a un pequeño truco. Consiste en sumar y restar $\frac{F(\bar{x})}{\bar{x}}$ a la en la expresión que determina la traza de la matriz

$$F'(\bar{x}) - q\bar{E} = \left(F'(\bar{x}) - \frac{F(\bar{x})}{\bar{x}} \right) + \left(\frac{F(\bar{x})}{\bar{x}} - q\bar{E} \right)$$

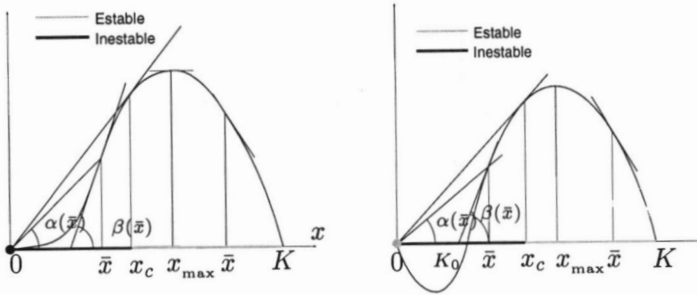


Figura 6.3: Si la abscisa del valor estacionario es superior a un determinado nivel, x_c , el punto de equilibrio asociado es estable, y recíprocamente.

El segundo de esos sumandos es siempre cero, aplicando la expresión (6.4) que define el punto de equilibrio no trivial. El estudio del signo que pretendíamos hacer, es más sencillo ahora puesto que depende tan sólo de \bar{x} y no de \bar{E} .

Podemos, además, interpretar cada uno de los términos que aparecen como las tangentes de ciertos ángulos, que se reflejan en la figura 6.2. Debido a las propiedades de la función tangente, el signo de esta diferencia es el mismo que el de la diferencia entre los ángulos respectivos. En resumen, reducimos el problema a la comparación de los ángulos $\alpha(\bar{x})$ y $\beta(\bar{x})$.

$$F'(\bar{x}) - \frac{F(\bar{x})}{\bar{x}} = \tan \beta(\bar{x}) - \tan \alpha(\bar{x}) \sim \beta(\bar{x}) - \alpha(\bar{x}).$$

- Cuando $\bar{x} = 0$, $\beta(0) - \alpha(0) = 0$ pues $F'(0) = \lim_{\bar{x} \rightarrow 0^+} \frac{F(\bar{x})}{\bar{x}}$. Se puede deducir que el origen es un punto inestable, como ya sabíamos.
- Si $\bar{x} > 0$, se puede demostrar analíticamente que $\beta(\bar{x}) < \alpha(\bar{x})$. De hecho, para valores superiores a x_{\max} , $\beta(\bar{x})$ es negativa mientras que $\alpha(\bar{x})$ es positivo, con lo que la desigualdad anterior es trivial. Para valores de \bar{x} inferiores a x_{\max} , basta la simple observación de la gráfica representada en la figura 6.2.

En ambas situaciones, el punto de equilibrio no trivial asociado a modelos logísticos y compensatorios es siempre estable.

6.4 Solución estacionaria no trivial: curvas despensatorias

En los casos en que la función de crecimiento absoluto de la especie, en ausencia de explotación, se ajuste a una curva de tipo despensatorio (crítico o no) la

MODELO	$(0, 0)$	(\bar{x}, \bar{E})	
Logístico	Inestable	Estable	
Compensatorio	Inestable	Estable	
Despensatorio	Inestable	existe $x_c \in (0, K)$	si $\bar{x} < x_c$ Inestable
			si $\bar{x} > x_c$ Estable
Despensatorio crítico	Estable	existe $x_c \in (0, K)$	si $\bar{x} < x_c$ Inestable
			si $\bar{x} > x_c$ Estable

Figura 6.4: Estabilidad de los puntos de equilibrio para el modelo (6.1).

conclusión a la que se llega es ligeramente diferente aunque los razonamientos son similares.

En ambas situaciones, aparece un valor crítico de tamaño de la población \bar{x}_c , que nos delimita un cambio en el carácter de la estabilidad del punto de equilibrio. Dicho valor corresponde a la abscisa del único punto de la curva $y = F(x)$ por el que la tangente coincide con la recta tangente exterior a la gráfica desde el origen.

Por inspección de la figura 6.3 (cabría, claro está, una demostración analítica) es fácil comprobar que si

- $\bar{x} < \bar{x}_c$, entonces $\alpha(\bar{x}) < \beta(\bar{x})$. En consecuencia, la traza es positiva y el punto (\bar{x}, \bar{E}) tiene un carácter inestable.
- $\bar{x} > \bar{x}_c$, $\alpha(\bar{x}) > \beta(\bar{x})$ y podemos asegurar que el valor de la traza es siempre negativo. Se mantiene pues la condición de estabilidad para el punto (\bar{x}, \bar{E}) .

¿De qué depende el paso de un estado de estabilidad a otro de inestabilidad? En realidad, si $\bar{x} > \bar{x}_c$ tenemos que disminuir el valor de \bar{x} . Para ello, a partir de la expresión (6.4), bastaría disminuir el coste por barco o, simplemente, aumentar el precio de venta².

6.5 Comportamiento asintótico del sistema

El resumen de todas estas situaciones aparece recogido en la figura 6.4. Cuando aparece un punto de equilibrio estable, vemos como el flujo de todo el sistema evoluciona hacia él. Las órbitas vendrán descritas por espirales ó por otras curvas que tienden a caer en dicho punto.

La razón de estos dos tipos de curvas se basa en la posibilidad de que los autovalores de la matriz jacobiana sean valores complejos, con parte real estrictamente negativa, o se reduzcan a números reales, menores que cero. Así, el

²También valdría que, de algún modo, aumentará la tasa de capturabilidad de la especie, pero ésta es una característica intrínseca a la especie y no es lógico suponer que sea *fácilmente* alterable.

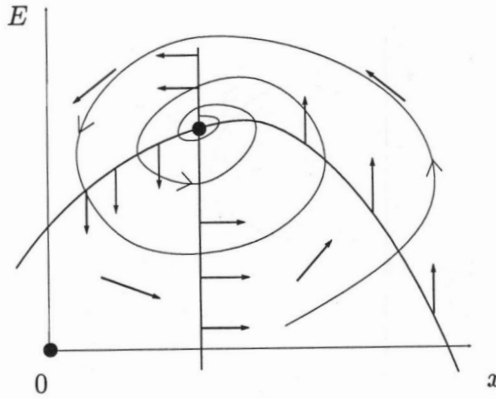


Figura 6.5: En un modelo de despensación, las órbitas se comportan como espirales estables alrededor del punto de equilibrio no trivial.

polinomio característico que dicha matriz resulta

$$\lambda^2 - (F'(\bar{x}) - q\bar{E})\lambda + \hat{K}pq\bar{E}\bar{x} = 0$$

Con lo que, la expresión de los autovalores,

$$\lambda = \frac{F'(\bar{x}) - q\bar{E} \pm \sqrt{(F'(\bar{x}) - q\bar{E})^2 - 4\hat{K}pq\bar{E}\bar{x}}}{2}$$

y, por tanto, en virtud del signo del discriminante

$$(F'(\bar{x}) - q\bar{E})^2 - 4\hat{K}pq\bar{E}\bar{x}$$

resultarán valores reales o complejos³.

A este fenómeno se reduce el comportamiento del sistema cuando el modelo de crecimiento seguido en la ecuación (6.1) es de tipo logístico o compensatorio. El hecho de que la variación de la especie se ajuste a una curva despensatoria, pero de forma que el equilibrio aparezca por encima del valor crítico, no cambia el comportamiento cualitativo del sistema expuesto hasta ahora. Para fijar ideas, en la figura 6.5 nos hemos centrado en un modelo despensatorio donde alrededor del punto de equilibrio estable, las órbitas describen espirales que tienden a acercarse cada vez más a dicho punto.

³Por ejemplo, para valores suficientemente pequeños de \hat{K} , λ se reducirá a números reales y, por tanto el punto de equilibrio sería un nodo degenerado estable. No añadimos la gráfica que correspondería a este caso. De todos modos, recordemos que la figura 1.8(b) marca el comportamiento de las órbitas en dicha situación.

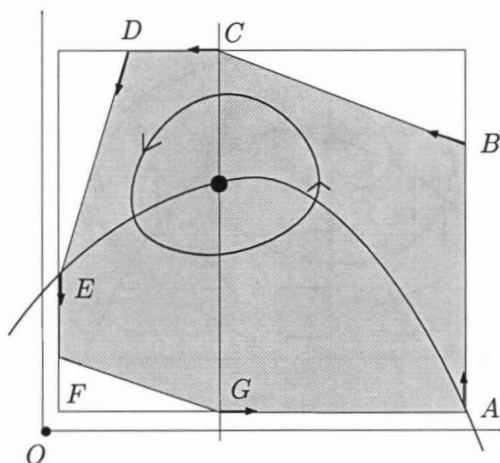


Figura 6.6: Región invariante que establece, en determinadas circunstancias la existencia de ciclos límites para el modelo (6.1).

6.6 Aparición de ciclos límite

Si, en alguno de los casos de dispensación, el punto de equilibrio no trivial es inestable, el comportamiento a largo plazo del sistema no puede determinar la evolución hacia dicho punto. De hecho, vamos a construir un recinto de forma que podamos asegurar que las trayectorias no escapan hacia el infinito: más concretamente, no podrán salir del recinto. El teorema 1.9.7 asegura entonces la aparición de una órbita cerrada que rodea el punto estacionario. Recordemos que para ello basta conseguir que el flujo sobre la poligonal que limita su frontera esté orientado hacia el interior del recinto.

La figura 6.6 muestra la forma final de este conjunto, ahora analizaremos cuáles han sido los pasos que hemos ido dando hasta llegar a esa conclusión.

Para empezar, y debido a las direcciones de los vectores de flujo por encima de la gráfica de la curva $f(x, E) = 0$, se comprueba que las trayectorias no podrían irse hasta el infinito. Más aún, si consideramos un rectángulo formado por los ejes de coordenadas y lados paralelos a ellos (que dejen la curva a la que antes nos referíamos totalmente contenida en el interior), podemos asegurar que en parte de los segmentos no contenidos en los ejes, el sentido de las líneas que marcan la dirección de la velocidad está ya orientado hacia dentro del recinto.

El siguiente paso consiste en observar que un pequeño desplazamiento de los segmentos de los ejes hacia el interior del primer cuadrante. Obtengo nuevos fragmentos que cuyos puntos se dirigen ya hacia donde deseamos. Además de lo anterior, la idea fundamental para terminar la construcción, será conseguir que el vector asociado a cada vértice de la poligonal *apunte* hacia el vértice siguiente.

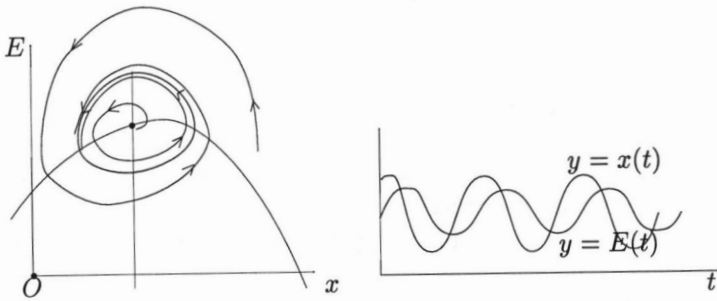


Figura 6.7: Comportamiento de las órbitas que rodean el ciclo límite y componentes de las trayectorias asociadas, $x(t)$ y $E(t)$, en función del tiempo.

Elijamos, pues, un punto A contenido en $f(x, E) = 0$, $E \neq 0$ y por él trazamos la vertical. Marcamos ahora un punto B de esta línea de forma que la recta orientada por el vector ligado a él no corte la gráfica $f(x, E) = 0$. El punto C , que marcará el siguiente vértice de la poligonal, será el corte con la recta $g(x, E) = 0$, $x \neq 0$. Ahora nos movemos en la horizontal construida a partir de él y recorrida hacia la derecha. Todos los puntos de este segmento tienen vectores de flujo que apuntan hacia abajo y hacia la derecha, así que llegar hasta un punto cercano al eje de ordenadas y trazar una paralela a éste no soluciona nuestro problema. A pesar de ello, esta recta determina la posición E , como la intersección con la curva $f(x, E) = 0$. La importancia de este valor puede suponerse, ya que repetimos ahora el procedimiento, ya usado, de utilizar *recortar* una esquina del rectángulo base utilizando para ello el vector de flujo asociado a uno de los puntos contenido en el segmento superior que se dirige hacia E . A este nuevo vértice de nuestra poligonal frontera lo notaremos como C . Sólo nos queda “cerrar el ciclo” y asegurarnos que la parte del recinto que quedará a la izquierda de la recta que verifica $g(x, E) = 0$ y por debajo de la curva en la que $f(x, E) = 0$ tampoco deja *escapar* ninguna trayectoria. El segmento marcado por la línea que sigue la dirección del vector de flujo del punto G corta necesariamente a la vertical paralela al eje de ordenadas, que considerábamos inicialmente, en un punto situado bajo la curva $f(x, E) = 0$. A este último vértice lo llamaremos F .

Repetimos que todo este proceso resulta de fácil comprensión si, al mismo tiempo que leemos el razonamiento, vamos examinando la gráfica 6.6 y 6.5, y cuestionándonos los problemas planteados.

El espacio del plano de fases limitado por la línea poligonal $ABCDEF$ resulta una región invariante que contiene un único punto fijo, que es inestable. Cualquier órbita que comienza dentro nunca sale de allí. La única posibilidad que tienen consiste en evolucionar hacia un ciclo límite, según el esquema marcado en la figura 6.7. Si estudiamos cómo varían en términos de la variable temporal vemos que las gráficas asociadas al ciclo son soluciones oscilantes

que aparecen con un cierto ángulo de desfase que depende de las condiciones iniciales.

6.7 Conclusiones

La deducción de resultados que se puede hacer es bastante amplia. Hasta ahora hemos querido introducir los conceptos y las ideas necesarias para que el lector sea capaz de razonar que es lo que ocurriría en cada caso. Hacemos notar que cuando el sistema evoluciona de forma natural hacia un único valor de equilibrio, la población tiende a estabilizarse en un determinado tamaño y en la pesquería (aunque es abierta) suele haber un número “fijo” de barcos (tipo medio). En cambio, cuando (\bar{x}, \bar{E}) es inestable, el sistema tiende a medida que pasa el tiempo hacia un ciclo límite estable, esto es, tanto la población como el número de barcos que acuden a la pesquería van fluctuando según un determinado ritmo, marcado por el periodo del ciclo⁴.

Este caso puede ser, quizás, más factible de mantener para explotar la pesquería de forma óptima. Si no se produce puede ser provocado ya que de lo que se trata es de hacer disminuir el valor de \bar{x} de forma que el tamaño en el equilibrio de la población sea inferior a una determinada cantidad crítica que, como hemos visto, aparece sólo marcada por la curva de crecimiento absoluto de la especie—de hecho, depende directamente de la incidencia del efecto Alee. Ya vimos procedimientos que permitían esa disminución: bastaba aumentar el precio de venta de la pesca o disminuir el coste medio de fletado de cada barco. Si además el origen es un punto inestable, tendremos siempre asegurada la recuperación de la especie a pesar de que, en un momento dado, el esfuerzo pesquero sea muy fuerte, siempre que no llegue a anular a una de las especies. Si no podemos asegurar esta condición, habrá que cuidar no caer dentro del *campo de atracción* del origen, ya que la especie se extinguiría.

6.8 Ejercicios

1. Las ecuaciones siguientes describen la explotación de un caladero abierto formado por dos especies ecológicamente independientes que siguen modelos de crecimiento logísticos

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - q_1 Ex, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{L}\right) - q_2 Ey, \\ \frac{dE}{dt} = p_1 q_1 xE + p_2 q_2 yE - cE, \end{cases}$$

donde q_1 , q_2 , p_1 , p_2 representan los coeficientes de capturabilidad y los precios de venta en el mercado de cada una de las especies. c es el coste medio de

⁴Este proceso, al disminuir el parámetro $\frac{c}{pq}$, no es más que un fenómeno de bifurcación de Hopf, como los que ya hemos estudiado.

flete de un barco y los parámetros que intervienen en la parte logística de las ecuaciones con sus significados habituales.

- (a) Justifica que los puntos de equilibrio no triviales del sistema vengan dados por la intersección de los planos

$$\frac{r}{q_1} \left(1 - \frac{x}{K}\right) = \frac{s}{q_2} \left(1 - \frac{y}{L}\right),$$

$$p_1 q_1 x + p_2 q_2 x - c = 0.$$

- (b) Supongamos que $\frac{r}{q_1} < \frac{s}{q_2}$, demuestra que en este caso el equilibrio obtenido antes corta al eje y en el punto $\tilde{y} = L \left(1 - \frac{r q_2}{s q_1}\right)$.
- (c) Representa sobre el plano xy un diagrama de las diferentes posiciones relativas de ambos planos si se verifica la desigualdad anterior.
- (d) ¿Qué condición se ha de verificar para tener asegurada una situación de equilibrio en el caladero que no conduzca a la extinción de ninguna especie?
- (e) ¿Y si hubiéramos supuesto que $\frac{r}{q_1} > \frac{s}{q_2}$?
- (f) ¿Cuál es la diferencia fundamental entre este modelo estudiado y el analizado en el capítulo en el que considerábamos la presencia de una única especie?. ¿Qué conclusiones deduces?

2. ¿Qué puedes deducir, si nuestro modelo es correcto, de la siguiente situación?

Supongamos la zona de pesca de ballenas antártica y, para simplificar la situación, la presencia de sólo dos especies: las ballenas azules y las ballenas *fin*. Ambas poblaciones pueden ser modeladas mediante ecuaciones de tipo logístico, donde la experiencia sugiere que tanto la tasa de reproducción como la capacidad de soporte del medio para la ballena azul es inferior que para la población de ballenas *fin*. Para ilustrar nuestro caso, supongamos

$$s = 0.08, \quad L = 400000; \quad r = 0.05, \quad K = 150000,$$

siendo s y r , L y K los coeficientes de reproducción y las capacidades máximas permitidas por el medio para las poblaciones de ballenas azules y *fin*, respectivamente. Por último, parece razonable suponer que la tasa de capturabilidad de ambas especies es la misma.

- (a) Analiza qué situación se plantea en esta pesquería.
- (b) En 1975, la población de ballenas *fin* era de 75000 ejemplares. ¿Estaba justificada entonces la prohibición de pesca de las ballenas azules establecida por la IWC (*International Whales Commission*) desde 1965?
- (c) ¿Y si $r = s$? ¿Y si $r > s$?

3. Analiza las curvas de esfuerzo-beneficio correspondientes a la situación planteada en el ejercicio 1, suponiendo que

$$(a) \frac{r}{q_1} < \frac{s}{q_2}.$$

$$(b) \frac{r}{q_1} \ll \frac{s}{q_2}.$$

Analiza también las curvas correspondientes al beneficio real obtenido con la pesca.

4. Sean $F(x)$ y $G(y)$ funciones de crecimiento absoluto no despensatorias (esto es, $F'' < 0$, $G'' < 0$).

(a) Demuestra que la curva de equilibrio

$$\dot{x} = F(x) - q_1 E x = 0, \quad \dot{y} = G(y) - q_2 E y = 0,$$

es creciente y corta el eje y en el punto \tilde{y} dado por la expresión

$$\frac{G(\tilde{y})}{\tilde{y}} = \frac{q_2 r}{q_1},$$

siempre que $\frac{r}{q_1} < \frac{s}{q_2}$. Recuerda que $r = F'(0)$ y $s = G'(0)$.

(b) Demuestra ahora que la población x es extinguida en una explotación en régimen abierto si $\tilde{y} > \frac{c}{p_2 q_2}$.

5. Examinaremos el modelo de Gause de competición intraespecífica

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \alpha xy, \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) = sy \left(1 - \frac{y}{L}\right) - \beta xy. \end{cases}$$

Con estas ecuaciones, la situación no difiere demasiado del modelo de competición estudiado en el capítulo anterior: en función de la posición relativa de las curvas $F(x, y) = 0$ y $G(x, y) = 0$ obtenemos tres o cuatro puntos de equilibrio. En realidad sólo en este último caso permite, de algún modo, la coexistencia de las dos especies.

Supongamos una situación que establezca la desaparición de la segunda especie (esto es, el $(K, 0)$ es el único punto de equilibrio estable) y que somete a pesca sólo a la primera especie.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) - qEx, \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y). \end{cases}$$

(a) Determina cuáles son los puntos de equilibrio de este nuevo modelo y su situación en el plano de fases (lógicamente la posición que ocupa vendrá determinada por el parámetro E así que señala cuál sería el plano de fases en cada caso).

- (b) ¿En qué valores de E se producen bifurcaciones en el sistema? ¿Eres capaz de hacer un esquema de la dependencia del valor de equilibrio deducido en el apartado (a) del parámetro E ?
- (c) Representa la curva de esfuerzo-beneficio que representa la tasa sostenida de capturas para la especie x . ¿Cómo dependen estas curvas del valor $E = \frac{r}{2q}$?
- (d) ¿Qué conclusiones puedes deducir de todo este desarrollo?
6. ¿Cómo resultaría el ejercicio anterior si consideramos un modelo de competición donde, además, las dos especies son explotadas mediante la pesca?

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) - q_1 E x, \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) - q_2 E y. \end{cases}$$

¿Cómo serían, en este caso, las curvas de esfuerzo-beneficio?

Capítulo 7

Aspectos relacionados con la difusión

Hasta ahora nos hemos dedicado a modelar situaciones que, bien por sus características propias, bien por las simplificaciones que hemos realizado, vienen descritas por ecuaciones diferenciales ordinarias, esto es, las variables involucradas se expresan en función de una única variable independiente (usualmente, el tiempo). Fundamentalmente nos hemos centrado en el análisis de la dinámica de poblaciones en muchos de sus muy variados aspectos, considerando, o no, la interacción con otras especies o factores de explotación externa, como la caza o la pesca.

Ahora bien, si nos planteamos no sólo la distribución temporal de una especie sino también su distribución espacial, tenemos que tener en cuenta fenómenos como las migraciones o la difusión. La migración es una situación habitual de muchas especies de pájaros, mamíferos, mariposas o peces y, aunque puedan presumirse en ellas algunos elementos de carácter aleatorio, parece razonable suponer que puede ser descrito en su totalidad por elementos deterministas. La difusión, en cambio, consiste en el movimiento aparentemente sin rumbo fijo, no dirigido, de una especie animal en un habitat determinado, no demasiado amplia, si situamos en el instante inicial a todos los individuos en una posición concreta.

De este modo, las variables involucradas no dependen tan sólo del instante de tiempo considerado sino también de la posición que ocupa. Otra posibilidad que se nos puede plantear es considerar modelos para una población con estructura de edades, donde la densidad de población dependerá, en este caso, de dos variables de carácter temporal: una asociada al grupo de edad y otra que se refiere al paso del tiempo dentro de ese intervalo.

Las ecuaciones en derivadas parciales son la *representación natural* de multitud de fenómenos físicos, biológicos, químicos, de mecánica de fluidos... No obstante su resolución no es, en la mayoría de los casos, fácil de plantear. Normalmente llegan a ser problemas que llevan detrás aspectos matemáticos bas-

tante complejos. A pesar de las dificultades que se insinúan, incluimos aquí, a título introductorio, la deducción de la ecuación de difusión, también llamada ecuación del calor, y su aplicación a la resolución de problemas de dinámica de poblaciones.

7.1 Ecuación de difusión unidimensional

Cuando analizamos conjuntos de partículas, por ejemplo, grupos de células, tejidos corporales, cultivos bacterianos, concentraciones de los diversos reactivos que intervienen en una reacción o poblaciones de animales que viven en un habitat determinado, observamos como cada partícula de las que forman el conjunto se mueve de una forma “aleatoria” (esto es, el movimiento de cada partícula admite varios grados de libertad con independencia de que presente cierta predisposición a moverse en una u otra dirección). Muchas veces, este movimiento microscópico irregular se traduce en un amplio movimiento de todo el grupo: cuando esto ocurre, se considera el proceso como un fenómeno de difusión. Analizar el comportamiento global a partir del conocimiento local de cada una de las partículas es algo difícil de plantear ya que, en principio, parece que se plantean varias posibles estrategias para comenzar a resolver el problema. Analizaremos pues este caso, bien a partir de la función de densidad asociada a la probabilidad de determinadas variables aleatorias, bien en términos de la concentración de población, utilizando razonamientos *habituales* en Mecánica de Fluidos para llegar a deducir una ecuación en derivadas parciales que nos describa el modelo de forma determinista.

7.1.1 Difusión y caminos aleatorios

Si consideramos estos movimientos de la población como resultado de movimientos aleatorios, comencemos estudiando los “caminos” que rigen estos procesos de difusión.

Para simplificar, consideramos el caso unidimensional en el que una partícula se mueve sobre una recta, hacia delante y hacia atrás a partir de su posición inicial. El movimiento no está condicionado por ningún tipo de ley, así que la partícula puede saltar hacia cualquiera de las dos direcciones posibles pero, en ningún caso, se le permite permanecer fija en el punto en que se encuentre para dos *golpes* de tiempo sucesivos.

Sea pues Δx el *tamaño del salto* y Δt el paso de tiempo. Situamos en el origen en el comienzo del movimiento y fijamos como positivo el sentido de recorrido hacia la derecha. Después de n pasos de tiempo, la partícula se encontrará en una posición final dentro del intervalo de incertidumbre $[-n\Delta x, n\Delta x]$.

El objetivo final que nos planteamos es determinar la posición de la partícula una vez que ha transcurrido un determinado periodo de tiempo. Comenzamos pues suponiendo las variables espacio y tiempo como variables discretas y calculando la probabilidad de que se encuentre en un lugar concreto en un instante dado, para fijar ideas, queremos calcular la probabilidad de que la partícula se

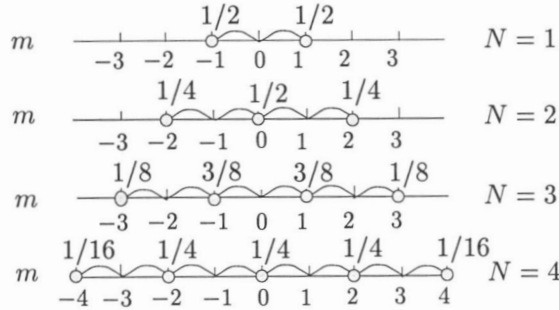


Figura 7.1: Determinación de la ecuación de difusión a partir de caminos probabilísticos. Primeros pasos.

halle m posiciones a la derecha del origen tras n pasos de tiempo. Para considerar la posibilidad de que la partícula alcance lugares situados a la izquierda del origen, permitimos que m tome valores negativos.

Dicha probabilidad irá decreciendo a medida que nos acercamos a los extremos del intervalo, como se observa en el proceso recogido en la figura 7.1 para los cuatro instantes iniciales de tiempo. Para una fórmula general utilizaremos la bien conocida definición laplaciana de probabilidad de que ocurra un suceso concreto, como la razón entre el número de casos favorables y el número de casos posibles. Nos planteamos en consecuencia diferentes estrategias para el cálculo de cada una de estas dos cantidades.

Para alcanzar la posición m , la partícula tiene que dar a pasos a la derecha y b pasos a la izquierda. Estos valores están fijados a partir de m y n .

$$m = a - b, \quad n = a + b \quad \Rightarrow \quad a = \frac{n + m}{2}, \quad b = \frac{n - m}{2}.$$

Comencemos *contando* el número de caminos para alcanzar la posición m tras n pasos de tiempo. Para describirlos iremos construyendo cadenas de letras utilizando la D para indicar un salto a la derecha y la L si se produce un salto a la izquierda. Cada una de las cadenas estará compuesta por n letras, donde la D se repite a veces y la L se repite L veces. La ruta $DDDIID$, por ejemplo, nos dice que la partícula saltó tres veces a la derecha, dos a la izquierda para volver finalmente hacia la derecha. Este camino aparece descrito en la figura 7.2, aunque observamos también que hay otras posibilidades. De este modo, el número de caminos diferentes para acabar en la posición m -ésima, queda fijado por completo a partir del número de saltos a la derecha, por fijar un criterio, y se pueden contar como las combinaciones de n elementos tomados de a en a , esto es, todas las formas que encontramos para colocar a D en una cadena de n letras.

$$C_n^a = \binom{n}{a} = \frac{n!}{a!(n-a)!} = \frac{n!}{a!b!}.$$

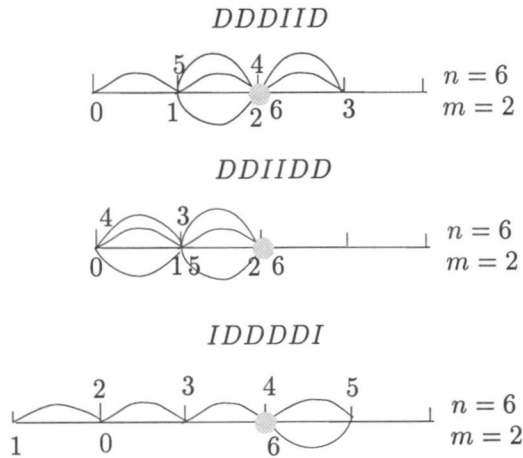


Figura 7.2: Algunos de los posibles caminos que permiten alcanzar la posición $m = 2$ en seis pasos de tiempo.

El número total de casos posibles se ve determinado fácilmente, con la notación anterior, como todas las cadenas diferentes que se pueden formar con las letras L y D . Se trata entonces de variaciones, con repetición, de dos elementos en grupos de n , esto es, de 2^n casos diferentes.

Como resumen de todo lo anterior, podemos afirmar que la probabilidad de que una partícula, situada inicialmente en el origen, ocupe la posición m tras n saltos (o pasos de tiempo) resulta

$$P(m, n) = \frac{1}{2^n} \frac{n!}{a!b!}, \quad a = \frac{n+m}{2}, \quad b = \frac{n-m}{2} \quad (7.1)$$

para $n+m$ par¹.

Nótese que si sumamos todas las probabilidades asociadas a todos los casos posibles para un determinado instante de tiempo fijo, obtenemos la expresión

$$\sum_{m=-n}^n P(m, n) = \sum_{a=0}^n C_n^a \left(\frac{1}{2}\right)^{n-a} \left(\frac{1}{2}\right)^a.$$

Ahora bien, recordemos la fórmula que determina el desarrollo del binomio de Newton,

$$(x+y)^n = \sum_{m=-n}^n C_n^a x^{n-a} y^a.$$

¹Si $n+m$ es impar, entonces no está definido el número combinatorio indicado y, por tanto, dicha probabilidad es cero, esto es, es imposible para la partícula alcanzar la posición m en n pasos de tiempo. No se puede alcanzar un lugar par con un número impar de saltos.

Es válido por tanto aplicarla al caso anterior para valores $x = \frac{1}{2}$ e $y = \frac{1}{2}$, con lo que podemos deducir

$$\sum_{m=-n}^n P(m, n) = \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^n = 1.$$

Esto es, para un instante de tiempo fijado, estamos considerando una distribución binomial de probabilidad.

Para valores de m y n grandes es posible expresar (7.1) haciendo uso de la fórmula de Stirling² que nos asegura

$$p! \sim (2\pi p)^{\frac{1}{2}} p^p e^{-p}, \quad p \rightarrow \infty.$$

En este caso, resulta

$$P(m, n) = \left(\frac{2}{\pi n}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{m^2}{2n}}, \quad m \gg 1, \quad n \gg 1, \quad (7.2)$$

es decir, obtenemos la fórmula asociada a una distribución normal de probabilidad.

Ahora bien, si consideramos los sucesos que intervienen en la probabilidad como fenómenos expresados a partir de variables continuas y no discretas, la fórmula anterior no es del todo correcta. La intuición primera para generalizarla sería escribir $x = m\Delta x$ y $t = n\Delta t$, con Δx la tamaño del paso espacial y Δt , el paso temporal, tal y como antes indicábamos. Sustituyendo en (7.2),

$$\begin{aligned} P\left(\frac{x}{\Delta x}, \frac{t}{\Delta t}\right) &= \left(\frac{2\Delta t}{\pi t}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{x^2 \Delta t}{2(\Delta x)^2 t}}, \\ &= \left(\frac{\Delta t}{2\pi t(\Delta x)^2}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{x^2}{2t} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2}} \cdot 2\Delta x. \end{aligned}$$

Y tomando límites en esa expresión cuando tanto los pasos espaciales como temporales tienden a ser cero, obtenemos que $P(x, t)$, la probabilidad de que una partícula se encuentre en el lugar x en el instante t , es nula: resultado cierto para cualquier variable con carácter continuo³.

De hecho, sabemos que el estudio de este tipo de variables se centra, más que en el análisis de su función de probabilidad, en la determinación de una función de densidad $u(x, t)$ ⁴. A partir de ella, y para un instante de tiempo fijado, la probabilidad de que la partícula se encuentre entre dos posiciones determinadas x_0 y x_1 vendrá descrita por una expresión del tipo

$$P(x_0 < x \leq x_1, t) = \int_{x_0}^{x_1} u(x, t) dx.$$

²Véase, por ejemplo, el libro de Apostol [1].

³Véase cualquier curso de Probabilidad.

⁴O de una función de distribución.

Análogamente, podríamos razonar utilizando la variable temporal. Pero, ¿somos capaces de deducir una expresión analítica concreta para la función de densidad asociada a esta distribución de probabilidad?

La estrategia a seguir consiste en basarnos en el caso discreto para Δx y Δt pequeños y tomar límites para $\Delta x \rightarrow 0$ y $\Delta t \rightarrow 0$, calculando con este margen de incertidumbre la probabilidad de que la partícula se encuentre en un entorno de x , alrededor del instante temporal t .

Por tanto,

$$P([x - \Delta x, x + \Delta x], [t - \Delta t, t + \Delta t]) = 4\bar{u}\Delta x\Delta t$$

donde \bar{u} es un valor medio de la función de densidad⁵. Con este artificio, obtendríamos una expresión para el valor de la función de densidad asociada a esta función de probabilidad,

$$u(x, t) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \left(\frac{\Delta t}{2\pi t(\Delta x)^2} \right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{x^2 \Delta t}{2(\Delta x)^2 t}}$$

o bien, si suponemos $\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} \rightarrow D \neq 0$, esa última expresión se convierte en

$$u(x, t) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{P\left(\frac{x}{\Delta x}, \frac{t}{\Delta t}\right)}{2\Delta x} = \left(\frac{1}{4\pi Dt} \right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}},$$

donde D es el coeficiente de difusión o difusividad de las partículas y es una medida de su efectividad a la hora de dispersarse de zonas con alta densidad a otras de densidad menor.

7.1.2 Ecuación de difusión y ley de Fick

Relacionemos este resultado con la ecuación de difusión en un sentido clásico, esto es, a partir de la llamada ley de Fick. Dicha ley afirma que el flujo, J ⁶, de un material es proporcional al gradiente de la concentración del material. En el caso unidimensional, a que nos venimos refiriendo,

$$J = -D \frac{\partial c}{\partial x} = -D \nabla c$$

donde $c(x, t)$ es la concentración de las especies y D es su difusividad. El signo negativo es necesario ya que el flujo siempre va de las zonas de mayor a menor concentración de material mientras que el gradiente apunta hacia donde haya mayor concentración.

⁵Estamos haciendo uso del teorema del valor medio, una de cuyas expresiones resulta

$$\text{Si } f : [a, b] \rightarrow \mathbb{R} \text{ existe } c \in [a, b] \text{ tal que } \int_a^b f(x) dx = f(c)(b - a).$$

⁶Esto es, la cantidad de material que atraviesa una superficie por unidad de superficie y de tiempo.

Otra herramienta que utilizaremos para deducir la ecuación de difusión será una ecuación de conservación general, que afirmará que la variación de la cantidad de material en una región determinada es igual a la variación del flujo a través de la frontera (el que entra menos el que sale) más el material que se crea dentro del recinto. En este caso, nuestra región se reduce a un intervalo y , además, no consideramos que haya creación de material en el interior del intervalo (queremos deducir la ecuación de difusión simple).

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_1} c(x, t) dx = J(x_0, t) - J(x_1, t)$$

Si, sobre esa expresión, tomamos $x_1 = x_0 + \Delta x$ y hacemos $\Delta x \rightarrow 0$, obtenemos la ecuación de difusión clásica unidimensional⁷, siendo D un valor constante.

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &= -\frac{\partial J}{\partial x} = \frac{\partial (D \frac{\partial c}{\partial x})}{\partial x}, \\ \frac{\partial c}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \end{aligned} \quad (7.3)$$

Para estar en condiciones de resolver esa ecuación, necesitamos imponer una serie de condiciones iniciales sobre dicha función concentración. Así, si consideramos una cantidad Q de partículas por unidad de área en $x = 0$ y en el instante inicial, dicha condición se escribiría

$$c(x, 0) = Q\delta(x), \quad (7.4)$$

donde $\delta(x)$ es la delta de Dirac en el origen⁸, significando que para cada función continua g ,

$$\lim_{t \rightarrow 0} \int c(x, t) g(x) dx = Qg(x).$$

⁷La ecuación de difusión es una de esas leyes universales que pueden aplicarse a la resolución de problemas muy diversos. Quizás resulte más conocida por el nombre de ecuación del calor pues modela la distribución de la temperatura en una barra de acero que suponemos unidimensional.

⁸Un estudio de $\delta(x)$ puede realizarse en muchos libros de ecuaciones diferenciales y análisis funcional. De todos modos, no se trata de conceptos sencillos ya que la $\delta(x)$ ni siquiera es una función: puede definirse como límite de funciones muy regulares $f_n(x)$ que son nulas salvo en un determinado entorno del origen y valen n en dicho punto. Como límite, δ puede considerarse como una aplicación que vale cero en todos los puntos excepto en el origen que toma el valor infinito. A efectos físicos está bien definida la idea de integrar dicha aplicación, así como la integral de su producto por cualquier otra función. De hecho, tenemos

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{+\infty} \delta(x) dx &= 1 \\ \int_{-\infty}^{+\infty} g(x) \delta(x) dx &= g(0) \end{aligned}$$

o incluso propiedades aún más extrañas como, por ejemplo, que la delta de Dirac es la derivada de la función de Heavyside (consultar [40] para una primera aproximación, y [6] para un desarrollo completo de la amplia teoría matemática de distribuciones que justifica la introducción de este tipo de conceptos).

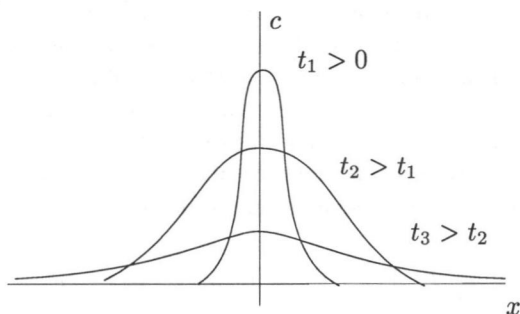


Figura 7.3: Distribución de la función $c(x, t)$ dada por (7.5) para varios instantes de tiempo t sucesivos.

La solución de la ecuación diferencial (7.3) sujeta a la condición inicial (7.4) es ya un resultado clásico y bien estudiado (ver, por ejemplo, [11] de la bibliografía) cuya solución es

$$c(x, t) = \left(\frac{Q}{4\pi Dt} \right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} \quad (7.5)$$

y haciendo $Q = 1$ observamos como la expresión obtenida es exactamente la misma que deducíamos a partir de los caminos aleatorios. La figura 7.3 marca las gráficas de concentración $c(x, t)$ como una función de x para varios instantes de tiempo sucesivos.

Se ve claro, pues, la relación entre la expresión obtenida a partir de los caminos aleatorios y la solución de (7.3) sujeta a (7.4): la solución de la ecuación de difusión ligada a condiciones iniciales de ese tipo se corresponde con la función de densidad asociada a la distribución de probabilidad que se deducía a partir del razonamiento efectuado en la sección anterior—puede consultarse [28] si se desean más detalles⁹.

⁹Si consideramos que la partícula tiene una probabilidad p de saltar a la derecha y q de saltar hacia la izquierda, con $p + q = 1$,

$$P(m, n) = \frac{n!}{a!b!} p^a q^b, \quad a = \frac{n+m}{2}.$$

En este caso, consúltese [33], continuando con el razonamiento que nos permite pasar de una variable discreta a otra continua y si definimos

$$2c = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \lim_{\Delta t \rightarrow 0} (p - q) \frac{\Delta x}{\Delta t}, \quad 2D = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \lim_{\Delta t \rightarrow 0} 4pq \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t},$$

podemos llegar a la llamada ecuación de Fokker-Plank, o ecuación de difusión unidimensional general.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -2c \frac{\partial u}{\partial x} + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

7.2 Difusión y dinámica de poblaciones

7.2.1 Determinación del problema. Frentes de ondas

La ecuación anterior describe el movimiento de una partícula en el caso unidimensional cuando la probabilidad de que “salte” a uno u otro lado es la misma. Este proceso simple se modela a través de una ecuación en derivadas parciales lineal y, por ello, se puede ofrecer esta solución.

La distribución de una población de una determinada especie animal $u(x, t)$, cuyo crecimiento sigue un modelo de tipo logístico, que se dispersa en una región fija es un ejemplo sencillo que introduce términos no lineales en la ecuación que describe la situación.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1-u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (7.6)$$

k y D son ambos parámetros positivos con los significados habituales¹⁰. Expresiones de este tipo se denominan ecuaciones de reacción-difusión. La función de crecimiento absoluto ligada a la especie engloba la no linealidad, el término de reacción, de la ecuación.

Para comenzar el análisis de este modelo es conveniente adimensionalizarla mediante el cambio de variables

$$\begin{aligned} \bar{t} &= kt \\ \bar{x} &= x \left(\frac{k}{D} \right) \end{aligned}$$

y, conservando por simplicidad la notación anterior, (7.6) se transforma en

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1-u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (7.7)$$

Una ecuación en derivadas parciales con esa estructura, podríamos intentar resolverla con el método de separación de variables (que proporciona el resultado apetecido al trabajar con la ecuación de difusión simple) pero la no linealidad que presenta provoca que no sea un procedimiento válido en este caso. De hecho, ni siquiera está claro qué se entiende por solución general de una ecuación en derivadas parciales y este método lo que ofrecería serían soluciones particulares de un tipo determinado.

Desde un punto de vista matemático todas las soluciones tienen la misma relevancia, pero con un razonamiento más ligado a la Física, hay soluciones que tienen más *importancia* que otras, simplemente porque su interpretación es más evidente y fácil de realizar. En estos casos, resultan de utilidad el estudio de las soluciones en *frente de ondas* las cuales, en términos matemáticos, nos son más que soluciones que se ajustan a la expresión

$$u(x, t) = U(z), \quad \text{donde } z = x - ct, \quad c \in \mathbb{R}. \quad (7.8)$$

¹⁰Esta ecuación fue propuesta por Fisher como la versión determinista de un modelo estocástico para la propagación de un gen en una población. También es la generalización natural del modelo de crecimiento logístico, analizado en el capítulo segundo, cuando la dispersión se realiza vía difusión lineal.

El parámetro c se interpreta como la *velocidad de la onda*. Nos reduciremos pues a determinar soluciones de carácter formal que se ajusten a la expresión (7.8). Operando formalmente

$$\begin{aligned}\frac{\partial U}{\partial t} &= \frac{\partial U}{\partial z} \frac{\partial z}{\partial t} = -U'(z)c, \\ \frac{\partial U}{\partial x} &= \frac{\partial U}{\partial z} \frac{\partial z}{\partial x} = U'(z), \\ \frac{\partial^2 U}{\partial x^2} &= U''(z),\end{aligned}$$

y en consecuencia la ecuación (7.7) se reduce a la expresión

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0.$$

¿Ha mejorado la situación que daba origen a nuestro problema?. Al menos si intentamos determinar soluciones en frente de ondas de la ecuación (7.7), limitamos el problema a la resolución de una ecuación diferencial *ordinaria*, aunque no lineal, de segundo orden. No obstante, la no linealidad, sigue impidiéndonos de algún modo el encontrar un método claro de resolución de la ecuación¹¹.

Otra posibilidad, alternativa a la determinación analítica de la solución de esta ecuación, es realizar un nuevo cambio de variables y trabajar con el sistema bidimensional asociado a esta ecuación de segundo orden.

$$\begin{aligned}U' &= V \\ V' &= -cU' - U(1 - U)\end{aligned}\tag{7.9}$$

De hecho, (7.9) es un sistema de carácter autónomo, lo cual significa que podríamos plantearnos abordar un análisis cualitativo de las soluciones a partir de los puntos de equilibrio que aparezcan asociados y la estabilidad o inestabilidad que presenten.

7.2.2 Soluciones estacionarias y estabilidad

Sean pues

$$\begin{aligned}F(U, V) &= V \\ G(U, V) &= -cV - U(1 - U)\end{aligned}$$

las componentes del campo vectorial, o flujo, asociado al sistema. Las órbitas que corresponden a puntos de velocidad nula resultan ser $(0, 0)$ y el $(1, 0)$. Para clasificarlos hemos de analizar los autovalores de la matriz jacobiana (como aplicación del teorema 1.7.1) particularizada en cada uno de dichos puntos.

¹¹En realidad, sólo sabemos encontrar una expresión implícita de U para determinadas condiciones iniciales: tendría que conocer, dado z_0 , un dato inicial (x_0, t_0) ,

$$\begin{aligned}U(z_0) &= U_0 \\ U'(z_0) &= U_1\end{aligned}$$

e intentar un cambio de variables tipo Bernouilli $Z = U^{-1}$.

$$J(U, V) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 + 2U & -c \end{pmatrix}$$

Para analizar el comportamiento de las órbitas en un entorno del origen estudiamos la correspondiente al sistema linealizado alrededor de dicho punto.

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -c \end{pmatrix}$$

En ese caso, los autovalores de la matriz resultan ser las raíces de la ecuación de segundo grado

$$\lambda^2 + c\lambda + 1 = 0$$

esto es,

$$\lambda = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4}}{2}.$$

Sabemos que el teorema 1.7.1 es aplicable cuando estos valores tienen parte real no nula. De este modo, para el caso $c = 0$ la linealización alrededor del origen no ofrecería ninguna información sobre el comportamiento de las órbitas en el sistema original. No tiene importancia, pues esta situación correspondería a una onda de velocidad nula.

Con los datos de que disponemos, podemos asegurar que el origen es un punto de equilibrio estable ya que la matriz tiene traza negativa y determinante positivo. Además, a partir de la clasificación de los puntos de equilibrio ofrecida en el capítulo primero, sabemos que si $c \geq 2$, el origen es un foco de carácter estable, mientras que si $c < 2$ resulta una espiral también estable.

Para estudiar el comportamiento de las órbitas alrededor del punto $(1, 0)$, estudiamos la correspondiente matriz jacobiana que resulta

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -c \end{pmatrix}.$$

Por tanto, dicho punto tiene carácter inestable puesto que el determinante tiene siempre signo negativo. En concreto, podemos asegurar que es un punto de silla.

La figura 7.4 esboza algunas órbitas en el plano de fases a partir del análisis que acabamos de realizar cuando $c \geq 2$. Recordemos que los puntos de silla se caracterizan por la presencia de cuatro órbitas que tienen un carácter especial: dos que *entran* en el punto y otras dos que *salen* de él.

En este caso, una de las que se aleja del punto $(1, 0)$ tiende a aproximarse después de cierto tiempo al origen cayendo dentro de su campo de atracción. Esta órbita, verifica las siguientes condiciones:

- La componente U satisface que

$$\begin{aligned} U(-\infty) &= 1, \\ U(+\infty) &= 0. \end{aligned}$$

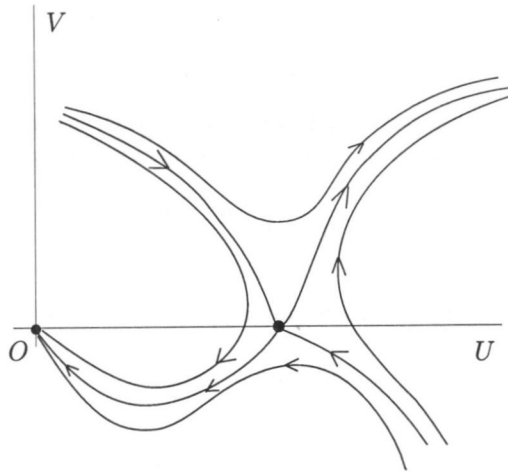


Figura 7.4: Algunas órbitas correspondientes a soluciones en frente de ondas para la ecuación (7.9).

- Es monótona pues $U' = V$ y $V < 0$, así que $U(z)$ es una función decreciente mientras que su derivada, o lo que es lo mismo $V(z)$ no lo es, por el contrario primero decrece y después crece.

La trayectoria ligada a esta órbita recibe el nombre de *trayectoria heteroclina*¹². A partir de estas órbitas especiales podemos construir las demás que aparecen en la figura 7.4.

Si $c < 2$, el origen se comporta como una espiral estable: las órbitas dan vueltas en torno a él. Ahora bien, esas trayectorias (perfectamente válidas desde el punto de vista matemático) carecen de sentido físico ya que existirían valores de z para los que la función $U(z) < 0$, y, a pesar del cambio de variables, esta función de alguna forma continúa representando una densidad determinada de individuos, pero resultan valores negativos. Carecen, pues, de interés.

Veamos la gráfica de la función $u(x, t)$ que correspondería a la trayectoria heteroclina.

La figura 7.5 representa la función $U(z)$ a partir de las propiedades estudiadas en la sección anterior. Ahora bien, las variables z , x y t se relacionan a partir de la expresión $z = x - ct$. Sobre cada una de esas rectas, que reciben el nombre de rectas características, la función $u(x, t)$ mantiene un valor constante. De esta forma obtenemos la gráfica recogida en la figura (7.6). Nótese que si fijamos un punto del eje x , se observa cómo a medida que pasa el tiempo la oscilación va haciéndose cada vez mayor (como una ola que viene: el frente de ondas).

¹²La órbita asociada a los dos puntos fijos.

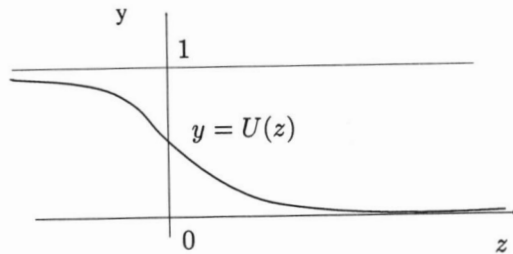


Figura 7.5: Gráfica de la función $U(z)$, solución en frente de ondas de la ecuación de Fisher.

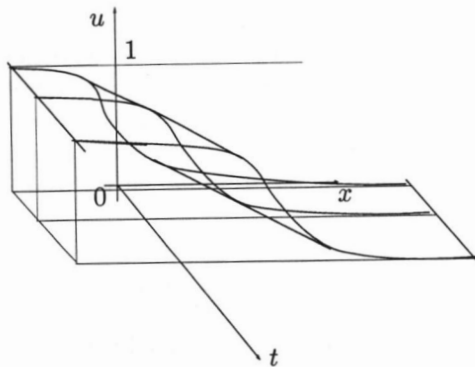


Figura 7.6: Gráfica de la función $u(x,t)$, solución en frente de ondas de la ecuación de Fisher.

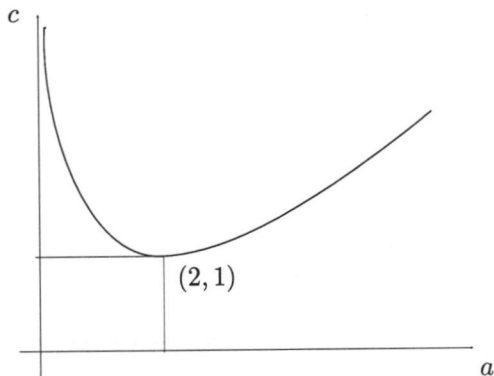


Figura 7.7: Relación de dispersión.

7.2.3 Conclusiones finales

Pero a la hora de obtener soluciones que corresponden a frentes de ondas, nos hemos olvidado por completo de cuáles son las condiciones iniciales que hemos de establecer para que dichas soluciones estén bien definidas. Este problema, inmediato en apariencia, no es nada fácil.

Existen ciertas condiciones, condiciones de Kolgomorov¹³, que nos garantizan la existencia de una solución con $c = 2$. ¿Y para conseguir un frente de ondas de velocidad superior o inferior a ese valor?. El problema, pese a lo que pueda parecer no está resuelto. Se cree, por ejemplo, que si la función $u(x, 0)$ decrece y se puede acotar por una función de tipo exponencial e^{ax} , entonces la ecuación diferencial admite soluciones en frente de ondas con una velocidad c que depende del valor de a . Este razonamiento se basa en métodos de carácter asintótico que comparan la solución de la ecuación original con las soluciones de la ecuación lineal despreciando el término en u^2 ya que, para tiempos muy grandes, $u^2 \ll u$.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u.$$

Para esta ecuación, ensayamos soluciones del tipo $u = Ae^{-a(x-ct)}$ y obtenemos la llamada *relación de dispersión*

$$c = a + \frac{1}{a},$$

¹³Basta exigir como condición inicial que

$$u(x, 0) = \begin{cases} 1 & \text{si } 0 < x < a \\ f(x) \in \mathcal{C}(\mathbb{R}^+) & \text{si } a < x < b \\ 0 & \text{si } x > b \end{cases}$$

para asegurar la existencia de soluciones en frente de ondas con velocidad exactamente 2

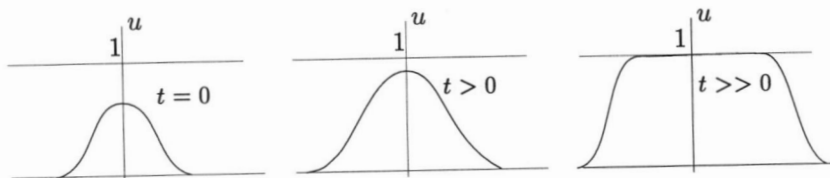


Figura 7.8: Desarrollo de una solución en frente de ondas de la ecuación de Fisher.

curva que aparece representada en la figura (7.7). O sea, con razonamientos así se puede probar la existencia de solución en frente de ondas para velocidades $c > 2$. Se trata ahora de razonar hasta que punto se relacionan las soluciones de esta ecuación linealizada con las de la ecuación no lineal.

Para terminar este estudio sólo indicar que la ecuación de Fisher (7.6) no varía si consideramos $-x$ en lugar de x , así que aparece también una solución en frente de ondas que corresponde a la forma $u(x, t) = U(x + ct)$ que verifica ahora que

$$\begin{aligned} U(-\infty) &= 0 \\ U(\infty) &= 1 \end{aligned}$$

De esta forma, si resolvemos la ecuación (7.7) para una condición inicial $u(x, 0)$ que vale cero fuera de un dominio finito como el que aparece en la figura (7.8), la solución $u(x, t)$ se desarrolla en dos frentes, uno moviéndose hacia la derecha y otro hacia la izquierda, ambos con una velocidad $c = 2$.

7.3 Ejercicios

1. Considera la ecuación de reacción-difusión adimensionalizada

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u^2(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

(a) Obtén una ecuación diferencial ordinaria para una solución en frente de ondas de la forma $u(x, t) = U(z)$ con $z = x - ct$ donde c es la velocidad de la onda.

(b) ¿Puedes plantear un estudio de estas ecuaciones en el plano de fases?,

2. Si los depredadores y las presas están distribuidas en un determinado espacio, es obvio que, además de las variaciones temporales, las presas se moverán para evitar a los depredadores y los depredadores lo harán para intentar capturarlas. Para simplificar la situación podemos considerar sólo el problema unidimensio-

nal. Aparecen entonces las ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{\partial U}{\partial t} = AU \left(1 - \frac{U}{K}\right) - BUUV + D_1 \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial V}{\partial t} = CUV - DV + D_2 \frac{\partial^2 V}{\partial x^2}. \end{cases}$$

donde U es la presa, V es el depredador, A , B , C , D y K son los coeficientes asociados a la interacción temporal de las especies y D_1 , D_2 los coeficientes de difusión.

(a) Justifica que el cambio de variables

$$u = \frac{U}{K}, \quad v = \frac{BV}{A}, \quad t^* = At, \quad x^* = x \left(\frac{A}{D_2}\right)^{\frac{1}{2}},$$

$$D = \frac{D_1}{D_2}, \quad a = \frac{CK}{A}, \quad b = \frac{D}{CK},$$

adimensionaliza las ecuaciones y las transforma en

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t^*} = u(1 - u - v) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t^*} = av(u - b) + \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \end{cases}$$

(b) Buscamos soluciones en frente de ondas de esas ecuaciones de la forma

$$u(x, t) = U(z), \quad v(x, t) = V(z), \quad z = x + ct.$$

Encuentra el sistema de ecuaciones diferenciales que aparece asociado a estas soluciones.

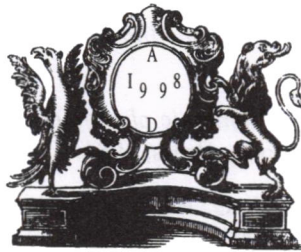
- (c) El análisis de este sistema tendríamos que realizarlo en un espacio de fases de dimensión cuatro, así que consideraremos la situación especial en la que el coeficiente de difusión de las presas sea mucho más pequeña que el de los depredadores, $D = 0$. Encuentra, en este caso, el sistema tridimensional de ecuaciones de primer orden que describen esta condición.
- (d) Determina los puntos de equilibrio de este sistema y su estabilidad, si es posible.
- (e) ¿Es fácil hacer un diagrama del comportamiento de las órbitas alrededor de los puntos de equilibrio?

Referencias

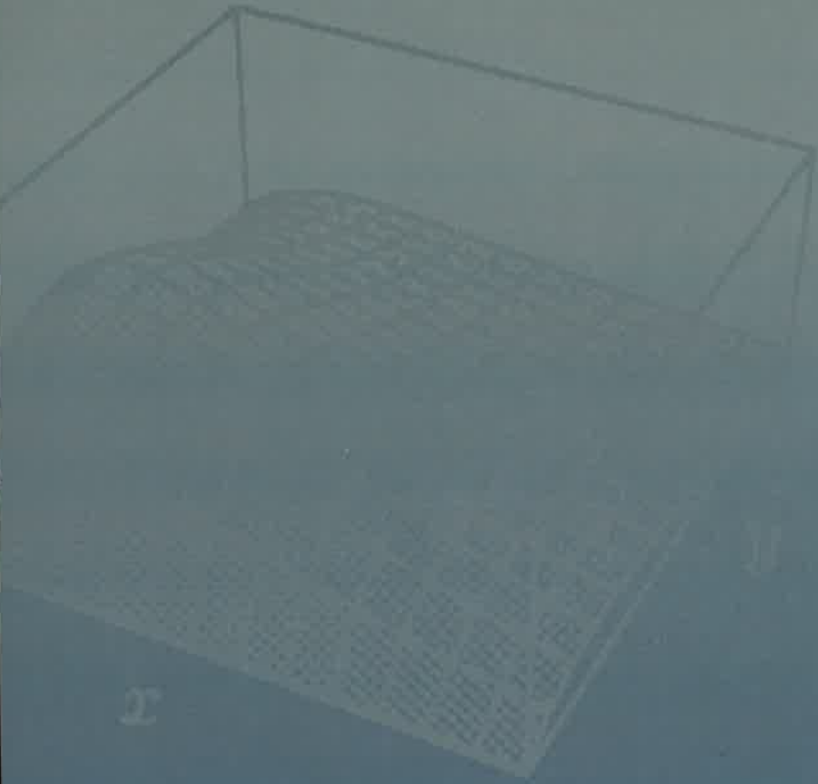
- [1] APOSTOL, T. M. *Análisis Matemático, segunda edición*. Editorial Reverté, S. A., 1989.
- [2] AMANN, H. *Ordinary differential equations: An introduction to nonlinear analysis*. Walter de Gruyter, 1990.
- [3] ARROWSMITH, D. K.-PLACE, C. M. *Dynamical systems. Differential equations, maps and chaotic behaviour*. Chapman & Hall Mathematics, 1992.
- [4] BENÍTEZ TRUJILLO, F. *Álgebra lineal*. Editorial Autor, 1992.
- [5] BEVERTON, R. J. H.-HOLT, S. J. *On the dynamics of exploited fish populations*. Fisheries Investigations Series 2(19). London: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- [6] BREZIS, H. *Analyse fonctionnelle: Théorie et applications*. Masson, Paris, 1983.
- [7] BORRELLI, R. L.-COLEMAN, C.-BOYCE, W. E. *Differential equations laboratory workbook*. John Wiley & Sons, Inc., 1992.
- [8] BRAUN, M. *Differential equations and their applications, fourth edition*. Springer-Verlag, 1993.
- [9] BROCK, V. E.-RIFFENBURGH, R. H. *Fish schooling: a possible factor in reducing predation*. Journal du Conseil International pour l'exploration de la mer 25, 307-317. 1963.
- [10] CLARK, C. W. *Mathematical bioeconomics: the optimal management of renewable resources, second edition*. Wiley Interscience, 1990.
- [11] CRANK, J. *The mathematics of diffusion*. Clarendon Press, Oxford, 1975.
- [12] CODDINGTON, E.-LEVINSON, N. *Theory of ordinary differential equations*. McGraw-Hill; New York, 1955.
- [13] CUNNINGHAM, S.-DUNN, M. R.-WHITMARSH, D. *Fisheries economics: an introduction*. Mansell- St. Martin's Press, 1985.

- [14] DIEUDONNÉ, J. *Fundamentos de análisis moderno*. Reverté, Barcelona, 1966.
- [15] DOUCET, P.-SLOEP, P. *Mathematical modeling in life sciences*. Ellis Hordwood, 1992.
- [16] GLEICK, J. *Caos*. Seix Barral, Barcelona, 1986.
- [17] HALE, J.-KOÇAK, H. *Dynamics and bifurcations*. Springer-Verlag, 1991.
- [18] HARTMAN, P. *Ordinary differential equations*. Wiley, New York, 1964.
- [19] HIRSCH, M.-SMALE, S. *Ecuaciones diferenciales, sistemas diferenciales y álgebra lineal*. Alianza Universidad Textos, 1983. Traducción del original publicado por Academic Press, New York, 1974.
- [20] HOFBAUER, J.-SIGMUND, K. *The theory of evolution and dynamical systems*. Cambridge University Press, 1988.
- [21] KRASNOV, M.-KISELIOV, A.-MAKARENKO, G-SHIKIN, E. *Curso de matemáticas superiores para ingenieros: tomos 1 y 2*. Editorial Mir Moscú, 1990.
- [22] LOOSS, G.-JOSEPH, D. *Elementary stability and bifurcation theory*. Springer-Verlag, 1980. Second edition, 1990
- [23] LORENZ, E. N. *Deterministic nonperiodic flow*. Journal of atmosphere science, 20, 130,1963.
- [24] LUDWIG, D.-JONES, D. D.-HOLLING, C. S. *Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest*. Journal of Animals and Ecology, 47, 315-332, 1978.
- [25] MACDONALD, P. D. *Analysis of length-frequency distributions*. Age and growth of fish, 371-384.Iowa State University Press, 1987.
- [26] MCCOUGHAN D. A. *Growth in length of Pacific halibut*. Age and growth of fish, 507-514.Iowa State University Press, 1987.
- [27] MOREAU, J. *Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments*.Age and growth of fish, 81-113. Iowa State University Press, 1987.
- [28] MURRAY, J. D. *Mathematical biology*. Springer-Verlag, 1989.
- [29] NAGLE, R. K.-SAFF, E. B. *Fundamentos de ecuaciones diferenciales, segunda edición*. Addison-Wesley Iberoamericana, 1992.
- [30] MARSDEN, J.-MCCRACKEN, M. *Hopf bifurcation and its applications*. Applied Mathematical Sciences, 19. Springer-Verlag. New York, 1976.

- [31] MAY, R. M. *Theoretical Ecology: principles and applications*. Blackwell Scientific Publications, 1976.
- [32] PAULY, D. *Application of information on age and growth of fish to fishery management*. Age and growth of fish, 495-502. Iowa State University Press, 1987.
- [33] PIELOU, E. C. *Mathematical ecology*. Wiley Interscience, 1977.
- [34] ROMERO, J. L. *Introducción al caos*. Revista Epsilon, S.A.E.M. Thales, 28, vol. 10(1), 1994.
- [35] SCUDO, F. M. *Vito Volterra and theoretical ecology*. Theoretical Population Biology, 2, 1-23. 1971.
- [36] SEGEL, L. A. *Modeling dynamic phenomena in molecular and cellular biology*. Cambridge University Press, 1984.
- [37] SPARRE, P.-VENEMA, S. C. *Introduction to tropical fish stock assessment, Part I- Manual*. FAO, 1992.
- [38] VOLTERRA, V. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris, 1931.
- [39] WIGGINS S. *Introduction to applied nonlinear dynamical and chaos*. Springer-Verlag, 1990.
- [40] ZILL, D. G. *Ecuaciones diferenciales con aplicaciones, segunda edición*. Grupo editorial Iberoamericana, 1988.



*Se terminó de componer este libro
en los talleres de Repeto,
impresores en Cádiz,
el día 6 de Octubre,
festividad de Bruno, santo
restaurador de la vida solitaria
en Occidente, admiración del
orbe cristiano y fundador de una de
las mas ilustres religiones de la Iglesia de Dios.*



SERVICIO DE PUBLICACIONES
UNIVERSIDAD DE CATÍZ

ISBN 84-7786-516-7



9 788477 865162