

Alguna robustez estructural (insospechada) en el modelo histórico de Lotka y Volterra

Some (unsuspected) structural robustness in the historical Lotka-Volterra model

Pedro Russo¹ y Jacques Laforgue²

¹Universidad Nacional Experimental del Magisterio Samuel Robinson, Venezuela

²Universidad de Oriente, Venezuela

RESUMEN. El modelo depredador-presa de Lotka y Volterra cumple un siglo como paradigma pedagógico de la Biomatemática (nacida con él), a pesar de su inestabilidad estructural y los desperfectos del modelado. Este trabajo respeta el enfoque original con ajustes biológicamente sensatos que no pasan de ser perturbaciones locales, los cuales producen soluciones topológicamente equivalentes a las no perturbadas, revelando así un poco de robustez estructural algo inesperada. Se atribuye esta cualidad a los principios básicos introducidos por Lotka y Volterra, ya que una generalización tridimensional basada en estos mismos conceptos demuestra idéntica robustez.

Palabras clave: modelo depredador-presa, inestabilidad estructural, ajuste del modelado.

ABSTRACT. For a century, Lotka-Volterra predator-prey model has been a pedagogical paradigm of Biomathematics (born with it), despite its structural instability and the defects of its modeling. This work respects the original approach with biologically sensible adjustments, that don't go further than being local perturbations, and which produce solutions that are topologically equivalent to the unperturbed ones, so revealing a bit of structural robustness somehow unexpected. This quality is attributed to the basic principles introduced by Lotka and Volterra, since a three-dimensional generalization based on these same concepts shows identical robustness.

Key words: predator-prey model, structural instability, modeling adjustment.

2020 AMS Mathematics Subject Classification. Primary 92D25; Secondary 34C25; Third 34C60.

1. Introducción

Este artículo tiene como propósito divulgar lo obtenido en la tesis del primer autor (Russo [9]). Trata de *Dinámica de Poblaciones* (Hillion [4]), área de la Ecología Matemática que estudia la evolución del tamaño de las poblaciones biológicas (seres humanos, animales, plantas, microorganismos u otras) mediante modelos biomatemáticos que toman en cuenta su *aptitud biológica* (capacidad de reproducirse) y las interacciones dentro del ecosistema compartido.

El primer modelo de esta clase, ideado para representar la coexistencia de dos especies biológicas cuando una de ellas se caracteriza por comportarse como *depredadora* de la otra con papel de *presa*, fue el construido y analizado al principio de los años veinte del siglo pasado en Estados Unidos por Alfredo Lotka [6] (el fundador de la Biología Matemática, según Iannelli y Pugliese [5]; Bacaër [2], en su Historia Corta de la misma, le dedica dos capítulos) y también, de manera independiente en la misma época, en Italia por el matemático Vito Volterra [10] (reconocido por la ecuación integral que lleva su nombre, entre otros logros).

En la actualidad, una proporción importante de los libros de Ecuaciones Diferenciales Elementales, de Introducción a la Biología Matemática y de Iniciación al Modelado, incluye una presentación de este modelo famoso. Si bien esto se entiende por su valor histórico y pedagógico, resulta un poco paradójico en la medida de que estas descripciones detalladas usualmente terminan objetando tajantemente su validez ecológica por dos razones serias.

Por una parte, las hipótesis sobre las cuales está basado el modelo son muy crudas ya que no están incorporadas ciertas características reales relevantes, tanto del proceso de crecimiento poblacional como del mecanismo de depredación; por ejemplo, efectos de inflexión y de saturación.

Por otra parte, para que unas ecuaciones diferenciales puedan utilizarse para modelar un fenómeno físico, deben tener como sistema dinámico la propiedad matemática de *estabilidad estructural*, la cual corresponde a garantizar que modificaciones mínimas de los datos, de los parámetros o de la constitución misma del problema no resulten en respuestas cualitativamente diferentes. Como todas las soluciones del sistema de Lotka y Volterra son periódicas (la sección 2, a continuación, describe el modelo y demuestra esto), el sistema diferencial es *estructuralmente inestable* ya que modificaciones mínimas pueden drásticamente eliminar esta periodicidad generalizada.

Es cierto que, en la realidad, dos especies en relación depredador-presa tienen comúnmente una evolución aproximadamente periódica; sin embargo, las características de las oscilaciones, tales como sus amplitudes y períodos, dependen en general solamente de las especies consideradas y del ecosistema particular, sin ser afectadas por tamaños “iniciales” de las poblaciones. Matemáticamente, se espera que el modelo admita en el plano de fases un *ciclo límite estable* o *semiestable*, que corresponde a una solución periódica, pero es aislado de otros ciclos y atrae todas las soluciones cercanas por lo menos de uno de sus dos lados (interior o exterior). Por el contrario, las soluciones del modelo de Lotka

y Volterra dan un continuo de ciclos, lo que las hace no atractivas, hablándose de *estabilidad neutral* (negación, si se quiere, de la *estabilidad asintótica*); cualquier amplitud de oscilaciones y cualquier período son posibles dependiendo de las condiciones iniciales.

Existe ahora una literatura científica abundante en la cual se introducen y estudian sistemas depredador-presa donde al modelo de Lotka y Volterra se le agregan algunas características realistas y posiblemente sofisticadas del proceso de crecimiento y del mecanismo de depredación, resultando en soluciones de comportamientos variados en el marco de un mismo modelo, pudiendo ser alguna periódica, pero en forma aislada y atractiva, como deseado.

Este trabajo, al contrario de tales modificaciones radicales, aplica simplemente *perturbaciones* diseñadas para conciliar dos objetivos: por una parte, debilitar la crudeza de las hipótesis biológico-matemáticas modeladas, y por otra parte, limitar localmente el alcance de lo perturbado y mantener las simetrías inherentes al sistema, con el anhelo de conseguir robustez estructural. En una variedad de situaciones, estudiadas en la sección 3, se demuestra que el modelo perturbado sigue teniendo todas sus soluciones periódicas, bien sea globalmente, bien sea en un dominio importante alrededor del estado estacionario. El hallazgo de esta robustez, por lo tanto, edulcora (modestamente) la imagen de la inestabilidad estructural del modelo de Lotka y Volterra.

Para confirmar este resultado, se analiza en la sección 4 un sistema tridimensional que obedece estrictamente a los planteamientos del modelo bidimensional histórico, donde un nutriente, una presa y un omnívoro tienen algunas relaciones depredador-presa entre sí. Al aplicársele en la sección 5 la misma clase de perturbaciones locales, se evidencia nuevamente robustez estructural en varias situaciones.

2. El modelo

Viene dado por dos ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales acopladas:

$$\frac{dX}{dT} = -AXY + BX, \quad \frac{dY}{dT} = C_x^x AXY - DY, \quad (1)$$

donde la primera incógnita $X = X(T)$ es el número de presas (quizás por unidad de superficie) en el instante T , la segunda incógnita $Y = Y(T)$ es el número análogo de depredadores y los cuatro coeficientes A , B , C_x^x y D son constantes positivas.

En (1), se asume que la depredación depende llanamente de la probabilidad de encuentro entre una presa y un depredador, la cual es proporcional al total X de presas y al total Y de depredadores presentes en el ecosistema, si se suponen homogéneas las distribuciones espaciales de las dos especies. Luego, en un intervalo de tiempo ΔT pequeño, la pequeña variación ΔX de la población de presas, debida a la depredación, es *negativa* (eliminación de algunas presas) y se expresa usando el producto $X(T)Y(T)\Delta T$, con un factor de proporcionalidad constante, denotado por $A > 0$.

Se supone entonces que el efecto benéfico de la depredación sobre la dinámica poblacional del depredador es instantáneo, lo cual es solamente una aproximación a la realidad; obviamente existe un retardo, pero su incorporación en el modelo eliminaría el carácter

de ecuación diferencial ordinaria y la relativa sencillez correspondiente. Se asume que el número de presas depredadas resulta en un incremento *proporcional* de la cantidad de depredadores. Luego, en un intervalo de tiempo ΔT pequeño, la pequeña variación ΔY del total de depredadores, debida a la depredación, es *positiva* (nacimiento de nuevos depredadores) y se expresa usando $|\Delta X| = AX(T)Y(T)\Delta T$, con un factor constante de *conversión* de presas en depredadores, denotado por $C_X^Y > 0$.

También se supone que la presa, en ausencia de depredadores, tiene propensión *mal-tusiana* a crecer; es decir, los nacimientos superan a las muertes y la tasa relativa de crecimiento $(dX/dT)/X|_{Y=0}$ se asume positiva y constante, aquí denotada por B (en inglés, inicial de *birth rate*).

Por el contrario, se supone que el depredador depende crucialmente de la depredación para su sobrevivencia y desarrollo y que, en ausencia de presas, tiene propensión “antimaltusiana” a *decrecer*; es decir, las muertes superan a los nacimientos y la tasa relativa de crecimiento $(dY/dT)/Y|_{X=0}$ se asume negativa y constante, aquí denotada por $-D$ (en inglés, inicial de *death rate*).

El modelo (1) se puede expresar en la forma equivalente

$$\frac{dX}{dT} = A(Y^* - Y)X, \quad \frac{dY}{dT} = C_X^Y A(X - X^*)Y, \quad (2)$$

donde $X^* \stackrel{\text{def}}{=} D/(C_X^Y A)$ e $Y^* \stackrel{\text{def}}{=} B/A$ son las coordenadas del único punto de equilibrio en el interior del primer cuadrante del plano cartesiano $\mathbb{R}^2$ (la región biológicamente significativa, porque las densidades poblacionales X e Y solo tienen sentido como números no negativos).

Ahora, conviene eliminar de (2) las dimensiones físicas, en particular para reducir el número de parámetros. Al definir las variables sin dimensión $x \stackrel{\text{def}}{=} X/X^*$, $y \stackrel{\text{def}}{=} Y/Y^*$ y $t \stackrel{\text{def}}{=} AY^*T$, aparece el parámetro sin dimensión $r \stackrel{\text{def}}{=} C_X^Y X^*/Y^* = D/B$ y resulta el sistema transformado

$$\dot{x} = (1 - y)x, \quad \dot{y} = r(x - 1)y, \quad (3)$$

donde un punto sobre una variable dependiente indicará a partir de ahora derivación respecto del tiempo t sin dimensión. En este trabajo, se adopta la convención de usar letras mayúsculas para las variables (y parámetros) con dimensiones físicas, y letras minúsculas para las sin dimensión.

Es el sistema (3) el que se analizará en adelante. Su matriz jacobiana es

$$j(x, y) = \begin{bmatrix} 1 - y & -x \\ ry & r(x - 1) \end{bmatrix} \quad \text{con } j(0, 0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -r \end{bmatrix} \text{ y } j(1, 1) = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ r & 0 \end{bmatrix}.$$

En el origen, los autovalores $1 > 0$ y $-r < 0$ indican una ensilladura, la cual es consistente con la estabilidad asintótica de $y = 0$ para la población depredadora en ausencia de presas y con la inestabilidad de $x = 0$ para la población presa en ausencia de depredadores. Este resultado (la identificación de una ensilladura para el sistema linealizado) se extiende al sistema no lineal puesto que los autovalores son hiperbólicos.

En el punto de equilibrio interior, los autovalores imaginarios puros $\pm\sqrt{r}i$ indican un centro para el sistema linealizado. En este caso, se sabe que el sistema no lineal (si su lado derecho es analítico; aquí lo es, puesto que es polinomial) es un centro o bien un foco atrayente o repelente (Perko [8]). Es entonces necesario tomar en cuenta los términos no lineales para determinar de qué clase es el punto de equilibrio $(1, 1)$ verdaderamente.

Al enfocar el plano de fases (x, y) (con $x > 0$ e $y > 0$), la eliminación de la variable t en el sistema (3) conduce a la ecuación de variables separadas $(1 - y)dy/y = r(x - 1)dx/x$, cuya integración da $\ln y - y + r(\ln x - x) = \text{constante}$, o equivalentemente (tomando exponenciales) $ye^{-y}x^r e^{-rx} = \text{constante positiva}$. Se estima conveniente multiplicar por la constante e^{1+r} . Introduciendo entonces la función $\mathcal{E} : [0, \infty) \rightarrow [0, 1]$ tal que $\mathcal{E}(x) = xe^{1-x}$ para todo $x \geq 0$, se llega a la siguiente expresión para la conservación de algún nivel ε de energía:

$$\mathcal{E}(y)\mathcal{E}^r(x) = \varepsilon, \quad (4)$$

que para cada constante $\varepsilon \in (0, 1]$ representa una relación $y(x)$ en forma implícita.

La función $\mathcal{E}$, no inyectiva, admite dos restricciones monótonas y por lo tanto biyectivas $\mathcal{E}_- : [0, 1] \rightarrow [0, 1]$ creciente y $\mathcal{E}_+ : [1, \infty) \rightarrow (0, 1]$ decreciente. Sus funciones inversas respectivas (ver la figura 1) facilitarán la expresión de $y(x)$ en forma explícita a trozos, a lo largo de todo el trabajo.

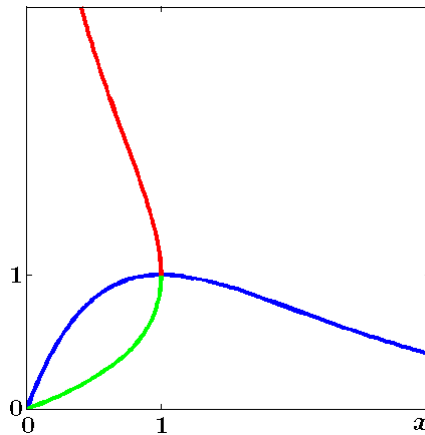


Figura 1. La función $\mathcal{E} : [0, \infty) \rightarrow [0, 1]$ tal que $\mathcal{E}(x) = xe^{1-x}$ (en azul) es estrictamente creciente sobre el intervalo $[0, 1]$, donde admite la inversa $\mathcal{E}_-^{-1} : [0, 1] \rightarrow [0, 1]$ (en verde), y es estrictamente decreciente sobre el intervalo $[1, \infty)$, donde admite la inversa $\mathcal{E}_+^{-1} : (0, 1] \rightarrow [1, \infty)$ (en rojo).

De no tenerse un centro para el sistema no lineal, se tendría un foco. Un foco se distingue por el carácter de espiral de cualquier órbita vecina, lo cual implica que una recta, por ejemplo del tipo $x = \text{constante}$, corta una tal trayectoria en una infinidad de puntos. Aquí, se va a demostrar que esta recta, al contrario, corta en a lo más dos puntos.

Por (4), la energía de la órbita emanada de un punto $(x_0, y_0) \neq (1, 1)$ del primer cuadrante abierto es $\varepsilon_0 \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}(y_0)\mathcal{E}^r(x_0) \in (0, 1)$. Sean entonces las ordenadas particulares $y_{\min} \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_-^{-1}(\varepsilon_0) \in (0, 1)$ e $y_{\max} \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_+^{-1}(\varepsilon_0) \in (1, \infty)$, así como las abscisas particulares $x_{\min} \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_-^{-1}(\sqrt[4]{\varepsilon_0}) \in (0, 1)$ y $x_{\max} \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_+^{-1}(\sqrt[4]{\varepsilon_0}) \in (1, \infty)$ (ver figura 2).

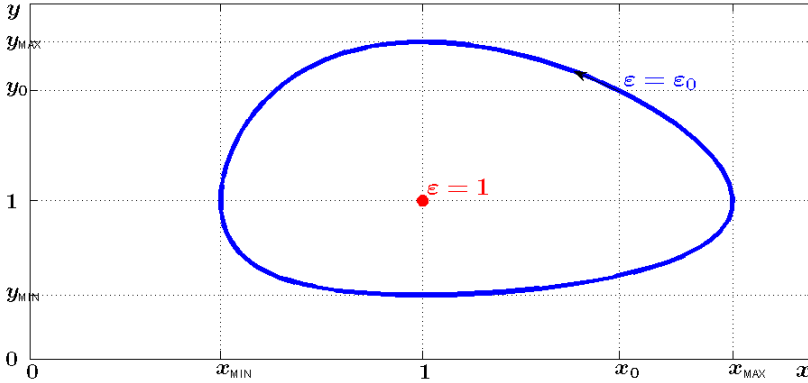


Figura 2. Órbita cerrada en el plano de fases del sistema (3). Fijada una energía $\varepsilon_0 < 1$, existen abscisas extremas $x_{\min} < 1 < x_{\max}$ así como ordenadas extremas $y_{\min} < 1 < y_{\max}$. Se usaron los valores $r = 1,5$, $x_0 = 1,5$ e $y_0 = 1,7$.

Para toda abscisa x en el intervalo $(x_{\min}, x_{\max})$, existen exactamente dos valores de y tales que $\mathcal{E}(y)\mathcal{E}^r(x) = \varepsilon_0$, a saber $y_- \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_-^{-1}(\varepsilon_0/\mathcal{E}^r(x)) \in [y_{\min}, 1)$ e $y_+ \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_+^{-1}(\varepsilon_0/\mathcal{E}^r(x)) \in (1, y_{\max}]$; para $x \in \{x_{\min}, x_{\max}\}$, existe exactamente un valor, a saber $y = 1$; y para $x \in (0, x_{\min}) \cup (x_{\max}, \infty)$, no existe ninguno: esto demuestra que la órbita es cerrada y que la solución correspondiente es periódica. Como el punto (x_0, y_0) es cualquiera, todas las soluciones son periódicas y el punto de reposo $(1, 1)$ es un centro para el sistema no lineal. Así, se ha obtenido el siguiente resultado estructural.

Proposición 1. *El modelo de Lotka y Volterra tiene estabilidad neutral, globalmente en el primer cuadrante abierto del plano de fases.*

3. Ajustes del modelado

Se ajustará el modelo mediante perturbaciones locales (es decir, eventuales).

3.1. Perturbación si la presa abunda

En el modelo de Lotka y Volterra, la tasa relativa de crecimiento de la presa (en ausencia de depredadores) es sencillamente constante. Cuando la presa es abundante, este modelo maltusiano se vuelve irreal, porque implica un crecimiento exponencial sin límite. Por esto, en (2) tiene sentido congelar la tasa absoluta de crecimiento a partir de algún

umbral $\bar{X}$ de abundancia de presas ($\bar{X}$ constante, en particular mayor que X^*); a saber:

$$\left. \frac{dX}{dT} \right|_{Y=0} = \begin{cases} AY^*X & \text{mientras } X(T) \leq \bar{X}, \\ AY^*\bar{X} & \text{mientras } X(T) \geq \bar{X}. \end{cases}$$

Por otra parte, en el modelo de Lotka y Volterra, la depredación es proporcional, en particular, a la densidad de presas puesto que, a mayor efectivo de presas, mayor probabilidad para que un depredador consiga una. Sin embargo, cuando las presas son abundantes, queda bien reducida o eliminada la dificultad para conseguir las y pierde toda relevancia la proporcionalidad anterior. Por esto tiene sentido congelar también en el mecanismo de depredación, la influencia del efectivo de presas a partir del umbral de abundancia. Tomando en cuenta estos dos enfoques que mejoran un poco la adecuación biológica del modelo, resulta el sistema localmente perturbado:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)X, & \frac{dY}{dT} &= C_X^Y A(X - X^*)Y & \text{mientras } X \leq \bar{X}; \\ \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)\bar{X}, & \frac{dY}{dT} &= C_X^Y A(\bar{X} - X^*)Y & \text{mientras } X \geq \bar{X}. \end{aligned}$$

Se eliminan las dimensiones de manera análoga al caso no perturbado. La única novedad es la introducción de la constante sin dimensión $\bar{x} \stackrel{\text{def}}{=} \bar{X}/X^* > 1$ que representa el umbral de abundancia de presas en términos sin dimensión física.

El modelo perturbado sin dimensiones por analizar es entonces

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (1 - y)x, & \dot{y} &= r(x - 1)y & \text{si } x \leq \bar{x}; \\ \dot{x} &= (1 - y)\bar{x}, & \dot{y} &= r(\bar{x} - 1)y & \text{si } x \geq \bar{x}. \end{aligned} \tag{5}$$

En el plano de fases correspondiente, o más bien en su cuarta parte biológicamente significativa, conviene representar la frontera entre la región no perturbada y la perturbada, que es la semirrecta vertical de ecuación $x = \bar{x}$ ($y \geq 0$). Las trayectorias que se mantienen a la izquierda de esta frontera no están afectadas por la perturbación. Interesan ahora las trayectorias que en algún momento entran en la región perturbada. ¿Regresarán a la zona no perturbada? Si regresan, ¿la órbita que tendrán entonces será diferente, o será la misma que tenían antes de salir de la región no perturbada?

Si es diferente, entonces la órbita que resulta de los trozos en la región no perturbada y los trozos en la perturbada, ya no es cerrada y se habrá perdido la periodicidad de la solución.

Si la trayectoria, al reingresar en la región no perturbada, recupera la misma órbita que tenía antes de salir (como en la situación representada en la figura 3, página siguiente), entonces es cerrada y se habrá conservado la periodicidad de la solución.

Para analizar el destino de una trayectoria genérica, se va a considerar en el instante $t = 0$ el punto $(\bar{x}, y_0)$ con $0 < y_0 < 1$, que pertenece a la frontera *en su porción inferior*, y se va a determinar qué sucede a partir de esta condición inicial.

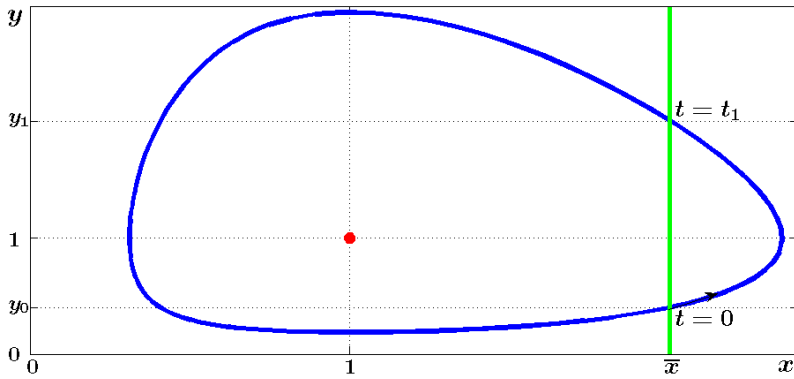


Figura 3. Cuadrante de fases del sistema (5) perturbado cuando abunde la presa. La semi-recta verde $x = \bar{x}$ es frontera entre la zona no perturbada (a la izquierda) y la perturbada (a la derecha). Está representada una órbita que, aun teniendo un trozo perturbado, sigue siendo cerrada. Se usaron los valores $r = 1,8$, $\bar{x} = 2,5$ e $y_0 = 0,4$.

Como $\dot{x}(0) = (1 - y_0)\bar{x} > 0$, efectivamente se entra en la región donde valen las ecuaciones perturbadas. Así, $\dot{y} = r(\bar{x} - 1)y$ implica $y(t) = y_0 e^{r(\bar{x}-1)t}$ para $t \geq 0$ mientras siga $x(t) \geq \bar{x}$. Además, $\dot{x} = (1 - y)\bar{x} = [1 - y_0 e^{r(\bar{x}-1)t}]\bar{x}$ implica $x(t) = \bar{x} + \bar{x}t - \frac{y_0 \bar{x}}{r(\bar{x}-1)}[e^{r(\bar{x}-1)t} - 1]$. Como $y(t)$ crece exponencialmente, en algún momento pasa por $y = 1$, entonces $\dot{x}$ pasa a ser negativa, y $x(t)$ después de haber crecido, pasa a decrecer. Por lo tanto, la trayectoria parece en condiciones de reingresar a la región no perturbada. Esto ocurrirá en algún tiempo $t = t_1$ si en dicho instante se tiene que $x(t)$ toma nuevamente el valor $\bar{x}$. Ahora bien la ecuación $x(t) = \bar{x}$, de incógnita t , equivale a

$$e^{r(\bar{x}-1)t} = 1 + r(\bar{x} - 1)t/y_0, \quad (6)$$

y efectivamente tiene una solución $t_1 > 0$, como se evidencia en la figura 4.

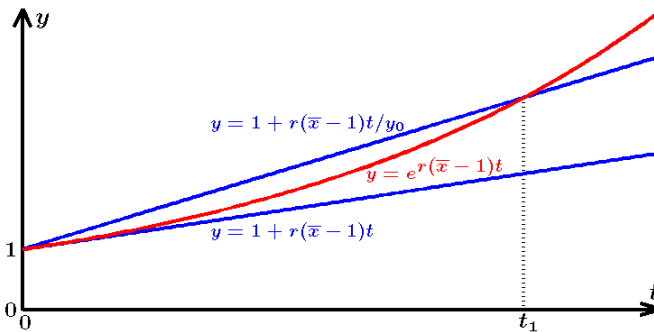


Figura 4. Resolución gráfica de la ecuación (6). Como $y_0 < 1$, la recta $y = 1 + r(\bar{x}-1)t/y_0$ está, a partir de $t = 0$, por encima de la tangente $y = 1 + r(\bar{x} - 1)t$ a la exponencial $y = e^{r(\bar{x}-1)t}$ en $t = 0$; por lo tanto, corta la exponencial convexa.

Así, en el instante $t = t_1$, se tiene $x(t_1) = \bar{x}$ con $\dot{x}(t_1) < 0$, por lo que la trayectoria vuelve a entrar en la región no perturbada. La órbita a continuación corresponde a la energía $\mathcal{E}(y_1)\mathcal{E}^r(\bar{x})$, donde $y_1 \stackrel{\text{def}}{=} y(t_1)$. Se tiene $\mathcal{E}(y_1) = y_1 e^{1-y_1} = y_0 e^{r(\bar{x}-1)t_1} e^{1-y_0 \exp[r(\bar{x}-1)t_1]}$. Como t_1 satisface (6), se sigue $\mathcal{E}(y_1) = y_0 e^{r(\bar{x}-1)t_1} e^{1-y_0 \exp[r(\bar{x}-1)t_1]} = y_0 e^{r(\bar{x}-1)t_1} e^{1-y_0 - r(\bar{x}-1)t_1} = y_0 e^{1-y_0} = \mathcal{E}(y_0)$. Resulta entonces que $\mathcal{E}(y_1)\mathcal{E}^r(\bar{x}) = \mathcal{E}(y_0)\mathcal{E}^r(\bar{x})$: se ha recuperado la misma energía. Esto demuestra que a partir de $t = t_1$, el trozo de trayectoria no perturbada volverá a pasar exactamente por el punto inicial $(\bar{x}, y_0)$ y la órbita aunque localmente perturbada sigue siendo cerrada: las soluciones del modelo perturbado (5) son periódicas y el punto de reposo sigue siendo un centro. El sistema de Lotka y Volterra es estructuralmente robusto respecto de la perturbación local aplicada aquí.

3.2. Perturbación si el depredador abunda

En el modelo de Lotka y Volterra, la tasa absoluta de mortalidad del depredador en ausencia de presa es proporcional a la densidad del depredador. Si hay abundancia de depredadores, el decrecimiento exponencial resultante podría implicar una extinción violenta, prácticamente instantánea. Para mitigar este efecto, en (2) tiene sentido congelar la tasa absoluta de mortalidad a partir de algún umbral $\bar{Y}$ de abundancia de depredadores ($\bar{Y}$ constante, en particular mayor que Y^*); a saber:

$$\left. \frac{dY}{dT} \right|_{X=0} = \begin{cases} -C_X^Y A X^* Y & \text{mientras } Y(T) \leq \bar{Y}, \\ -C_X^Y A X^* \bar{Y} & \text{mientras } Y(T) \geq \bar{Y}. \end{cases}$$

Por otra parte, en el modelo de Lotka y Volterra, la depredación es proporcional, en particular, a la densidad de depredadores, puesto que cada depredador suma su propia agresión para satisfacer su propio consumo. Sin embargo, si los depredadores son abundantes, hay que tomar en cuenta que la disponibilidad de presas es limitada y que a partir de un cierto punto, un aumento en la depredación se vuelve imposible. Por esto tiene sentido congelar también en el mecanismo de depredación, la influencia del efectivo de depredadores a partir del umbral de abundancia. En suma, resulta el modelo localmente perturbado

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)X, & \frac{dY}{dT} &= C_X^Y A(X - X^*)Y & \text{mientras } Y \leq \bar{Y}; \\ \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - \bar{Y})X, & \frac{dY}{dT} &= C_X^Y A(X - X^*)\bar{Y} & \text{mientras } Y \geq \bar{Y}. \end{aligned}$$

Se eliminan las dimensiones de manera análoga al caso no perturbado, introduciendo además la constante sin dimensión $\bar{y} \stackrel{\text{def}}{=} \bar{Y}/Y^* > 1$ que representa el umbral de abundancia de depredadores en términos sin dimensión física.

El modelo perturbado sin dimensiones por analizar es entonces

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (1 - y)x, & \dot{y} &= r(x - 1)y & \text{si } y \leq \bar{y}; \\ \dot{x} &= (1 - \bar{y})x, & \dot{y} &= r(x - 1)\bar{y} & \text{si } y \geq \bar{y}. \end{aligned} \tag{7}$$

En el cuadrante de fases, la frontera entre la región no perturbada y la perturbada es aquí la semirrecta horizontal $y = \bar{y}$ ($x \geq 0$): ver la figura 5.

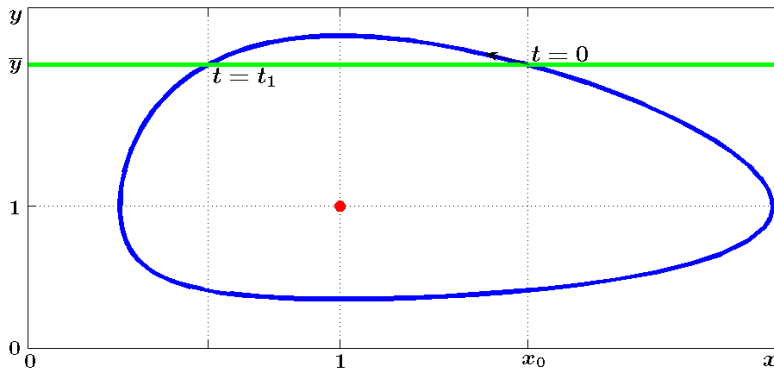


Figura 5. Cuadrante de fases del sistema (7) perturbado cuando abunde el depredador. La semirrecta verde $y = \bar{y}$ es frontera entre la zona no perturbada (abajo) y la perturbada (arriba). Está representada una órbita que, aun teniendo un trozo perturbado, sigue siendo cerrada. Se usaron los valores $r = 0,8$, $\bar{y} = 2$ y $x_0 = 1,6$.

El análisis de una trayectoria genérica que en $t = 0$ franquea dicha frontera por un punto $(x_0, \bar{y})$ con $x_0 > 1$ perteneciente a la porción derecha de la semirrecta, es perfectamente análogo al análisis desarrollado en la subsección 3.1, con idéntico resultado: todas las soluciones son periódicas y el modelo de Lotka y Volterra es estructuralmente robusto respecto de la perturbación local aplicada aquí.

3.3. Perturbación si abunda la presa o el depredador

Las perturbaciones de las dos subsecciones anteriores pueden aplicarse conjuntamente, y resulta el sistema sin dimensión (donde $\bar{x}$ e $\bar{y}$ son números fijos mayores que 1):

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= (1 - y)x, & \dot{y} &= r(x - 1)y & \text{si } x \leq \bar{x} \text{ e } y \leq \bar{y}; \\
 \dot{x} &= (1 - y)\bar{x}, & \dot{y} &= r(\bar{x} - 1)y & \text{si } x \geq \bar{x} \text{ e } y \leq \bar{y}; \\
 \dot{x} &= (1 - \bar{y})x, & \dot{y} &= r(x - 1)\bar{y} & \text{si } x \leq \bar{x} \text{ e } y \geq \bar{y}; \\
 \dot{x} &= (1 - \bar{y})\bar{x}, & \dot{y} &= r(\bar{x} - 1)\bar{y} & \text{si } x \geq \bar{x} \text{ e } y \geq \bar{y}.
 \end{aligned} \tag{8}$$

En el cuadrante de fases, están tres regiones que corresponden a combinaciones diferentes de perturbaciones, según estén actuando solamente las asociadas a abundancia de presas, o bien las dos clases de perturbaciones, o bien solamente las asociadas a abundancia de depredadores; ver la figura 6.

Para entrar en la primera región se considera en $t = 0$ un punto $(\bar{x}, y_0)$ con $0 < y_0 < 1$: esto es la misma situación como en la subsección 3.1; sin embargo, aquí existen dos posibilidades. La trayectoria puede penetrar la segunda región mencionada anteriormente, o puede retornar a la región no perturbada directamente.

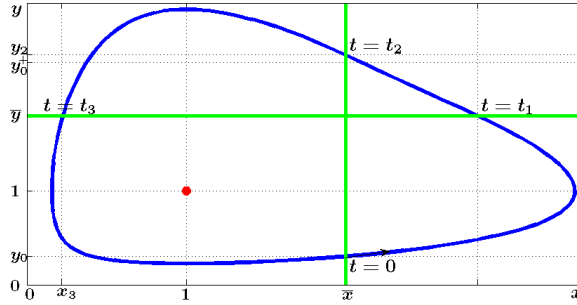


Figura 6. Cuadrante de fases del sistema (8) perturbado cuando abunde la presa y/o el depredador. Las semirrectas $x = \bar{x}$ e $y = \bar{y}$ delimitan la región no perturbada y tres perturbadas. Está representada una órbita cerrada que pasa por las cuatro regiones. Se usaron los valores $r = 0,7$, $\bar{x} = 2$, $\bar{y} = 1,8$ e $y_0 = 0,3$.

Como $0 < y_0 < 1$, existe $y_0^+ > 1$ tal que $\mathcal{E}(y_0^+) = \mathcal{E}(y_0)$. En el caso $\mathcal{E}(y_0) > \mathcal{E}(\bar{y})$, se tiene $\mathcal{E}(y_0^+) > \mathcal{E}(\bar{y})$ en la zona donde la función $\mathcal{E}$ es decreciente, y entonces $y_0^+ < \bar{y}$. Esto corresponde a la segunda posibilidad mencionada en el párrafo anterior: la trayectoria retorna directamente a la región no perturbada. Puede mantenerse allí y la situación es la de la subsección 3.1, con resultado una órbita cerrada; o bien en algún momento puede pasar la frontera horizontal y la situación es la de la subsección 3.2, con resultado una órbita cerrada también.

Se considera ahora el caso contrario $\mathcal{E}(y_0) \leq \mathcal{E}(\bar{y})$; entonces $y_0^+ \geq \bar{y}$ (como en la figura 6) y la trayectoria primero alcanza $\bar{y}$ en algún tiempo t_1 . En la subsección 3.1, se obtuvieron $x(t) = \bar{x} + \bar{x}t - \frac{y_0\bar{x}}{r(\bar{x}-1)} [e^{r(\bar{x}-1)t} - 1]$ e $y(t) = y_0 e^{r(\bar{x}-1)t}$ para $t \geq 0$, mientras $x(t) \geq \bar{x}$. El tiempo $t_1 > 0$, tal que $y(t_1) = \bar{y}$, es $t_1 = \frac{1}{r(\bar{x}-1)} \ln(\bar{y}/y_0)$. Al denotar $x_1 \stackrel{\text{def}}{=} x(t_1)$, se tiene $x_1 = \bar{x} + \bar{x}t_1 - \frac{\bar{x}(\bar{y}-y_0)}{r(\bar{x}-1)} = \bar{x} + \frac{\bar{x}}{r(\bar{x}-1)} [\ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0]$. Para $t \geq t_1$, valen los problemas de valor inicial (p.v.i.) $\dot{x} = (1 - \bar{y})x$, $x(t_1) = x_1$ e $\dot{y} = r(\bar{x} - 1)\bar{y}$, $y(t_1) = \bar{y}$, con soluciones (rectilíneas) respectivas $x(t) = x_1 + (1 - \bar{y})\bar{x} \left[t - \frac{1}{r(\bar{x}-1)} \ln(\bar{y}/y_0) \right]$ e $y(t) = \bar{y} + \bar{y} [r(\bar{x} - 1)t - \ln(\bar{y}/y_0)]$. En particular, reemplazando el valor de x_1 , viene $x(t) = \bar{x} + \frac{\bar{x}}{r(\bar{x}-1)} [\bar{y} \ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0] + (1 - \bar{y})\bar{x}t$. Como $\dot{x}$ es una constante negativa, existe un tiempo $t_2 \geq t_1$ tal que $x(t_2) = \bar{x}$. Simplificando por $\bar{x}$, tal valor t_2 satisface

$$(\bar{y} - 1)t_2 = \tau \stackrel{\text{def}}{=} \frac{1}{r(\bar{x} - 1)} [\bar{y} \ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0]. \quad (9)$$

Nota. Es precisamente la hipótesis $\mathcal{E}(y_0) \leq \mathcal{E}(\bar{y})$ la que garantiza $t_2 \geq t_1$: en efecto, $(\bar{y} - 1)(t_2 - t_1) = \frac{1}{r(\bar{x}-1)} [\ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0] = \frac{1}{r(\bar{x}-1)} \ln[\mathcal{E}(\bar{y})/\mathcal{E}(y_0)] \geq 0$.

Al denotar $y_2 \stackrel{\text{def}}{=} y(t_2)$, se obtiene $y_2 = \bar{y} + \bar{y} [r(\bar{x} - 1)t_2 - \ln(\bar{y}/y_0)] = \bar{y} + \bar{y} \left\{ \frac{1}{\bar{y}-1} [\bar{y} \ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0] - \ln(\bar{y}/y_0) \right\} = \bar{y} + \frac{\bar{y}}{\bar{y}-1} [\ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0]$. Para $t \geq t_2$, valen el p.v.i. $\dot{x} = (1 - \bar{y})x$, $x(t_2) = \bar{x}$ con solución $x(t) = \bar{x}e^{(1-\bar{y})t+\tau}$ y el p.v.i.

$\dot{y} = r(x-1)\bar{y}$, $y(t_2) = y_2$ con solución $y(t) = y_2 - r\bar{y}(t-t_2) + \frac{r\bar{y}\bar{x}}{1-\bar{y}}[e^{(1-\bar{y})t+\tau} - 1]$, donde se ha usado la primera igualdad en (9). Reemplazando los valores de y_2 y t_2 , viene $y(t) = \bar{y} + \frac{\bar{y}}{\bar{y}-1}[\ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0] - r\bar{y}t + \frac{r\bar{y}\tau}{\bar{y}-1} - \frac{r\bar{y}\bar{x}}{\bar{y}-1}\exp[(1-\bar{y})t + \tau] + \frac{r\bar{y}\bar{x}}{\bar{y}-1}$. Como x decrece exponencialmente, se hace menor que 1 sin llegar a anularse, mientras que y pasa entonces a decrecer, también exponencialmente, por lo que existe un tiempo $t_3 > t_2$ tal que $y(t_3) = \bar{y}$. Al multiplicar por $\frac{\bar{y}-1}{r\bar{y}}$, tal valor t_3 satisface $0 = \frac{1}{r}[\ln(\bar{y}/y_0) - \bar{y} + y_0] - (\bar{y}-1)t_3 + \tau - \bar{x}\exp[(1-\bar{y})t_3 + \tau] + \bar{x}$. Sea $x_3 \stackrel{\text{def}}{=} x(t_3)$. Se tiene $\mathcal{E}(x_3) = x_3e^{1-x_3} = \bar{x}e^{(1-\bar{y})t_3+\tau+1-\bar{x}\exp[(1-\bar{y})t_3+\tau]} = \bar{x}e^{1-\bar{x}-\frac{1}{r}[\ln(\bar{y}/y_0)-\bar{y}+y_0]} = \mathcal{E}(\bar{x})[(\bar{y}/y_0)e^{-\bar{y}+y_0}]^{-1/r} = \mathcal{E}(\bar{x})[\mathcal{E}(\bar{y})/\mathcal{E}(y_0)]^{-1/r}$. Por lo tanto $\mathcal{E}(\bar{y})\mathcal{E}^r(x_3) = \mathcal{E}(y_0)\mathcal{E}^r(\bar{x})$: se ha recuperado la energía original; esto demuestra que la trayectoria volverá a pasar por el punto inicial $(\bar{x}, y_0)$ (usando el trozo de órbita no perturbada que pasa por dicho punto). Así resulta una órbita compuesta cerrada. La solución genérica analizada es periódica; tal periodicidad vale para todas las soluciones y el punto de equilibrio interior sigue siendo un centro. Se ha obtenido el resultado siguiente, que abarca también las dos subsecciones precedentes.

Proposición 2. *El modelo de Lotka y Volterra es robusto bajo la aplicación de perturbaciones locales asociadas a abundancia de presas y/o depredadores: mantiene su estabilidad neutral, globalmente en el primer cuadrante abierto del plano de fases.*

3.4. Perturbación si la presa escasea

En el modelo de Lotka y Volterra, la tasa absoluta de crecimiento de las presas es proporcional a su densidad. Esto no resulta ser un buen modelo cuando el efectivo de presas es reducido; es sabido que usualmente en tales casos, la tasa crece más rápidamente que la densidad. Murray [7] y Farkas [3] describen tal proceso, limitado a la “zona de efecto Allée”. Quizás exagerando esta tendencia, se perturbará el modelo cuando la densidad de presas esté por debajo de un umbral prefijado $\underline{X} \in (0, X^*)$, sustituyendo en la tasa absoluta de crecimiento el factor $X(T)$ (pequeño) por el nivel “anticipado” $\underline{X}$.

En cuanto al mecanismo de depredación, se puede considerar que cuando hay suficientes presas, el depredador se contenta con comer las que se encuentran en su camino. Asumiendo una distribución homogénea de la presa, esto implica una depredación proporcional a la densidad de presas, tal como lo modelan Lotka y Volterra. Sin embargo, cuando hay pocas presas, lo conseguido en forma aleatoria no alcanza a satisfacer las necesidades alimenticias mínimas del depredador. Como depende de la depredación para su sobrevivencia, va a esforzarse más y dedicarse prioritariamente a cazar presas hasta alcanzar la cantidad mínima imprescindible. En esta situación, no hay más proporcionalidad, sino un nivel de depredación constante (por depredador). Esto se puede modelar también aquí sustituyendo el factor $X(T)$, cuando se vuelva menor que el umbral $\underline{X}$, por dicho valor constante $\underline{X}$. Es decir, el umbral $\underline{X}$ es la densidad de presas para la cual una depredación aleatoria proporciona exactamente la necesidad mínima del depredador.

Con las dos perturbaciones descritas, el sistema queda como

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)X, & \frac{dY}{dT} &= C_x^Y A(X - X^*)Y & \text{mientras } X \geq \underline{X}; \\ \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)\underline{X}, & \frac{dY}{dT} &= C_x^Y A(\underline{X} - X^*)Y & \text{mientras } 0 < X \leq \underline{X}; \\ \frac{dX}{dT} &= 0, & \frac{dY}{dT} &= C_x^Y A(\underline{X} - X^*)Y & \text{mientras } X = 0. \end{aligned}$$

Aquí se prevé que la variación de la presa no continúe, es decir, que se vuelva nula y mantenga tal, cuando la densidad de dicha presa llegue a anularse; así se impide que aparezcan valores negativos sin significado biológico. Tal perturbación adicional elimina la suavidad del lado derecho del sistema diferencial, pero es obvia la conservación de las propiedades de existencia y unicidad de la solución global del p.v.i. en la circunstancia particular considerada.

Introduciendo la constante umbral $\underline{x} \stackrel{\text{def}}{=} \underline{X}/X^* \in (0, 1)$, se llega al sistema sin dimensiones físicas

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (1 - y)x, & \dot{y} &= r(x - 1)y & \text{si } x \geq \underline{x}; \\ \dot{x} &= (1 - y)\underline{x}, & \dot{y} &= r(\underline{x} - 1)y & \text{si } 0 < x \leq \underline{x}; \\ \dot{x} &= 0, & \dot{y} &= r(\underline{x} - 1)y & \text{si } x = 0. \end{aligned} \quad (10)$$

La figura 7 muestra el cuadrante de fases xy , con la frontera vertical $x = \underline{x}$ delimitando la delgada franja izquierda donde queda perturbado el modelo de Lotka y Volterra.

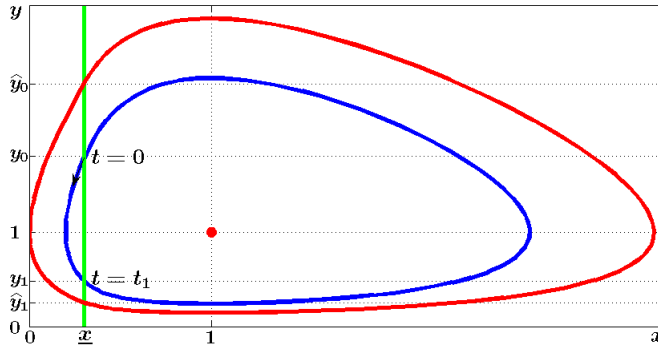


Figura 7. Cuadrante de fases del sistema (10) perturbado cuando escasee la presa. La semi-recta verde $x = \underline{x}$ limita la franja izquierda bajo perturbación. La curva roja con origen y extremo en el punto $(0, 1)$ es frontera del dominio de estabilidad neutral. Está representada en su interior una órbita perturbada cerrada azul. Se usaron los valores $r = 0,9$, $\underline{x} = 0,3$ e $y_0 = 1,8 < \hat{y}_0 \simeq 2,6$.

Sea $(\underline{x}, y_0)$ con $y_0 > 1$, un punto sobre la parte superior de la frontera, como condición inicial para entrar en $t = 0$ a la franja perturbada. Entonces el p.v.i. $\dot{y} = r(\underline{x} - 1)y$, $y(0) =$

y_0 tiene como solución $y(t) = y_0 e^{r(x-1)t}$. Luego el p.v.i. $\dot{x} = (1-y)x$, $x(0) = \underline{x}$ tiene como solución $x(t) = \underline{x} + \underline{x}t - \frac{\underline{x}y_0}{r(1-\underline{x})} [1 - e^{r(x-1)t}]$ mientras se tenga $0 < x(t) \leq \underline{x}$. Se observa en la ecuación diferencial que x decrece mientras $y(t) > 1$. Para que $x(t)$ no llegue a anularse, se necesita que ocurra primero $y(t) = 1$. La situación límite es definida por las ecuaciones $x(t) = 0$, $y(t) = 1$, cuyas incógnitas son un tiempo $\hat{t} > 0$ y un valor inicial y_0 particular, que se denotará $\hat{y}_0$. Así, la variable x se anula en algún momento $t \leq \hat{t}$ si $y_0 \geq \hat{y}_0$ (porque $y(t) \geq 1$) mientras que no llega a cero si $y_0 < \hat{y}_0$, porque al pasar y por el valor 1 en algún momento $t < \hat{t}$, la variable x se pone a crecer. Las ecuaciones $x = 0$, $y = 1$, satisfechas en $t = \hat{t}$ para $y_0 = \hat{y}_0$, implican $\underline{x} + \underline{x}\hat{t} - \frac{\underline{x}\hat{y}_0}{r(1-\underline{x})} [1 - e^{r(\underline{x}-1)\hat{t}}] = 0$ e $\hat{y}_0 e^{r(\underline{x}-1)\hat{t}} = 1$ y dan las identidades $1 + \hat{t} - \frac{\hat{y}_0 - 1}{r(1-\underline{x})} = 0$ y $\hat{t} = \frac{\ln \hat{y}_0}{r(1-\underline{x})}$, de donde $\hat{y}_0$ es solución de la ecuación $\ln \hat{y}_0 + 1 - \hat{y}_0 + r(1-\underline{x}) = 0$, equivalente a

$$\mathcal{E}(\hat{y}_0) = e^{r(\underline{x}-1)} \quad \text{o (ya que } \hat{y}_0 > 1) \quad \hat{y}_0 \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_+^{-1}(e^{r(\underline{x}-1)}). \quad (11)$$

Resulta entonces que si $y_0 \geq \hat{y}_0$, la presa se extingue (con una posterior extinción del depredador también) y en estos casos la órbita no es cerrada y se ha perdido el carácter periódico para las soluciones correspondientes.

Se investigan ahora los casos $y_0 \in (1, \hat{y}_0)$ para ver si se conserva la periodicidad de las soluciones. Sea $t_1 > 0$ tal que $x(t_1) = \underline{x}$. Existe tal tiempo t_1 porque $y(t)$, con su función exponencial, no puede anularse. Simplificando por $\underline{x}$, la ecuación que define t_1 es $y_0 e^{r(\underline{x}-1)t_1} = y_0 - r(1-\underline{x})t_1$. Sea $y_1 \stackrel{\text{def}}{=} y(t_1) = y_0 e^{r(\underline{x}-1)t_1}$. Entonces $\mathcal{E}(y_1) = y_1 e^{1-y_1} = y_0 e^{r(\underline{x}-1)t_1} e^{1-y_0 \exp[r(\underline{x}-1)t_1]} = y_0 e^{r(\underline{x}-1)t_1} e^{1-y_0+r(1-\underline{x})t_1} = \mathcal{E}(y_0)$. Como $\mathcal{E}(y_1)\mathcal{E}^r(\underline{x}) = \mathcal{E}(y_0)\mathcal{E}^r(\underline{x})$, la trayectoria volvió a la misma órbita no perturbada, y es cerrada.

Lo que ocurre aquí es que existe un *dominio de estabilidad neutral* que no cubre todo el cuadrante abierto de fases. Importa entonces determinarlo con precisión; es decir, hallar su frontera. En la región no perturbada, la frontera viene dada por la órbita que pasa por el punto $(\underline{x}, \hat{y}_0)$. Tiene ecuación $\mathcal{E}(y)\mathcal{E}^r(x) = \mathcal{E}(\hat{y}_0)\mathcal{E}^r(\underline{x}) = e^{r(\underline{x}-1)}\underline{x}^r e^{r(1-\underline{x})} = \underline{x}^r$, donde se ha usado el resultado (11). En la región perturbada, la frontera del dominio de estabilidad neutral tiene un trozo superior que enlaza los puntos $(\underline{x}, \hat{y}_0)$ y $(0, 1)$. Su ecuación puede obtenerse separando variables en $\frac{dy}{dx} = \frac{r(x-1)y}{(1-y)x}$, usando la condición inicial $y(\underline{x}) = \hat{y}_0$ o la terminal $y(0) = 1$. Resulta $\ln y - y + 1 = r(1-1/\underline{x})x$, lo cual da $\mathcal{E}(y) = e^{r(1-1/\underline{x})x}$, y como $y \geq 1$, explícitamente $y = \mathcal{E}_+^{-1}(e^{r(1-1/\underline{x})x})$.

Ahora, el trozo inferior de la frontera del dominio de estabilidad neutral en la región perturbada termina en el punto $(\underline{x}, \hat{y}_1)$ que pertenece a la órbita no perturbada destinada a llegar al punto $(\underline{x}, \hat{y}_0)$. Aquí $\hat{y}_1 < 1$ es por lo tanto tal que $\mathcal{E}_-(\hat{y}_1) = \mathcal{E}_+(\hat{y}_0) = e^{r(\underline{x}-1)}$ en virtud de (11); es decir, $\hat{y}_1 \stackrel{\text{def}}{=} \mathcal{E}_-^{-1}(e^{r(\underline{x}-1)})$. La ecuación diferencial para este trozo es la misma como para el otro trozo, y su condición terminal $y(\underline{x}) = \hat{y}_1$ resulta tener el mismo efecto que la condición inicial $y(\underline{x}) = \hat{y}_0$ del otro trozo, porque lo que influye es $\mathcal{E}(\hat{y}_1) = \mathcal{E}(\hat{y}_0)$. Resulta pues la misma solución $\mathcal{E}(y) = e^{r(1-1/\underline{x})x}$, esta vez con el valor explícito $y = \mathcal{E}_-^{-1}(e^{r(1-1/\underline{x})x})$. Esto tiene como consecuencia que este trozo se empata

con el otro en el punto $(0, 1)$, y la frontera del dominio de estabilidad neutral es una curva cerrada.

Es fácil ver que $\mathcal{E}(y) = e^{r(1-1/\underline{x})x}$ implica $\mathcal{E}(y)\mathcal{E}^r(x) = \mathcal{E}^r(x/\underline{x})\underline{x}^r$. Por lo tanto, el resultado de esta subsección se puede expresar de la manera siguiente.

Proposición 3. *Bajo la aplicación de perturbaciones locales asociadas a escasez de presas, el modelo de Lotka y Volterra demuestra robustez en toda la parte central del cuadrante de fases: mantiene su estabilidad neutral en el dominio limitado por la curva cerrada*

$$\sqrt[r]{\mathcal{E}(y)\mathcal{E}(x)} = \begin{cases} \underline{x} & \text{para } x \geq \underline{x} \\ \underline{x}\mathcal{E}(x/\underline{x}) & \text{para } x \leq \underline{x}. \end{cases}$$

Las trayectorias que pasan por un punto $(\underline{x}, y_0)$ con $y_0 \leq \hat{y}_1$ o con $y_0 \geq \hat{y}_0$, donde $\mathcal{E}_-(\hat{y}_1) = \mathcal{E}_+(\hat{y}_0) = e^{r(\underline{x}-1)}$, no son cerradas porque conducen a la extinción de las presas seguida de la extinción de los depredadores.

3.5. Perturbación si el depredador escasea

Cuando los depredadores son escasos, es sabido que su dificultad para sobrevivir se ve acrecentada (en particular porque tienen dificultades para cooperar entre ellos y para conseguir pareja en época de reproducción) y la tasa absoluta de mortalidad se estima más fuerte que según la proporcionalidad asumida para una población no escasa. Por lo tanto, tiene sentido congelar dicha tasa cuando la densidad llega a estar por debajo de algún umbral de escasez $\underline{Y} \in (0, Y^*)$.

Por otra parte, cuando los depredadores son escasos, es más fácil para las presas esconderse de ellos (pueden aplicar una estrategia de refugios). Esto implica que a los depredadores no les rinden los encuentros fortuitos y tienen que esforzarse más para lograr sus necesidades alimenticias mínimas. Por eso, tiene sentido congelar también en el mecanismo de depredación, la influencia del efectivo de depredadores cuando su densidad llega a estar por debajo del umbral de escasez.

En virtud de estas argumentaciones, el sistema perturbado a considerar es

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - Y)X, & \frac{dY}{dT} &= C_x^Y A(X - X^*)Y & \text{mientras } Y \geq \underline{Y}; \\ \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - \underline{Y})X, & \frac{dY}{dT} &= C_x^Y A(X - X^*)\underline{Y} & \text{mientras } 0 < Y \leq \underline{Y}; \\ \frac{dX}{dT} &= A(Y^* - \underline{Y})X, & \frac{dY}{dT} &= 0 & \text{mientras } Y = 0, \end{aligned}$$

donde la última opción impide que la densidad de depredadores pueda pasar a ser negativa.

Introduciendo en particular la constante umbral $\underline{y} \stackrel{\text{def}}{=} \underline{Y}/Y^* \in (0, 1)$, se llega al sistema sin dimensiones físicas

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (1 - y)x, & \dot{y} &= r(x - 1)y & \text{si } y \geq \underline{y}; \\ \dot{x} &= (1 - \underline{y})x, & \dot{y} &= r(x - 1)\underline{y} & \text{si } 0 < y \leq \underline{y}; \\ \dot{x} &= (1 - \underline{y})x, & \dot{y} &= 0 & \text{si } y = 0. \end{aligned} \tag{12}$$

La figura 8 muestra el cuadrante de fases xy , con la frontera horizontal $y = \underline{y}$ delimitando la delgada franja inferior donde queda perturbado el modelo de Lotka y Volterra.

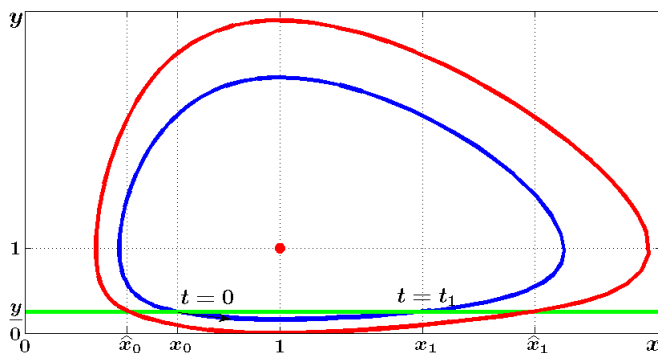


Figura 8. Cuadrante de fases del sistema (12) perturbado cuando escasee el depredador. La semirrecta verde $y = \underline{y}$ limita la franja inferior bajo perturbación. Está representada una órbita cerrada azul dentro del dominio de estabilidad neutral con frontera roja. Se usaron los valores $r = 2,5$, $\underline{y} = 0,25$ y $x_0 = 0,6$.

El análisis de este caso es análogo al de la subsección anterior, concluyéndose:

Proposición 4. *Bajo la aplicación de perturbaciones locales asociadas a escasez de depredadores, el modelo de Lotka y Volterra demuestra robustez en toda la parte central del cuadrante de fases: mantiene su estabilidad neutral en el dominio limitado por la curva cerrada*

$$\mathcal{E}(y)\mathcal{E}^r(x) = \begin{cases} \underline{y} & \text{para } y \geq \underline{y} \\ \underline{y}\mathcal{E}(y/\underline{y}) & \text{para } y \leq \underline{y}. \end{cases}$$

Las trayectorias que pasan por un punto $(x_0, \underline{y})$ con $x_0 \leq \hat{x}_0$ o con $x_0 \geq \hat{x}_1$, donde $\mathcal{E}_-(\hat{x}_0) = \mathcal{E}_+(\hat{x}_1) = e^{(\underline{y}-1)/r}$, no son cerradas porque conducen a la extinción de los depredadores.

3.6. Perturbación si escasea la presa o el depredador

Las perturbaciones de las dos subsecciones anteriores pueden aplicarse conjuntamente. El análisis, desarrollado en Russo [9], pasa por distinguir los tres casos $\underline{y} = \underline{x}^r$, $\underline{y} < \underline{x}^r$ y $\underline{y} > \underline{x}^r$. Se obtiene asimismo robustez en la parte central del cuadrante de fases, limitada por una curva cerrada cuya ecuación está especificada para cada uno de los tres casos.

3.7. Otras combinaciones de las perturbaciones

Russo [9] considera el caso de una presa que pueda ser abundante en algunos momentos y escasa en otros momentos; así como el caso de una presa que pueda ser abundante conjuntamente con un depredador que pueda ser escaso. Obtiene nuevamente robustez en

la parte central del cuadrante de fases, limitada por una curva cerrada cuya ecuación está especificada para cada uno de los dos casos.

Más combinaciones de las perturbaciones vistas podrían ser consideradas; está claro que siempre resultarían en algún dominio notable de estabilidad neutral, aunque su especificación sería más complicada.

4. Una generalización del modelo a tres dimensiones

Se ha visto que el modelo histórico de Lotka y Volterra, aún cuando es estructuralmente inestable por tener un centro alrededor del cual el cuadrante de fases está totalmente relleno por órbitas de soluciones periódicas, sin embargo deja la puerta abierta a alguna robustez frente a ciertas perturbaciones locales biológicamente motivadas.

Una interpretación posible consiste en considerar que los mecanismos básicos establecidos por Lotka y Volterra tienen por su misma esencia, esta potencialidad para hacer subsistir la estabilidad neutral cuando lo perturbado tiene alcance reducido y lógica ecológica, respetando las simetrías presentes.

Para apoyar tal interpretación, se construye, como algún tipo de generalización del modelo de Lotka y Volterra, un sistema ya no bidimensional sino tridimensional, basado estrictamente en los mecanismos que definen el modelo clásico, con las necesarias hipótesis que permitan darse una analogía reconocible.

Se va a considerar un modelo para un nutriente, una presa y un omnívoro, donde la presa se comporta como un *depredador* respecto del nutriente y el omnívoro como un *depredador* tanto *versus* el nutriente como *versus* la presa. Al incorporar las asunciones correspondientes del modelo de Lotka y Volterra, el modelo tiene la estructura

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dT} &= [A(Y_0^* - Y) - BZ]X, \\ \frac{dY}{dT} &= [C_x^Y AX - DZ]Y, \\ \frac{dZ}{dT} &= [C_x^Y C_Y^Z BX + C_Y^Z D(Y - Y_0^*)]Z,\end{aligned}\tag{13}$$

donde la primera incógnita $X = X(T)$ es la cantidad de nutrientes en el instante T , la segunda $Y = Y(T)$ es el número de presas que se alimentan del nutriente y sufren de depredación por parte del omnívoro, la tercera incógnita $Z = Z(T)$ es el número de omnívoros que se nutren de las dos especies anteriores pero no de ellos mismos, y los seis coeficientes A, B, C_x^Y, C_Y^Z, D e Y_0^* son constantes positivas.

Como en el modelo de Lotka y Volterra, se asume que la depredación omnívora se traduce por $\Delta Y = -DY(T)Z(T)\Delta T$ presas eliminadas en un intervalo de tiempo ΔT pequeño, y los consumos de nutrientes, de manera similar, se traducen por una reducción de su cantidad en $\Delta X = -AX(T)Y(T)\Delta T$ eliminada por la presa y $\Delta X = -BX(T)Z(T)\Delta T$ eliminada por el omnívoro. Se supone también que estas absorciones se convierten en nacimientos de presas y omnívoros, con $\Delta Y = C_x^Y AX(T)Y(T)\Delta T$

nuevas presas y $\Delta Z = C_x^Z BX(T)Z(T)\Delta T + C_y^Z DY(T)Z(T)\Delta T$ nuevos omnívoros. Aquí se introduce la hipótesis $C_x^Z = C_x^Y C_y^Z$. Como la conversión de biomasa de nutrientes en biomasa de presas se modela por una proporcionalidad de factor C_x^Y , como la conversión de biomasa de presas en biomasa de omnívoros se modela por una proporcionalidad de factor C_y^Z y como la conversión de biomasa de nutrientes en biomasa de omnívoros se modela por una proporcionalidad de factor C_x^Z , es consistente y natural asumir esta hipótesis.

También se supone que la propensión de la presa a crecer en ausencia de su depredador el omnívoro es únicamente causada por su consumo del nutriente. Esto es en conformidad con el modelo de Lotka y Volterra, ya que se considera la presa como el depredador del nutriente (ver aclaratoria más abajo).

Además, se supone que el nutriente, en ausencia de presas y omnívoros, tiene propensión maltusiana a *crecer*, y que el omnívoro, en ausencia de nutrientes y presas, tiene propensión semejante a *decrecer*. Esto es en conformidad con el modelo de Lotka y Volterra, ya que se considera el nutriente como una presa y el omnívoro como un depredador. Ahora, para favorecer analogía con el sistema bidimensional histórico, las constantes para las tasas relativas de crecimiento correspondientes se expresan aquí por $(dX/dT)/X|_{Y=0, Z=0} = AY_0^*$ y $(dZ/dT)/Z|_{X=0, Y=0} = -C_y^Z DY_0^*$, haciendo uso del parámetro fijo $Y_0^* > 0$, el cual representa la *capacidad ambiental* para las presas. Así, hay consistencia con el enfoque de Lotka y Volterra, porque las tasas $(dX/dT)/X|_{Z=0} = A(Y_0^* - Y)$ y $(dZ/dT)/Z|_{X=0} = C_y^Z D(Y - Y_0^*)$ tienen un formato parecido al presente en el sistema (2) y además, de estar presente la presa sin interactuar con las dos otras especies, la condición natural $Y < Y_0^*$ implicaría que la primera de las tasas mencionadas sea positiva y la segunda negativa, en conformidad con el modelo bidimensional de Lotka y Volterra para (X, Z) .

Conviene aclarar que en la segunda ecuación diferencial del sistema (13), correspondiente a la presa, la ausencia de tasas específicas de crecimiento o decrecimiento obedece bien al enfoque de Lotka y Volterra. En efecto, el modelo ecológico básico para una especie X *aislada* considera en general $dX/dT = [B(X, T) - D(X, T)] X$, donde B es la tasa relativa de natalidad y D la de mortalidad. Ahora bien, si la especie tiene característica de presa, Lotka y Volterra asumieron que la tasa de mortalidad natural queda inmersa en el término de depredación y por esto sólo hicieron figurar la tasa B de natalidad. Una interpretación posible es que la mortalidad natural es de un orden de magnitud suficientemente inferior a la mortalidad por depredación para ser despreciable. Asimismo, si la especie tiene característica de depredadora, Lotka y Volterra asumieron que la tasa B de natalidad queda inmersa en el término de depredación y por esto sólo hicieron figurar la tasa de mortalidad. Este trabajo enfoca tres especies, donde la intermedia, llamada convencionalmente presa, desempeña a la vez los papeles de depredadora y presa. Es en aplicación del enfoque de Lotka y Volterra que no se hacen figurar ni una tasa B específica de natalidad natural, ni una tasa D específica de mortalidad natural.

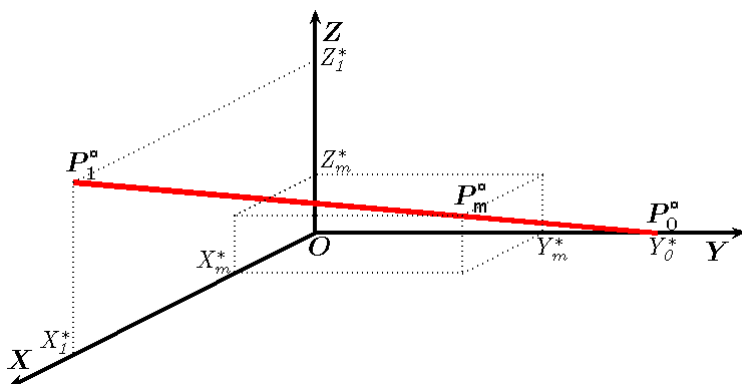


Figura 9. En el octante de fases XYZ , todos los puntos $P_m^* = (X_m^*, Y_m^*, Z_m^*)$ del segmento de recta $P_0^*P_1^*$ (en rojo) son posiciones de equilibrio del sistema (13).

Matemáticamente, el modelo (13) es un sistema diferencial no lineal autónomo tridimensional, que se limitará al primer octante del espacio cartesiano $\mathbb{R}^3$, porque las densidades poblacionales X , Y y Z solo tienen sentido como números no negativos.

Existen dos familias de posiciones de equilibrio. Una corresponde a una porción del eje Y , desde el punto de reposo sin especie $(X, Y, Z) = (0, 0, 0)$ hasta el punto de máxima densidad de presas sin nutriente ni omnívoro $P_0^* \stackrel{\text{def}}{=} (0, Y_0^*, 0)$. Esto significa que el modelo asume *sostenible* cualquier densidad de presas hasta su capacidad ambiental, en ausencia de las dos otras especies. La otra familia también corresponde a un segmento de recta, pero en el interior del primer octante (ver figura 9), formado por posiciones de equilibrio $P_m^* = (X_m^*, Y_m^*, Z_m^*)$, para $m \in (0, 1]$, representando posibilidades teóricas de coexistencia de poblaciones estacionarias de nutrientes, presas y omnívoros. Aquí, $X_m^* \stackrel{\text{def}}{=} mDY_0^*/(C_x^yB)$, $Y_m^* \stackrel{\text{def}}{=} (1 - m)Y_0^*$ y $Z_m^* \stackrel{\text{def}}{=} mAY_0^*/B$.

Como interesa caracterizar cada punto crítico, se eliminarán las dimensiones físicas de las poblaciones tomando como referencia las densidades de equilibrio. Conviene estudiar primero el caso particular $m = 1$, más simple, del punto de reposo $(X_1^*, 0, Z_1^*)$. Se introducen entonces las variables sin dimensión $x \stackrel{\text{def}}{=} X/X_1^*$, $y \stackrel{\text{def}}{=} Y/Y_0^*$ y $z \stackrel{\text{def}}{=} Z/Z_1^*$, de tal modo que el punto de reposo quedará como $(x^*, y^*, z^*) = (1, 0, 1)$. De manera análoga a la sección 2, se escoge naturalmente como variable temporal sin dimensión $t \stackrel{\text{def}}{=} AY_0^*T$, a partir de lo cual se imponen los parámetros sin dimensión $r \stackrel{\text{def}}{=} D/B$ y $s \stackrel{\text{def}}{=} C_y^zD/A$. Resulta entonces el sistema $\dot{x} = (1 - y - z)x$, $\dot{y} = r(x - z)y$, $\dot{z} = s(x + y - 1)z$. Se observa que el plano $y = 0$ es invariante e incluye el punto de reposo $(1, 0, 1)$. En dicho plano, el sistema se reduce a $\dot{x} = (1 - z)x$, $\dot{z} = s(x - 1)z$, con punto de reposo $(x^*, z^*) = (1, 1)$. Esto es precisamente el modelo de Lotka y Volterra (identificando z con y y s con r) y *mutatis mutandis* valen todos los resultados de la sección 2. Lo que ocurre fuera del plano $y = 0$ quedará aclarado en lo que sigue.

Ahora, para los casos $m \in (0, 1)$, se enfocará el procedimiento de eliminación de dimensiones en el punto de reposo general $P_m^* = (X_m^*, Y_m^*, Z_m^*)$, de tal modo de realizar un solo estudio, con el único inconveniente de que el sistema dependerá también del parámetro m . Así, se introducen las variables sin dimensión $x \stackrel{\text{def}}{=} X/X_m^*$, $y \stackrel{\text{def}}{=} Y/Y_m^*$ y $z \stackrel{\text{def}}{=} Z/Z_m^*$, quedando $p^* \stackrel{\text{def}}{=} (1, 1, 1)$ como punto de reposo centro del estudio. Los demás cambios de variable y parámetros son idénticos al caso particular $m = 1$; es decir, $t \stackrel{\text{def}}{=} AY_0^*T$, $r \stackrel{\text{def}}{=} D/B$ y $s \stackrel{\text{def}}{=} C_Y^*D/A$. Resulta el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= [1 - (1 - m)y - mz]x, \\ \dot{y} &= rm(x - z)y, \\ \dot{z} &= s[mx + (1 - m)y - 1]z,\end{aligned}\tag{14}$$

con tres variables dependientes y tres parámetros positivos.

Interesa estudiar el comportamiento de las soluciones alrededor del punto de reposo p^* , primero mediante linealización. La matriz jacobiana del sistema (14) es

$$j(x, y, z) = \begin{bmatrix} 1 - (1 - m)y - mz & -(1 - m)x & -mx \\ rmy & rm(x - z) & -rmy \\ smz & s(1 - m)z & s[mx + (1 - m)y - 1] \end{bmatrix},$$

con $j(1, 1, 1) = \begin{bmatrix} 0 & -(1-m) & -m \\ rm & 0 & -rm \\ sm & s(1-m) & 0 \end{bmatrix}$. La ecuación característica $\det(\lambda I - j) = 0$ se reduce a $\lambda^3 + m[sm + r(s + 1)(1 - m)]\lambda = 0$. Los autovalores son pues $\lambda = 0$ y $\lambda = \pm i\rho$, con

$$\rho \stackrel{\text{def}}{=} \sqrt{m[sm + r(s + 1)(1 - m)]}.\tag{15}$$

Esto implica soluciones periódicas para el sistema linealizado. Para saber si se puede decir lo mismo para el sistema (14), hay que tomar en cuenta los términos no lineales.

Una inspección del sistema (14) conduce a considerar la función v , definida en el octante de fases, tal que $v(x, y, z) = xy^{-1/r}z^{1/s}$. En efecto, al calcular la derivada logarítmica de esta función a lo largo de las soluciones del sistema (14) (*derivada orbital*), se obtiene $\frac{\dot{v}_{(14)}}{v} = \frac{\dot{x}}{x} - \frac{\dot{y}}{ry} + \frac{\dot{z}}{sz} = 0$, donde $\dot{v}_{(14)} \stackrel{\text{def}}{=} \frac{d}{dt}[v(x(t), y(t), z(t))]$. Por lo tanto, la función v es una *primera integral* del sistema (14), es constante a lo largo de cada solución y la superficie $v(x, y, z) = c$ es *invariante* para cada constante c no negativa (Arnold [1]). En particular, como se está enfocando el punto de equilibrio $p^* = (1, 1, 1)$, se tiene que al hacer $c = v(1, 1, 1) = 1$, la superficie $y = x^r z^{r/s}$, que contiene el punto p^* , es invariante (ver la figura 10).

Esta propiedad se va a aprovechar para reducir la dimensión del sistema no lineal por investigar, limitando el estudio a esta superficie. Es importante notar que el punto de equilibrio p^* en unidades sin dimensión representa en el modelo original el punto P_m^* para un valor cualquiera de $m \in (0, 1)$; luego el estudio bidimensional, en la práctica, determinará el retrato de fases en toda la porción del espacio tridimensional transversal al segmento abierto $P_0^*P_1^*$, correspondiente a las soluciones biológicamente significativas.

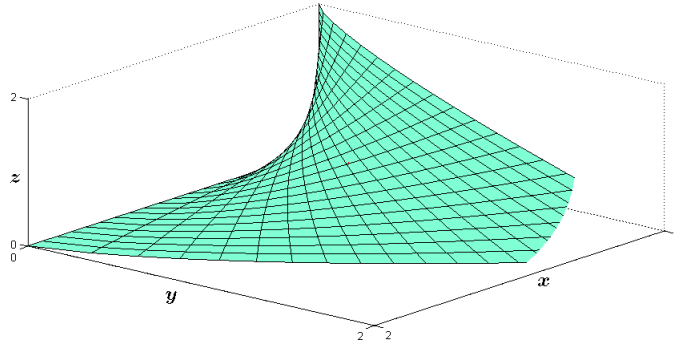


Figura 10. La superficie invariante $y = x^r z^{r/s}$ (con $0 \leq x \leq 2$, $0 \leq y \leq 2$ y $0 \leq z \leq 2$). Se usaron los valores $r = 1,2$ y $s = 1,5$.

Al *proyectar ortogonalmente* la superficie invariante $y = x^r z^{r/s}$ sobre el plano xz , el sistema bidimensional resultante es

$$\dot{x} = [1 - (1 - m)x^r z^{r/s} - mz]x, \quad \dot{z} = s[mx + (1 - m)x^r z^{r/s} - 1]z. \quad (16)$$

La matriz jacobiana asociada al sistema (16) es $j(x, z) = \begin{bmatrix} j_{11} & j_{12} \\ j_{21} & j_{22} \end{bmatrix}$, donde $j_{11} = 1 - (1 - m)x^r z^{r/s} - mz - (1 - m)rx^r z^{r/s}$, $j_{12} = -\frac{r}{s}(1 - m)x^{r+1}z^{r/s-1} - mx$, $j_{21} = s[mz + r(1 - m)x^{r-1}z^{r/s+1}]$ y $j_{22} = s[mx + (1 - m)x^r z^{r/s} - 1] + r(1 - m)x^r z^{r/s}$.

En el punto crítico, se obtiene $j(1, 1) = \begin{bmatrix} -r(1-m) & -\frac{r}{s}(1-m)-m \\ s[m+r(1-m)] & r(1-m) \end{bmatrix}$, matriz de traza nula y determinante ρ^2 , con ρ dado por (15). Los autovalores son los números imaginarios puros $\pm i\rho$, lo cual es consistente con el resultado anterior de la linealización local en tres dimensiones, e indica que para las soluciones en una vecindad del punto de equilibrio p^* en $\mathbb{R}^3$, sus proyecciones sobre el plano xz son aproximadamente periódicas de período $2\pi/\rho$. Se requiere analizar el sistema reducido con toda su no linealidad para determinar si las soluciones son efectivamente periódicas.

En el cuadrante de fases ($x > 0, z > 0$) correspondiente al sistema bidimensional (16), se tiene la ecuación $s[mx + (1 - m)x^r z^{r/s} - 1]zdx + [mz + (1 - m)x^r z^{r/s} - 1]xdz = 0$, la cual, usando el factor integrante $\mu(x, z) = x^{-1}z^{-1}$, se vuelve una diferencial exacta $dF(x, z) = 0$ cuya integración resulta en la constancia de $F(x, z) = s[mx - \ln x] + mz - \ln z + \frac{s}{r}(1 - m)x^r z^{r/s}$. Al multiplicar por $-1/s$ y tomar exponenciales, se obtiene la ley de conservación

$$(xe^{-mx}) (ze^{-mz})^{1/s} e^{-\frac{1-m}{r}x^r z^{r/s}} = \varepsilon, \quad (17)$$

para la constante ε positiva asociada a la solución enfocada (x, z) del sistema reducido. Por ejemplo, en $(x^*, z^*) = (1, 1)$, se tiene $\varepsilon^* \stackrel{\text{def}}{=} \exp[-m(1 + 1/s) - (1 - m)/r]$, el cual resulta ser el valor máximo (se demuestra que $(x, z) = (1, 1)$ es el único punto estacionario de $\varepsilon(x, z)$, que es un punto de extremo relativo porque el hessiano allí es positivo, y que es un punto de máximo ya que $\varepsilon_{xx}(1, 1) < 0$).

Se desea demostrar que cualquier órbita con $\varepsilon \in (0, \varepsilon^*)$ es cerrada.

La isoclina de las tangentes horizontales está determinada por $dz/dx = 0$; es decir por la ecuación $mx + (1 - m)x^r z^{r/s} - 1 = 0$, la cual se puede expresar como

$$z = \frac{1}{x^s} \left(\frac{1 - mx}{1 - m} \right)^{s/r}, \quad (18)$$

que se considerará para $x \in (0, 1/m]$. La derivada logarítmica $\frac{1}{z} \frac{dz}{dx} = -\frac{s}{x} - \frac{s}{r} \left(\frac{m}{1-mx} \right)$ es negativa, por lo que la isoclina es estrictamente decreciente desde $\lim_{x \rightarrow 0} z = \infty$ hasta $z|_{x=1/m} = 0$. Sus cruces con una órbita particular dan todos los puntos de tangente horizontal, los cuales son en cantidad infinita si $(x^*, z^*) = (1, 1)$ es un foco, o sólo son un par si es un centro.

Al sustituir (18) en la ley de conservación (17), viene $g(x) = \varepsilon$ con

$$g(x) \stackrel{\text{def}}{=} \left(\frac{1 - mx}{1 - m} \right)^{1/r} \exp \left[-mx - \frac{1 - mx}{r} - \frac{m}{s} \frac{1}{x^s} \left(\frac{1 - mx}{1 - m} \right)^{s/r} \right].$$

La derivada logarítmica es

$$\begin{aligned} \frac{g'(x)}{g(x)} &= \frac{-m}{r(1 - mx)} - m + \frac{m}{r} + \frac{m}{x^{s+1}} \left(\frac{1 - mx}{1 - m} \right)^{s/r} + \frac{m^2}{rx^s} \frac{(1 - mx)^{s/r-1}}{(1 - m)^{s/r}} \\ &= \frac{m[mx + r(1 - mx)] [(1 - mx)^{s/r} - (1 - m)^{s/r} x^{s+1}]}{r(1 - mx)x^{s+1}(1 - m)^{s/r}}. \end{aligned}$$

La derivada del segundo corchete es negativa para todo $x \in (0, 1/m]$, anulándose dicho corchete únicamente para $x = 1$. Se deduce que g' es positiva para $x \in (0, 1)$ y negativa para $x \in (1, 1/m)$, por lo que g es estrictamente creciente desde $\lim_{x \rightarrow 0} g(x) = 0$ hasta $g(1) = \varepsilon^*$, y estrictamente decreciente desde $g(1) = \varepsilon^*$ hasta $g(1/m) = 0$. Por lo tanto, dada $\varepsilon \in (0, \varepsilon^*)$, existen exactamente dos valores de x donde la tangente a la órbita correspondiente es horizontal (como la isoclina es decreciente, el valor de x menor que 1 suministra $z_{\text{MÁX}}$ y el valor mayor que 1 suministra $z_{\text{MÍN}}$). Así, cualquier órbita es cerrada (ver la figura 11) y las soluciones del sistema reducido son todas periódicas.

Las órbitas correspondientes en el espacio de fases tridimensional pertenecen a la superficie invariante $y = x^r z^{r/s}$, la cual es *transversal* al eje y de proyección ortogonal sobre el plano (x, z) . Por lo tanto, también ellas deben ser cerradas, y las soluciones (x, y, z) periódicas.

Proposición 5. *El sistema tridimensional (13), posible generalización del modelo bidimensional de Lotka y Volterra, reproduce su propiedad estructural fundamental: todas sus soluciones biológicamente significativas no estacionarias son periódicas.*

5. Ajustes locales

Se van a aplicar al modelo (13) algunas de las perturbaciones que se consideraron para el modelo de Lotka y Volterra histórico. El estudio se limitará a unos ejemplos típicos simples donde la estabilidad neutral se mantiene global. Se tomará $m \in (0, 1)$.

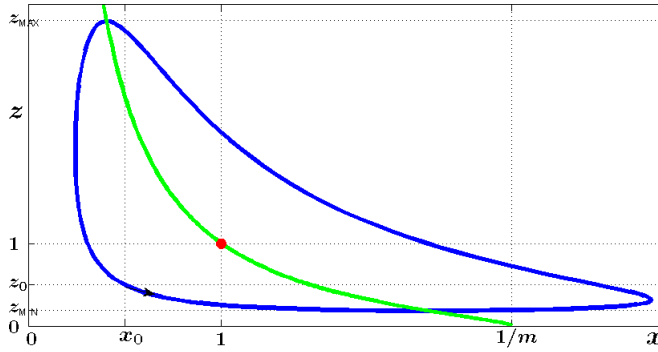


Figura 11. Cuadrante de fases del sistema reducido (16). La curva decreciente verde es la isoclina de tangentes horizontales. En azul, está representada la órbita cerrada correspondiente a una solución genérica. Se usaron los valores $r = 1,8$, $s = 1,2$, $m = 0,4$, $x_0 = 0,5$ y $z_0 = 0,5$.

5.1. Perturbación si el nutriente abunda

Sea una constante $\bar{X} > X_m^*$ expresando la idea de un umbral de densidad de nutrientes encima del cual se perturba el sistema de la manera que se justificó en la subsección 3.1, a saber valen las siguientes ecuaciones mientras $X(T) \geq \bar{X}$:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dT} &= [A(Y_0^* - Y) - BZ]\bar{X}, \\ \frac{dY}{dT} &= [C_x^Y A\bar{X} - DZ]Y, \\ \frac{dZ}{dT} &= [C_x^Y C_y^Z B\bar{X} + C_y^Z D(Y - Y_0^*)]Z.\end{aligned}$$

Se eliminan las dimensiones como en el modelo no perturbado, introduciendo en particular la constante sin dimensión $\bar{x} \stackrel{\text{def}}{=} \bar{X}/X_m^* > 1$. Resulta así que en la región perturbada $x(t) \geq \bar{x}$ del espacio de fases, se tiene

$$\begin{aligned}\dot{x} &= [1 - (1 - m)y - mz]\bar{x}, \\ \dot{y} &= rm(\bar{x} - z)y, \\ \dot{z} &= s[m\bar{x} + (1 - m)y - 1]z.\end{aligned}\tag{19}$$

Se observa que $\frac{\dot{x}}{\bar{x}} - \frac{\dot{y}}{ry} + \frac{\dot{z}}{sz} = 0$, por lo que la función $v_p(x, y, z) = e^{x/\bar{x}} y^{-1/r} z^{1/s}$, con derivada orbital nula, es una primera integral del sistema perturbado (19), quedando invariante cualquier superficie $v_p(x, y, z) = \text{constante}$. Se necesita la superficie que en $x = \bar{x}$ se empata con la superficie invariante de la región no perturbada ya escogida para que incluyera el equilibrio $(1, 1, 1)$, a saber $y = x^r z^{r/s}$. Resulta $y = \bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s}$.

Luego, para $x \geq \bar{x}$ el estudio sigue reducido a una proyección ortogonal sobre el espacio bidimensional (x, z) , con ahora el sistema perturbado

$$\begin{aligned}\dot{x} &= [1 - (1 - m)\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s} - mz]\bar{x}, \\ \dot{z} &= s[m\bar{x} + (1 - m)\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s} - 1]z,\end{aligned}$$

donde se ha usado la ecuación de la superficie invariante específica de la región perturbada.

Antes de considerar alguna órbita pasando de la zona no perturbada a la perturbada, para ver si se mantendrá cerrada, conviene enfocar la altura z donde la órbita no perturbada máxima es tangente a la recta $x = \bar{x}$ frontera de la región perturbada ($z = \hat{z}_0$ en la figura 12).

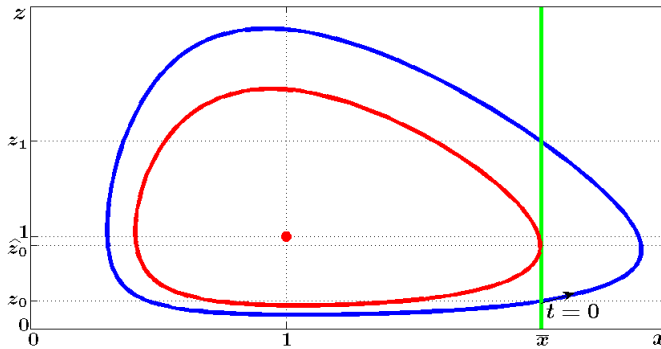


Figura 12. Cuadrante de fases del sistema reducido perturbado cuando abunde el nutriente, pasándose de la recta umbral $x = \bar{x}$ (en verde). Están representadas la órbita no perturbada máxima (en rojo), tangente a dicha frontera en el punto $(\bar{x}, \hat{z}_0)$, y una trayectoria perturbada manteniéndose cerrada (en azul). Se usaron los valores $r = 1$, $s = 2$, $m = 0,9$, $\bar{x} = 2$ y $z_0 = 0,3$ ($< \hat{z}_0 \simeq 0,95$).

En el punto de tangencia $(\bar{x}, z)$ la tangente a la órbita es vertical, por lo tanto $(\bar{x}, z)$ satisface $\dot{x} = 0$; luego z es la solución única de la ecuación

$$1 - (1 - m)\bar{x}^r z^{r/s} - mz = 0 \quad (20)$$

y se llamará $\hat{z}_0$ este valor. Conociéndolo, se considera una órbita que entra en la región perturbada por la posición $(\bar{x}, z_0)$ con $z_0 \in (0, \hat{z}_0)$. A diferencia de lo visto con el sistema más simple de Lotka-Volterra, aquí las ecuaciones diferenciales para (x, z) no se pueden integrar en forma exacta en función de t . Sin embargo, se puede buscar la ecuación de la órbita en el plano de fases.

La ecuación diferencial $s[m\bar{x} + (1 - m)\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s} - 1]zdx + [mz + (1 - m)\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s} - 1]\bar{x}dz = 0$ se vuelve exacta mediante el factor integrante $1/z$. Al

integrarla, se obtiene la ley de conservación $s \left[(m\bar{x} - 1)x/\bar{x} + \frac{1-m}{r}\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} z^{r/s} \right] + mz - \ln z = \text{constante}$. La órbita que pasa por $(\bar{x}, z_0)$ es

$$s \left\{ (m\bar{x} - 1) \left(\frac{x}{\bar{x}} - 1 \right) + \frac{1-m}{r} \bar{x}^r \left[z^{r/s} e^{r(x/\bar{x}-1)} - z_0^{r/s} \right] \right\} + m(z - z_0) - \ln(z/z_0) = 0. \quad (21)$$

Esta órbita vuelve a entrar en la región no perturbada por la posición $(\bar{x}, z_1)$, donde $z_1 > \hat{z}_0$ debe satisfacer $\frac{s(1-m)}{r} \bar{x}^r (z_1^{r/s} - z_0^{r/s}) + m(z_1 - z_0) - \ln(z_1/z_0) = 0$; es decir, la ecuación $f(z_1) = f(z_0)$ con $f(z) \stackrel{\text{def}}{=} \frac{s(1-m)}{r} \bar{x}^r z^{r/s} + mz - \ln z$. Como $f'(z) = (1-m)\bar{x}^r z^{r/s-1} + m - 1/z = [(1-m)\bar{x}^r z^{r/s} + mz - 1]/z$ se anula únicamente para $z = \hat{z}_0$ (ver (20)), entonces la ecuación $f(z) = f(z_0)$ tiene exactamente las dos soluciones $z = z_0 < \hat{z}_0$ y $z = z_1 > \hat{z}_0$.

Ahora bien, se compara la energía ε_1 de la órbita no perturbada que pasa por $(\bar{x}, z_1)$ con la energía ε_0 de la órbita no perturbada que pasa por $(\bar{x}, z_0)$. Esto es

$$\begin{aligned} \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_0} &= \frac{(\bar{x}e^{-m\bar{x}})(z_1 e^{-mz_1})^{1/s} \exp(-\frac{1-m}{r}\bar{x}^r z_1^{r/s})}{(\bar{x}e^{-m\bar{x}})(z_0 e^{-mz_0})^{1/s} \exp(-\frac{1-m}{r}\bar{x}^r z_0^{r/s})} \\ &= \exp \left[\frac{1-m}{r} \bar{x}^r (z_0^{r/s} - z_1^{r/s}) \right] \left[\frac{e^{mz_0}}{z_0} \frac{z_1}{e^{mz_1}} \right]^{1/s} = \exp \left[\frac{f(z_0) - f(z_1)}{s} \right] = 1. \end{aligned}$$

Queda así demostrado que la órbita perturbada sigue siendo cerrada.

5.2. Perturbación si el omnívoro abunda

Sea un umbral $\bar{Z} > Z_m^*$ de abundancia de omnívoros, con el cual se perturba el sistema (13) mientras $Z(T) > \bar{Z}$. Al eliminar las dimensiones (introduciendo también la nueva constante $\bar{z} \stackrel{\text{def}}{=} \bar{Z}/Z_m^* > 1$), se obtiene el sistema perturbado mientras $z(t) \geq \bar{z}$:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= [1 - (1-m)y - m\bar{z}]x, \\ \dot{y} &= rm(x - \bar{z})y, \\ \dot{z} &= s[mx + (1-m)y - 1]\bar{z}. \end{aligned} \quad (22)$$

Como $\frac{\dot{x}}{x} - \frac{\dot{y}}{y} + \frac{\dot{z}}{\bar{z}} = 0$, entonces la función $v_p(x, y, z) = xy^{-1/r} e^{z/(s\bar{z})}$ es una primera integral del sistema perturbado (22). La superficie invariante $v_p(x, y, z) = \text{constante}$ que se empata en $z = \bar{z}$ con la invariante no perturbada $y = x^r z^{r/s}$ es $y = x^r e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s}$. Su proyección ortogonal sobre el plano (x, z) da el sistema perturbado reducido

$$\begin{aligned} \dot{x} &= [1 - (1-m)x^r e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s} - m\bar{z}]x, \\ \dot{z} &= s[mx + (1-m)x^r e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s} - 1]\bar{z}. \end{aligned}$$

La abscisa $\hat{x}_0$ donde la órbita no perturbada máxima es tangente a la recta frontera $z = \bar{z}$ (ver la figura 13, página siguiente) satisface $m\hat{x}_0 + (1-m)\hat{x}_0^r \bar{z}^{r/s} - 1 = 0$.

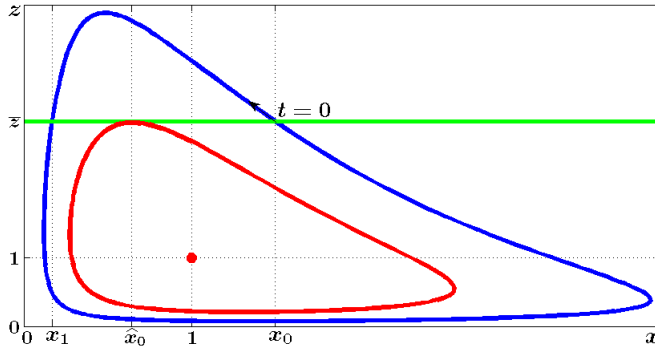


Figura 13. Cuadrante de fases del sistema reducido perturbado cuando abunde el omnívoro, pasándose de la recta umbral $z = \bar{z}$ (en verde). Están representadas la órbita no perturbada máxima (en rojo), tangente a dicha frontera en el punto $(\hat{x}_0, \bar{z})$, y una órbita perturbada (en azul) manteniéndose cerrada. Se usaron los valores $r = 1,5$, $s = 1,3$, $m = 0,7$, $\bar{z} = 3$, $z_0 = \bar{z}$ y $x_0 = 1,5 > \hat{x}_0 (\simeq 0,6432)$.

El análisis de la órbita que entra en la región perturbada desde la posición $(x_0, \bar{z})$ con $x_0 \in (\hat{x}_0, \infty)$, es perfectamente análogo al de la subsección anterior; se obtiene la ley de conservación

$$(m\bar{z} - 1)\frac{z}{\bar{z}} + \frac{s}{r}(1 - m)x^r e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)}\bar{z}^{r/s} + s(mx - \ln x) = \text{constante.} \quad (23)$$

y se concluye que la órbita perturbada sigue siendo cerrada.

5.3. Perturbación si abunda el nutriente o el omnívoro

Se pasa a estudiar en un solo modelo las eventualidades consideradas en las dos subsecciones anteriores. Se tiene la figura 14 (en la página siguiente) donde se pueden ver tres subregiones perturbadas.

La inferior derecha corresponde a abundancia de nutrientes, y se ha visto que la superficie invariante de interés es

$$y = \bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} \bar{z}^{r/s}. \quad (24)$$

La superior izquierda corresponde a abundancia de omnívoros, y se ha visto que la superficie invariante relevante es

$$y = x^r e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s}. \quad (25)$$

La subregión superior derecha corresponde a abundancia de ambas especies y conviene determinar la superficie invariante que ha de empatarse con las dos anteriores. El modelo perturbado en esta subregión, es decir cuando $x(t) \geq \bar{x}$ y $z(t) \geq \bar{z}$, es

$$\dot{x} = [1 - (1 - m)y - m\bar{z}]\bar{x},$$

$$\dot{y} = rm(\bar{x} - \bar{z})y,$$

$$\dot{z} = s[m\bar{x} + (1 - m)y - 1]\bar{z}$$

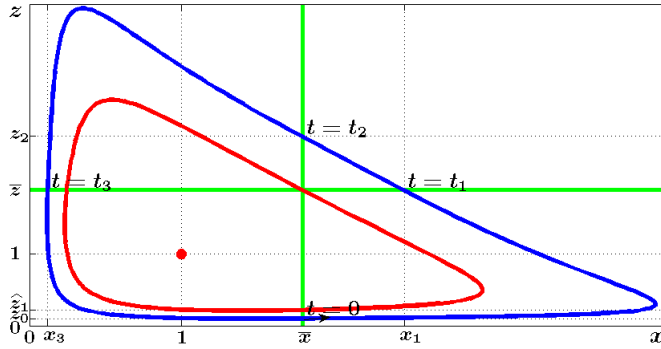


Figura 14. Cuadrante de fases del sistema reducido perturbado cuando abunde el nutriente y/o el omnívoro. Está representada una órbita que pasa por la subregión superior derecha donde actúan ambas perturbaciones, en azul, así como la mínima órbita con tal condición, pasando por su esquina $(\bar{x}, \bar{z})$, en rojo. Se usaron los valores $r = 0,9$, $s = 1,1$, $m = 0,6$, $\bar{x} = 1,8$, $\bar{z} = 1,9$ y $z_0 = 0,1 < \hat{z}_1 \simeq 0,215$.

y admite la primera integral $v_p(x, y, z) = e^{x/\bar{x}} y^{-1/r} e^{z/(s\bar{z})}$. La superficie invariante relevante es $y = \bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s}$, ya que en $z = \bar{z}$ se empata con (24) y en $x = \bar{x}$ se empata con (25). En consecuencia el sistema allí se reduce a $\dot{x} = [1 - \varphi(x, z) - m\bar{z}]\bar{x}$, $\dot{z} = s[m\bar{x} + \varphi(x, z) - 1]\bar{z}$, denotando $\varphi(x, z) \stackrel{\text{def}}{=} (1 - m)\bar{x}^r e^{r(x/\bar{x}-1)} e^{(r/s)(z/\bar{z}-1)} \bar{z}^{r/s}$.

Las órbitas obedecen a la ecuación $s[m\bar{x} + \varphi(x, z) - 1]\bar{z}dx + [m\bar{z} + \varphi(x, z) - 1]\bar{x}dz = 0$, la cual resulta ser una diferencial exacta y suministra la ley de conservación

$$s(m\bar{x} - 1)\frac{x}{\bar{x}} + (m\bar{z} - 1)\frac{z}{\bar{z}} + \frac{s}{r}\varphi(x, z) = \text{constante} \quad (26)$$

(se ha dividido por $\bar{x}\bar{z}$).

Se desea estudiar una órbita que llegue a penetrar en esa subregión donde actúan ambas perturbaciones. Para tal efecto, el punto de entrada en la región correspondiente a abundancia de nutrientes debe ser suficientemente bajo para que la salida no se efectúe temprano directamente en la región no perturbada. El caso límite, representado en rojo en la figura 14, corresponde a la trayectoria que pasa por la esquina $(\bar{x}, \bar{z})$; se llamará $\hat{z}_1$ la ordenada del punto de entrada de esta trayectoria especial. Tal ordenada está determinada por el hecho de que los puntos $(\bar{x}, \hat{z}_1)$ y $(\bar{x}, \bar{z})$ pertenecen a una misma órbita no perturbada. Es decir, $\hat{z}_1$ es la solución diferente de $\bar{z}$ de la ecuación

$$\left(\frac{\hat{z}_1 e^{-m\hat{z}_1}}{\bar{z} e^{-m\bar{z}}} \right)^{1/s} = \exp \left[\frac{1 - m}{r} \bar{x}^r \left(\hat{z}_1^{r/s} - \bar{z}^{r/s} \right) \right]$$

(obtenida a partir de la ley de conservación (17) y simplificando por $\bar{x}e^{-m\bar{x}}$).

En consecuencia, se considera como partida en $t = 0$ un punto $(\bar{x}, z_0)$ con $0 < z_0 < \hat{z}_1$ para poder alcanzar la subregión con abundancia de ambas especies (se cumple *ipso facto* la condición $z_0 < \hat{z}_0$ de la subsección 5.1, ya que necesariamente $\hat{z}_1 < \hat{z}_0$). Esta

subregión se alcanzará en el instante $t_1 > 0$ tal que $z(t_1) = \bar{z}$. Sea $x_1 \stackrel{\text{def}}{=} x(t_1)$. En virtud de (21) se tiene

$$s \left[(m\bar{x} - 1) \left(\frac{x_1}{\bar{x}} - 1 \right) + \frac{1}{r} \varphi(x_1, \bar{z}) - \frac{1-m}{r} \bar{x}^r z_0^{r/s} \right] + m(\bar{z} - z_0) - \ln(\bar{z}/z_0) = 0. \quad (27)$$

A partir de t_1 , la trayectoria obedece la ley de conservación (26), hasta el tiempo $t_2 > t_1$ tal que $x(t_2) = \bar{x}$. Sea $z_2 \stackrel{\text{def}}{=} z(t_2)$. Entonces $s(m\bar{x} - 1) + (m\bar{z} - 1) \frac{z_2}{\bar{z}} + \frac{s}{r} \varphi(\bar{x}, z_2) = s(m\bar{x} - 1) \frac{x_1}{\bar{x}} + m\bar{z} - 1 + \frac{s}{r} \varphi(x_1, \bar{z})$. Usando (27), queda

$$(m\bar{z} - 1) \frac{z_2}{\bar{z}} + \frac{s}{r} \varphi(\bar{x}, z_2) = mz_0 - 1 + \frac{s}{r} (1 - m) \bar{x}^r z_0^{r/s} + \ln(\bar{z}/z_0), \quad (28)$$

que define z_2 directamente en función de z_0 .

A partir de t_2 , la trayectoria obedece la ley de conservación (23) (obtenida en la subsección 5.2, correspondiente a abundancia de omnívoros), hasta el tiempo $t_3 > t_2$ tal que $z(t_3) = \bar{z}$. Sea $x_3 \stackrel{\text{def}}{=} x(t_3)$. Entonces,

$$m\bar{z} - 1 + \frac{s}{r} (1 - m) x_3^r \bar{z}^{r/s} + s(mx_3 - \ln x_3) = (m\bar{z} - 1) \frac{z_2}{\bar{z}} + \frac{s}{r} \varphi(\bar{x}, z_2) + s(m\bar{x} - \ln \bar{x}).$$

Usando (28) y dividiendo por s , queda $\ln \bar{x} - m\bar{x} + \frac{1}{s} (\ln z_0 - mz_0) - \frac{1-m}{r} \bar{x}^r z_0^{r/s} = \ln x_3 - mx_3 + \frac{1}{s} (\ln \bar{z} - m\bar{z}) - \frac{1-m}{r} x_3^r \bar{z}^{r/s}$. Tomando exponenciales, se tiene

$$(\bar{x} e^{-m\bar{x}}) (z_0 e^{-mz_0})^{1/s} e^{-\frac{1-m}{r} \bar{x}^r z_0^{r/s}} = (x_3 e^{-mx_3}) (\bar{z} e^{-m\bar{z}})^{1/s} e^{-\frac{1-m}{r} x_3^r \bar{z}^{r/s}}$$

es decir $\varepsilon_0 = \varepsilon_3$, donde ε_0 es la energía de la órbita no perturbada que pasa por $(\bar{x}, z_0)$ y ε_3 la que pasa por $(x_3, \bar{z})$. Así, la órbita perturbada es cerrada.

La proposición siguiente abarca también las dos subsecciones anteriores.

Proposición 6. *El modelo de Lotka y Volterra generalizado (13) es estructuralmente robusto bajo perturbaciones locales asociadas a abundancia de nutrientes y/u omnívoros: todas sus soluciones biológicamente significativas no estacionarias se mantienen periódicas.*

5.4. Perturbación si la presa abunda

Sea un umbral $\bar{Y} > Y_m^*$ de abundancia de presas, con el cual se perturba el sistema (13) mientras $Y(T) \geq \bar{Y}$. Al eliminar las dimensiones (introduciendo también la nueva constante $\bar{y} \stackrel{\text{def}}{=} \bar{Y}/Y_m^* > 1$), se obtiene el sistema perturbado mientras $y(t) \geq \bar{y}$:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= [1 - (1 - m)\bar{y} - mz]x, \\ \dot{y} &= rm(x - z)\bar{y}, \\ \dot{z} &= s[mx + (1 - m)\bar{y} - 1]z. \end{aligned} \quad (29)$$

Como $\frac{\dot{x}}{x} - \frac{\dot{y}}{r\bar{y}} + \frac{\dot{z}}{sz} = 0$, entonces $x^r e^{1-y/\bar{y}} z^{r/s}$ es constante a lo largo de las soluciones en la región perturbada; se toma $\bar{y}$ como valor de esta constante, de tal modo que la

superficie invariante perturbada $\bar{y} = x^r e^{1-y/\bar{y}} z^{r/s}$ se empate bien con la no perturbada $y = x^r z^{r/s}$ para $y = \bar{y}$.

Sobre dicha superficie invariante, basta considerar las ecuaciones primera y tercera del sistema (29).

En el plano de fases (x, z) , la frontera de la región perturbada no es una recta como en todo lo visto anteriormente; la condición $y = \bar{y}$ equivale allí a $x^r z^{r/s} = \bar{y}$; es decir, dicha frontera es del tipo hiperbólico: $xz^{1/s} = \bar{y}^{1/r}$ (ver la figura 15).

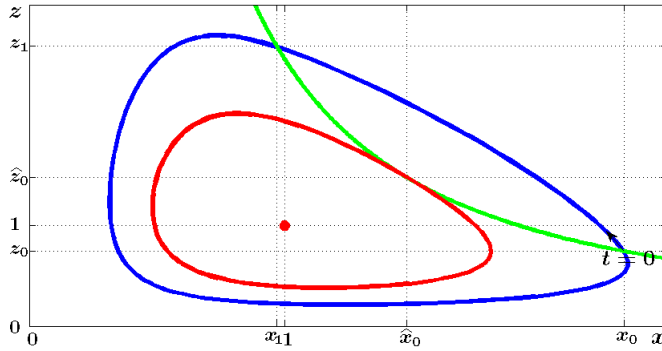


Figura 15. Cuadrante de fases del sistema reducido perturbado cuando abunde la presa, con incursión encima de la curva umbral $xz^{1/s} = \bar{y}^{1/r}$ (en verde). Están representadas la órbita no perturbada máxima (en rojo), tangente a dicha frontera en el punto $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$, y una órbita perturbada manteniéndose cerrada (en azul). Se usaron los valores $r = 1,4$, $s = 1,5$, $m = 0,9$, $\bar{y} = 2,5$ y $z_0 = 0,75$ ($< \hat{z}_0 \simeq 1,48$).

Interesa determinar el punto de tangencia $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$ entre esta frontera y la órbita no perturbada máxima. La pendiente en un punto (x, z) de la “hipérbola” $z = \bar{y}^{s/r}/x^s$ es $dz/dx = -sz/x$ y la pendiente en un punto (x, z) de la órbita es, según (16),

$$\frac{dz}{dx} = \frac{s[mx + (1-m)x^r z^{r/s} - 1]z}{[1 - (1-m)x^r z^{r/s} - mz]x}.$$

Al igualar ambas, se obtiene la condición $x = z$; luego, como $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$ pertenece a la frontera, se tiene $\hat{x}_0 \hat{z}_0^{1/s} = \bar{y}^{1/r}$, de donde $\hat{x}_0 = \hat{z}_0 = \bar{y}^{\frac{s}{r(s+1)}}$.

Ahora, se va a considerar una solución que entra en la región perturbada por un punto (x_0, z_0) tal que $x_0 z_0^{1/s} = \bar{y}^{1/r}$ y tal que $x_0 > \hat{x}_0$ y $z_0 < \hat{z}_0$, de tal modo de ingresar por debajo del punto de tangencia $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$; esto permite regresar por un punto (x_1, z_1) por encima del mismo (con $x_1 < \hat{x}_0$ y $z_1 > \hat{z}_0$).

La órbita perturbada satisface $s[mx + (1-m)\bar{y} - 1]zdx + [mz + (1-m)\bar{y} - 1]xdz = 0$. Usando el factor integrante $1/(xz)$, se obtiene

$$m(sx + z) + s[(1-m)\bar{y} - 1] \ln(xz^{1/s}) = \text{constante}.$$

Como $x_0 z_0^{1/s} = \bar{y}^{1/r} = x_1 z_1^{1/s}$, resulta $sx_1 + z_1 = sx_0 + z_0$.

Se puede ahora comparar las órbitas no perturbadas en (x_1, z_1) y (x_0, z_0) :

$$\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_0} = \frac{(x_1 e^{-mx_1})(z_1 e^{-mz_1})^{1/s} e^{-\frac{1-m}{r}\bar{y}}}{(x_0 e^{-mx_0})(z_0 e^{-mz_0})^{1/s} e^{-\frac{1-m}{r}\bar{y}}} = \frac{x_1 z_1^{1/s} e^{-m(sx_1+z_1)/s}}{x_0 z_0^{1/s} e^{-m(sx_0+z_0)/s}} = 1;$$

es decir, la órbita es la misma y el empate del trozo perturbado con el no perturbado da una curva cerrada. Las soluciones siguen siendo periódicas.

5.5. Perturbación si la presa escasea

Sea un umbral $\underline{Y} < Y_m^*$ de escasez de presas, con el cual se perturba el sistema (13) mientras $Y(T) \leq \underline{Y}$. Al eliminar las dimensiones (introduciendo también la nueva constante $\underline{y} \stackrel{\text{def}}{=} \underline{Y}/Y_m^* < 1$), se obtiene el sistema perturbado válido cuando $y(t) \leq \underline{y}$:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= [1 - (1 - m)\underline{y} - mz]x, \\ \dot{y} &= rm(x - z)\underline{y}, \\ \dot{z} &= s[mx + (1 - m)\underline{y} - 1]z.\end{aligned}\tag{30}$$

Como $\frac{\dot{x}}{x} - \frac{\dot{y}}{ry} + \frac{\dot{z}}{sz} = 0$, entonces $x^r e^{-y/y} z^{r/s}$ es constante a lo largo de las soluciones en la región perturbada; se toma $\underline{y}/e$ como valor de esta constante, de tal modo que la superficie invariante perturbada $\underline{y} = x^r e^{1-y/y} z^{r/s}$ se empate bien con la no perturbada $y = x^r z^{r/s}$ para $y = \underline{y}$. Sobre dicha superficie invariante, basta considerar las ecuaciones primera y tercera del sistema (30).

En el plano de fases (x, z) , la frontera de la región perturbada es del tipo hiperbólico como en la subsección 5.4, con ecuación $xz^{1/s} = \underline{y}^{1/r}$ (ver la figura 16).

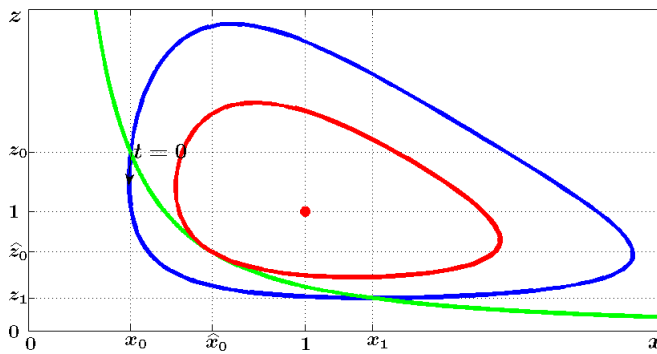


Figura 16. Cuadrante de fases del sistema reducido perturbado cuando escasee la presa, con incursión debajo de la curva umbral $xz^{1/s} = \underline{y}^{1/r}$ (en verde). Están representadas la órbita no perturbada máxima (en rojo), tangente a dicha frontera en el punto $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$, y una órbita perturbada (en azul) manteniéndose cerrada. Se usaron los valores $r = 1,3$, $s = 1,4$, $m = 0,7$, $\underline{y} = 0,4$, $z_0 = 1,5$ y $x_0 = \underline{y}^{1/r} z_0^{-1/s}$.

El punto de tangencia $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$ entre esta frontera y la órbita no perturbada máxima obedece ecuaciones similares a las de la subsección 5.4 y se obtiene análogamente $\hat{x}_0 = \hat{z}_0 = \underline{y}^{\frac{s}{r(s+1)}}$.

Se considera una solución que entra en la región perturbada por un punto (x_0, z_0) tal que $x_0 z_0^{1/s} = \underline{y}^{1/r}$ y tal que $x_0 < \hat{x}_0$ y $z_0 > \hat{z}_0$, de tal modo de ingresar por encima del punto de tangencia $(\hat{x}_0, \hat{z}_0)$ y regresar por un punto (x_1, z_1) por debajo del mismo (con $x_1 z_1^{1/s} = \underline{y}^{1/r}$, $x_1 > \hat{x}_0$ y $z_1 < \hat{z}_0$).

De manera análoga al caso de abundancia de presas, la condición que (x_0, z_0) y (x_1, z_1) pertenezcan a la misma órbita perturbada equivale a la ecuación lineal $sx_1 + z_1 = sx_0 + z_0$. Luego, la comparación de los trozos no perturbados muestra que la solución perturbada sigue siendo periódica.

5.6. Perturbación si la presa abunda o escasea

Se pasa a considerar en un solo modelo las eventualidades consideradas en las dos subsecciones anteriores. Se tiene la figura 17, para el sistema perturbado reducido

$$\begin{cases} \dot{x} = [1 - (1-m)\underline{y} - mz]x, \\ \dot{z} = s[mx + (1-m)\underline{y} - 1]z \end{cases} \quad \text{si } xz^{1/s} \leq \underline{y}^{1/r};$$

$$\begin{cases} \dot{x} = [1 - (1-m)x^r z^{r/s} - mz]x, \\ \dot{z} = s[mx + (1-m)x^r z^{r/s} - 1]z \end{cases} \quad \text{si } \underline{y}^{1/r} \leq xz^{1/s} \leq \bar{y}^{1/r}; \quad (31)$$

$$\begin{cases} \dot{x} = [1 - (1-m)\bar{y} - mz]x, \\ \dot{z} = s[mx + (1-m)\bar{y} - 1]z \end{cases} \quad \text{si } xz^{1/s} \geq \bar{y}^{1/r}.$$

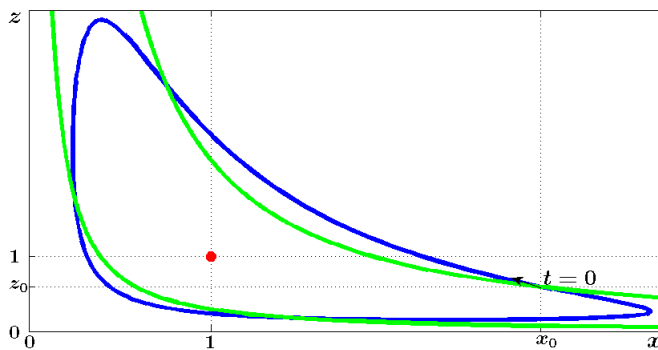


Figura 17. Cuadrante de fases del sistema reducido (31) perturbado cuando abunde o escasee la presa, con sus fronteras de perturbación disjuntas (en verde). Está representada en azul una órbita que pasa por las dos regiones perturbadas, manteniendo su carácter de cerrada. Se usaron los valores $r = 1,3$, $s = 1,3$, $m = 0,3$, $\underline{y} = 0,3$, $\bar{y} = 2,3$, $z_0 = 0,6$ y $x_0 = \bar{y}^{1/r} z_0^{-1/s}$.

Las dos fronteras, obviamente, no se cruzan. Por lo tanto, no hay ninguna situación por analizar que sea diferente de las ya abarcadas en las subsecciones 5.4 y 5.5.

Proposición 7. *El modelo de Lotka y Volterra generalizado (13) es estructuralmente robusto bajo perturbaciones locales asociadas a abundancia y/o escasez de las presas: todas las soluciones biológicamente significativas no estacionarias se mantienen periódicas.*

6. Conclusión

La idea que motivó el presente estudio es que posiblemente el modelo de Lotka y Volterra posee más cualidades positivas que las usualmente percibidas *a priori*. Para ponerlas a la luz, se consideraron perturbaciones llamadas locales porque modifican el sistema original solamente en un rango extremo de las funciones incógnitas, cuando éstas adquieren valores muy grandes o muy pequeños. Tales perturbaciones no afectan radicalmente el planteamiento de Lotka y Volterra, pero sí reducen los excesos dinámicos que ocurren para estos valores extremos, y así se justifican biológicamente, como se ha argumentado en cada circunstancia específica tratada.

La agradable sorpresa es la evidencia de alguna robustez estructural frente a estas perturbaciones, confirmada además por resultados similares con tres especies biológicas para lo que se ha considerado aquí como un modelo de Lotka y Volterra generalizado. Sin duda, esta robustez no elimina la inestabilidad estructural, ya que se trata solamente de algunas perturbaciones muy particulares, mientras que la estabilidad estructural (usualmente requerida para modelar significativamente) exige robustez bajo cualquier tipo de perturbación, con tal de que sea suficientemente pequeña. Sin embargo, la robustez detectada en este trabajo, aparentemente no sospechada, es una cualidad positiva que podría merecer ser tomada en cuenta y que quizás contribuiría entonces a justificar el marcado favoritismo otorgado tradicionalmente por la comunidad científica al prestigioso modelo de Lotka y Volterra.

Referencias

- [1] V. Arnold, *Ordinary differential equations*, The MIT Press, Cambridge, 1989.
- [2] N. Bacaër, *A short history of mathematical population dynamics*, Springer-Verlag, Londres, 2011.
- [3] M. Farkas, *Dynamical models in biology*, Academic Press, San Diego, 2001.
- [4] A. Hillion, *Les théories mathématiques des populations*, Presses Universitaires de France, París, 1986.
- [5] M. Iannelli & A. Pugliese, *An introduction to mathematical population dynamics, along the trail of Volterra and Lotka*, Springer, Cham, 2014.
- [6] A. Lotka, *Elements of physical biology*, Williams & Wilkins, Baltimore, 1925.
- [7] J.D. Murray, *Mathematical biology I: an introduction*, Springer-Verlag, Nueva York, 2002.

- [8] L. Perko, *Differential equations and dynamical systems*, Springer-Verlag, Nueva York, 2001.
- [9] P. Russo, *Robustez del modelo depredador-presa de Lotka y Volterra bajo ciertas perturbaciones locales biológicamente motivadas*, Tesis de Licenciatura en Matemáticas, Universidad de Oriente, Cumaná, 2022.
- [10] V. Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, París, 1931.

Recibido en enero de 2024. Aceptado para publicación en agosto de 2024.

PEDRO RUSSO
COORDINACIÓN DE MATEMÁTICA ESTADO SUCRE
UNIVERSIDAD NACIONAL EXPERIMENTAL DEL MAGISTERIO SAMUEL ROBINSON
CUMANÁ, VENEZUELA
e-mail: russopedroj@hotmail.com

JACQUES LAFORGUE
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICAS
UNIVERSIDAD DE ORIENTE
CUMANÁ, VENEZUELA
e-mail: laforgue007@gmail.com