

# Modelo de Presa y Depredador (V. Volterra)

$$\begin{cases} \dot{u} = u(a - bv) & , u \geq 0 \\ \dot{v} = v(-c + du) & , v \geq 0 \end{cases} \quad a, b, c, d > 0$$

Espacio de fases  $\Omega = \mathbb{R}_+^2$  ,  $\mathbb{R}_+ = [0, \infty[$

## Equilibrios

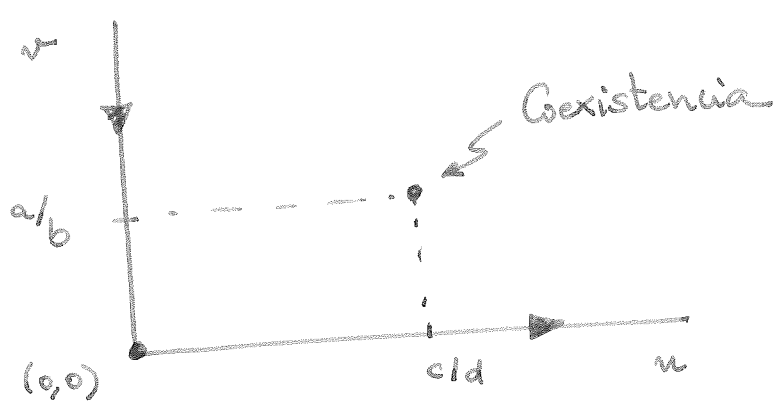
$(0, 0)$  sol. trivial,  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  estado de coexistencia

## Soluciones semi-triviales

$v = 0 \rightsquigarrow \dot{u} = au$  Ec. Malthus



$u = 0 \rightsquigarrow \dot{v} = -cv$  Desintegración radiactiva



Las soluciones con condición inicial en  $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$  permanecen en el cuadrante abierto, pues las órbitas no se cortan. Para estudiar estas soluciones necesitamos el concepto de integral primera y un resultado sobre órbitas cerradas.

# ① Integral Primera

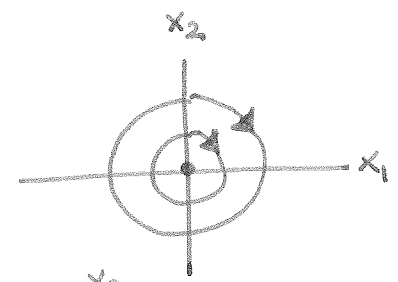
Dado un sistema autónomo  $\dot{x} = X(x), x \in \Omega \subset \mathbb{R}^d$ ,  
 decimos que una función  $I: G \subset \Omega \rightarrow \mathbb{R}$  es una integral  
 primera si  $G$  es abierto,  $I$  es continua y

$$I(x(t)) = \text{constante} \quad \forall x(t) \text{ solución en } G$$

## Ejemplos

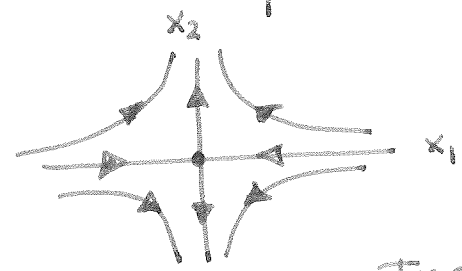
(a)  $\dot{x}_1 = x_2, \dot{x}_2 = -x_1 \quad \Omega = \mathbb{R}^2$

$$I(x_1, x_2) = \frac{1}{2}x_1^2 + \frac{1}{2}x_2^2$$



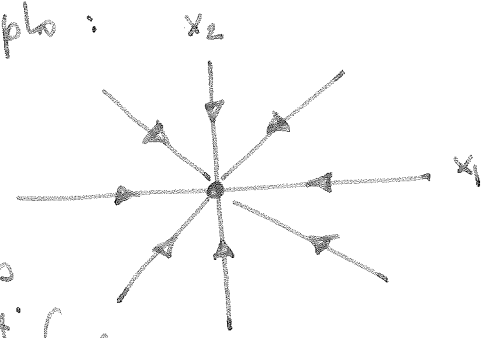
(b)  $\dot{x}_1 = -x_1, \dot{x}_2 = x_2, \quad \Omega = \mathbb{R}^2$

$$I(x_1, x_2) = x_1 x_2$$



Las funciones constantes ( $I \equiv 0, I \equiv 7, \dots$ ) son integrales  
 primeras de manera trivial. Como es lógico se buscarán  
 integrales primeras no constantes. En muchas ocasiones  
 no existirán, veamos un ejemplo:

$$\dot{x}_1 = -x_1, \dot{x}_2 = -x_2$$



El origen es un atractor: todas  
 las soluciones  $(x_1(t), x_2(t))$  satisfacen  
 $x_1(t) \rightarrow 0, x_2(t) \rightarrow 0$  si  $t \rightarrow +\infty$ . Si  $I(x_1, x_2)$  es  
 una integral primera

$$I(x_1(t), x_2(t)) \rightarrow I(0, 0), t \rightarrow +\infty$$

por la continuidad de  $I$ . Por otra parte  $I$  es

constante a lo largo de la órbita. Por tanto  $I(x_1, x_2) = I(0, 0)$  para cualquier  $(x_1, x_2)$  y no hay más integrales primeras que las constantes. Para el sistema de Volterra veremos que hay integrales primeras no constantes.

La importancia de las integrales primeras estará en que nos van a permitir localizar las órbitas, que han de estar contenidas en los conjuntos de nivel,

$$\left. \begin{array}{l} \gamma \text{ órbita} \\ p \in \gamma \end{array} \right\} \Rightarrow \gamma \subset I^{-1}(p)$$

Continuación de los ejemplos

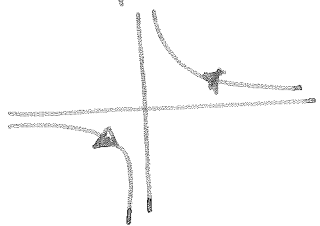
(a)  $I^{-1}(\frac{1}{2}) = \mathbb{S}^1$  órbita correspondiente a la solución  $x(t) = (\cos t, \sin t)$



(b)  $I^{-1}(0) =$  ejes coordenados (5 órbitas)



$I^{-1}(1) =$  ~~dos hipérbolas~~ una hipérbola (2 órbitas)



El resultado siguiente permite probar que una órbita es cerrada (y por tanto las soluciones asociadas periódicas) cuando el conjunto de nivel es una curva de Jordan.

② Sea  $\gamma$  una órbita contenida en una curva de Jordan  $\Gamma \subset \Omega$ . Se supone

$$X(x) \neq 0 \quad \forall x \in \Gamma$$

(No hay equilibrios en  $\Gamma$ ).

Entonces  $\Gamma = \emptyset$ .

Se dará un esquema de la demostración en el Apéndice. Observamos que este resultado sería aplicable al ejemplo a). Las órbitas distintas del equilibrio están contenidas en conjuntos de nivel  $I^{-1}(c)$  con  $c > 0$ . Como estos conjuntos son circunferencias y no hay equilibrios sobre ellas, cada órbita no trivial coincide con un  $I^{-1}(c)$ .

Volvemos al sistema de Volterra.

Búsqueda de una integral primera

Buscamos una integral primera del tipo

$$I(u, v) = F(u) + G(v)$$

[Hay una analogía con el ejemplo (a), no con (b)].

Ahora nos animamos a hacer cálculos sin rigor

$$I(u(t), v(t)) = \text{cte} \Rightarrow$$

$$\frac{\partial I}{\partial u} \dot{u} + \frac{\partial I}{\partial v} \dot{v} = 0 \Rightarrow$$

$$F'(u) u(a - bv) + G'(v) v(-c + du) = 0.$$

Separamos lo que depende de  $u$  de lo que depende de  $v$   
(puede que dividamos por cero)

$$\frac{F'(u)u}{c-du} = \frac{G'(v)v}{a-bv}$$

Como las variables  $u$  y  $v$  son independientes las dos cantidades han de coincidir con una constante, digamos  $-1$ . (\*)

$$F'(u) = d - \frac{c}{u}, \quad G'(v) = b - \frac{a}{v} \Rightarrow$$

$$F(u) = du - c \ln u, \quad G(v) = bv - a \ln v.$$

Llegamos así a la función

$$I(u, v) = du + bv - c \ln u - a \ln v,$$

bien definida y de clase  $C^\infty$  en  $G = \text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ .

El proceso por el que hemos llegado a  $I$  puede ser cuestionable. No nos importa, ahora podemos comprobar de manera rigurosa que  $I$  es una integral primera sin más que derivar.

Vamos ahora a estudiar los conjuntos de nivel de la función  $I$ . Para ello observamos que

$$- \ln u \rightarrow +\infty \text{ si } u \downarrow 0, \quad du - c \ln u \rightarrow +\infty \text{ si } u \rightarrow +\infty$$

---

(\*) La elección del  $-1$  es bastante arbitraria, habría servido cualquier otro número  $\neq 0$ .

De aquí se puede deducir que  $I(u, v)$  se va a infinito cuando  $(u, v)$  se acerca a la frontera de  $\Omega$  o se va a infinito. De manera precisa,

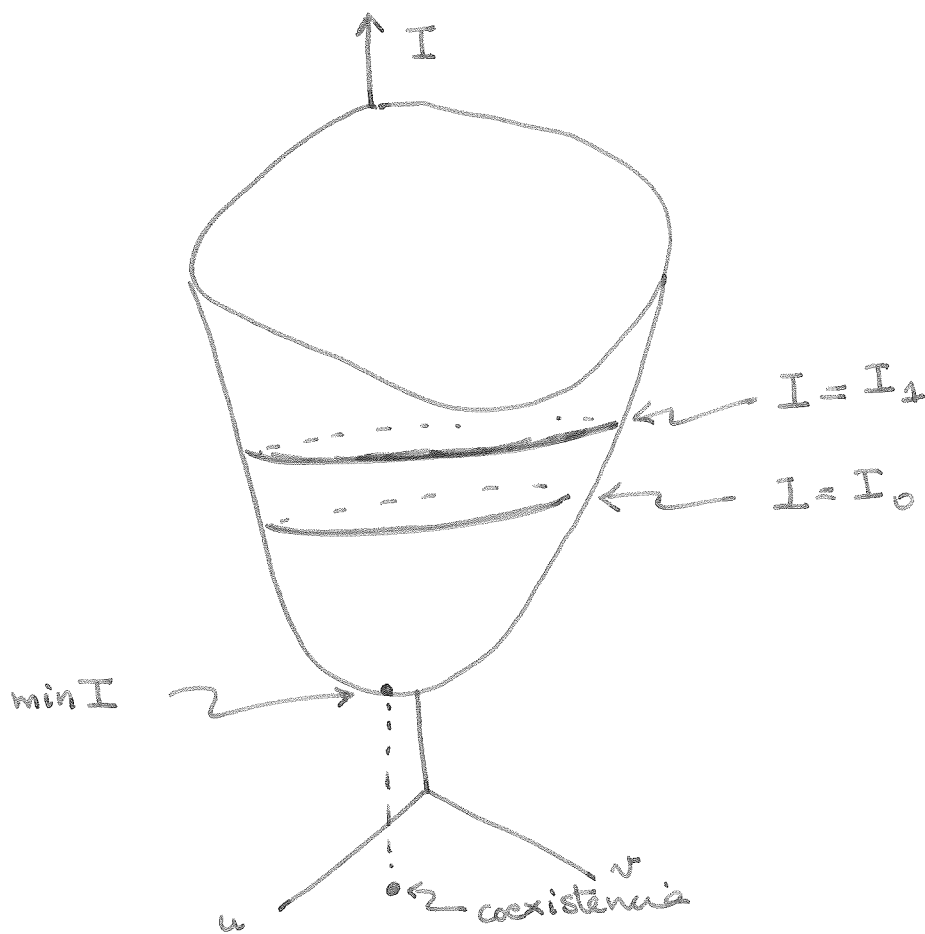
$$I(u, v) \rightarrow +\infty \quad \text{si} \quad u+v+\frac{1}{u}+\frac{1}{v} \rightarrow +\infty.$$

Por otra parte observamos que  $I$  tiene un único punto crítico, que es precisamente el equilibrio de coexistencia,

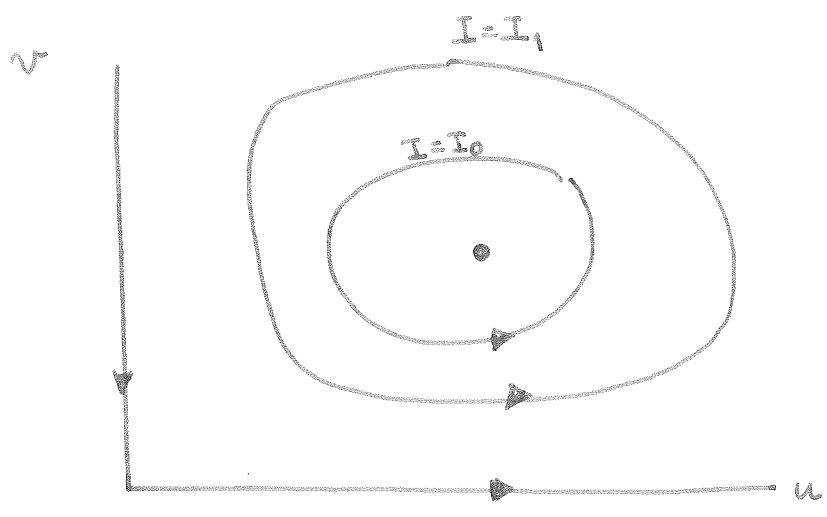
$$\nabla I(u, v) = 0 \iff (u, v) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

En este punto se ha de alcanzar el mínimo global de  $I$ .

Se puede pensar la gráfica de  $I$  como una cesta que se va ajustando a las paredes del primer octante a medida que  $(u, v)$  se acerca a los ejes



A continuación dibujamos los conjuntos de nivel de  $I$  en el plano  $(u, v)$ .



Como los conjuntos de nivel son curvas de Jordan que no contienen equilibrios (a excepción de  $\min I$ ), las órbitas son cerradas y por tanto todas las soluciones en  $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$  son periódicas.

Ejercicio Demuestra que la función  $f(v) = bv - a \ln v$  tiene dos inversas parciales

$$\varphi_i^{-1} : [\alpha, +\infty[ \rightarrow ]0, \frac{a}{b}], \quad \varphi_d^{-1} : [\alpha, +\infty[ \rightarrow [\frac{a}{b}, +\infty[.$$

Utiliza este hecho para probar que el conjunto de nivel

$$du + bv - c \ln u - a \ln v = I_0, \quad I_0 > \min I$$

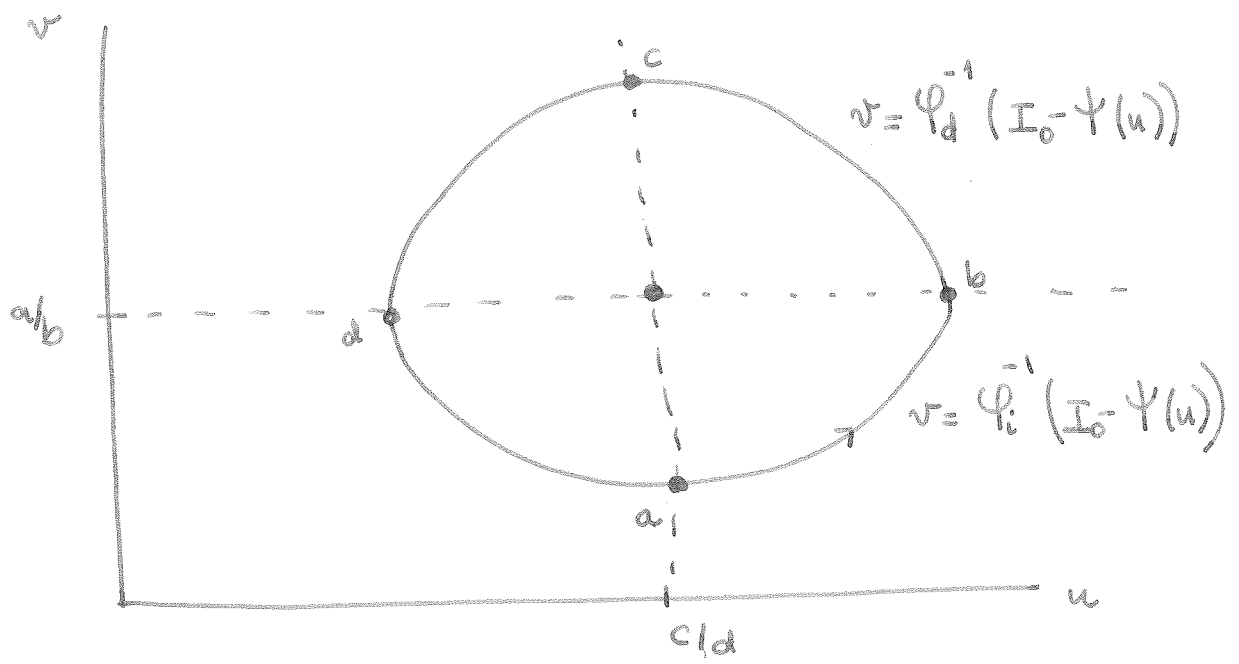
es una curva de Jordan que se obtiene pegando la gráfica de las funciones  $v = \varphi_i^{-1}(I_0 - \Psi(u))$ ,

$v = \varphi_d^{-1}(I_0 - \Psi(u))$  con  $\Psi(u) = du - c \ln u$ . Además,

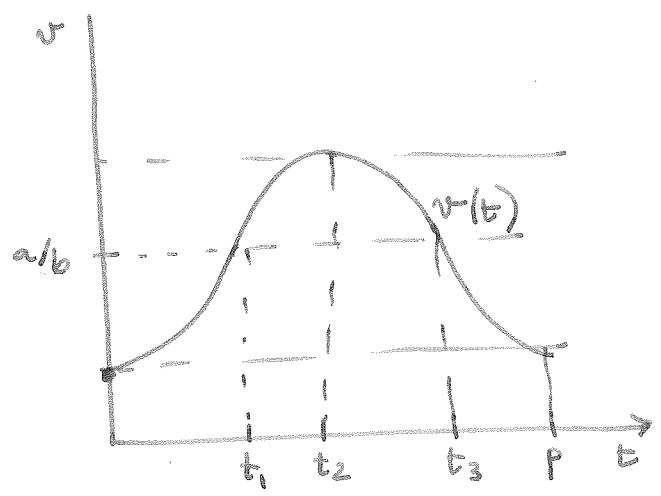
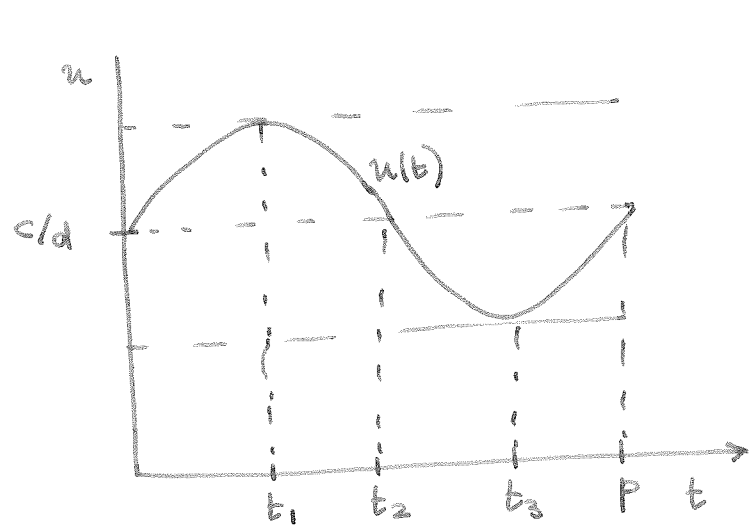
en el conjunto de nivel  $v$  alcanza su máximo y su mínimo sobre la recta  $u = \frac{c}{d}$  mientras que  $u$

lo hace sobre la recta  $v = \frac{a}{b}$ .

Véase la siguiente figura.



Podemos ahora cómo va la gráfica de la solución  $(u(t), v(t))$  si suponemos  $(u(0), v(0)) = a$ ,  $(u(t_1), v(t_1)) = b$ ,  $(u(t_2), v(t_2)) = c$ ,  $(u(t_3), v(t_3)) = d$  y  $p$  es el periodo



Se puede probar que el periodo  $p$  de la solución va aumentando a medida que aumenta  $I$  y tiende a  $\infty$  cuando  $I \rightarrow \infty$ . Esto requiere un análisis más complicado



## Notas históricas y críticas al modelo

① En 1926 Vito Volterra era un célebre matemático. Influenciado por el joven zoólogo Umberto D'Ancona se interesó por la ecología y presentó este modelo. Más o menos en la misma época también lo encontró Alfred Lotka. Para más información se puede consultar el artículo de M. Gatto, *On Volterra and D'Ancona's footsteps: The temporal and spatial complexity of ecological interactions and networks*, *Italian Journal of Zoology* 76 (2009) 3-15

② Desde el punto de vista de la ecología se pueden hacer muchas críticas al modelo, entre otras que el modelo no es estructuralmente estable. Esto quiere decir que pequeñas perturbaciones del campo dan lugar a un retrato de fases cualitativamente distinto. Más adelante veremos que el sistema

$$\begin{cases} \dot{u} = u(a - E_0 u - b v) \\ \dot{v} = v(-c + d u) \end{cases}$$

con  $E_0 > 0$  pequeño no tiene órbitas cerradas.

La estabilidad estructural es una propiedad deseable en Ecología, pues el modelado está siempre sujeto a aproximaciones y errores.

Hay otras objeciones: el crecimiento Malthusiano de las especies, cuando suele ser más realista un modelo logístico o el modelado de las interacciones. Es claro que 100 depredadores pueden ser muy dañinos

para 10 presas pero serán prácticamente inapreciables si actúan sobre un millón de presas. Para tener en cuenta este hecho se puede reemplazar el término  $bv$  por  $b\frac{v}{u}$ , o para evitar singularidades en los ejes,  $b\frac{v}{1+u}$ ...

Por ejemplo  $\dot{u} = u(a - \frac{bv}{1+u})$ ,  $\dot{v} = v(-v + \frac{du}{1+v})$ ...

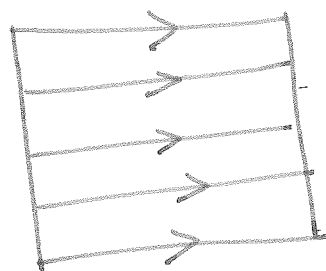
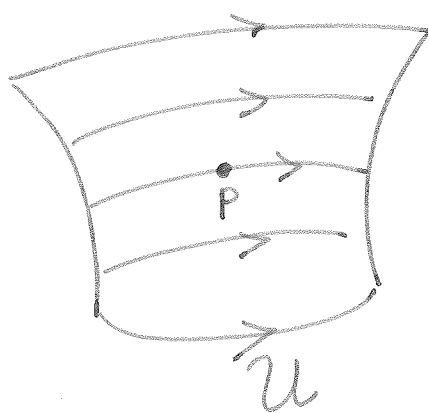
## Apéndice

### El Teorema de la Caja de Flujo

Suponemos que el campo  $X: \Omega \subset \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$  es  $C^1$  y  $p \in \Omega$  no es un punto de equilibrio

$$X(p) \neq 0.$$

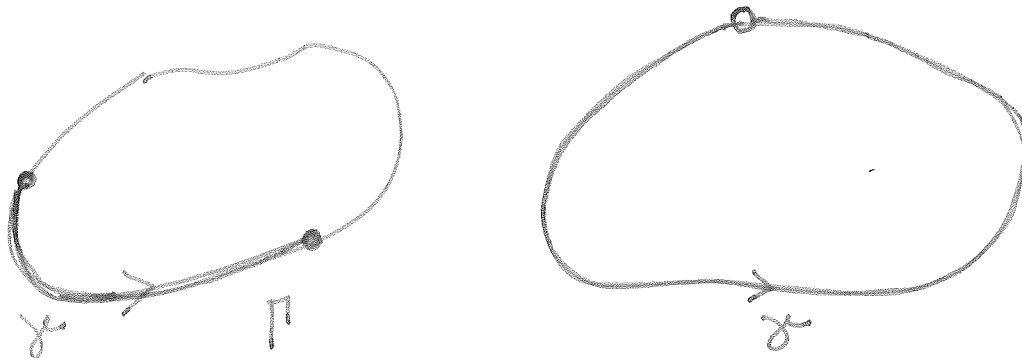
Entonces existe un entorno  $\mathcal{D}$  compacto de  $p$ ,  $\mathcal{U}$ , que se transforma difeomórficamente en el cubo  $[-1, 1]^d$  y transforma las órbitas del flujo en las líneas paralelas  $x_1 = b$ ,  $x_2 = c_2, \dots, x_d = c_d$



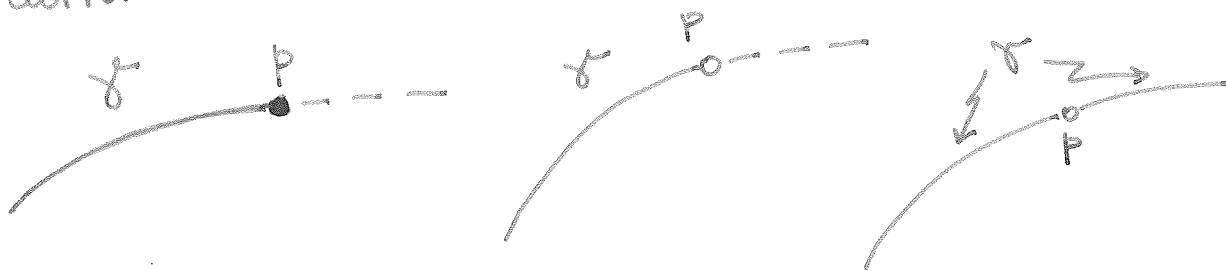
$$[0, 1] \times \dots \times [0, 1]$$

# "Demostración" intuitiva de ②

Suponemos por reducción al absurdo que  $\gamma$  está contenida propiamente en  $\Gamma$ . Como  $\gamma$  es un conexo dentro de  $\Gamma$  que contiene más de un punto ( $p$  no es equilibrio) ha de ser un arco con uno o dos finales.



$\gamma$  puede ser un arco abierto, cerrado o semi-cerrado. Fijamos un final de  $\gamma$ , digamos  $p$ . Localmente puede ocurrir una de estas situaciones:



Si tomamos una caja de flujo en  $p$  (lo que es posible porque  $p \in \Gamma$  y por tanto no es equilibrio) encontramos una situación que no es compatible con ninguno de los tres dibujos.