Universidad de Sonora

Departamento de Matemáticas

Algunos problemas matemáticos concernientes al principio ecológico de exclusión competitiva

TESIS

QUE PARA OBTENER
EL TITULO DE LICENCIADO EN
MATEMATICAS

PRESENTA

Jesús Armando López Pacheco

1

Hermosillo, Sonora

Marzo de 1989

Universidad de Sonora

Departamento de Matemáticas

Algunos problemas matemáticos concernientes al principio ecológico de exclusión competitiva

TESIS

QUE PARA OBTENER
EL TITULO DE LICENCIADO EN
MATEMATICAS

PRESENTA

Jesús Armando López Pacheco

Hermosillo, Sonora

Marzo de 1989

ALGUNOS PROBLEMAS MATEMATICOS CONCERNIENTES AL PRINCIPIO ECOLOGICO DE EXCLUSION COMPETITIVA

CAPITULO O.- PANORAMA GENERAL DEL TRABAJO.

a).- Generalidades..............................2

b).- Introduccion historica.....................2

c).- El principio de exclusión competitiva para poblaciones biologicas..........................3

CAPITULO I.- INTRODUCCION.

a).- El principio de exclusión competitiva. Origenes y comentarios..........................8

b).-Ejemplos clásicos. Trabajos de Lotka-Volterra.

A).- El modelo de una especie....................10

B).- El modelo de dos especies en competencia......11

C).- El modelo depredador-presa...................13

CAPITULO II.- TEORIA FUNDAMENTAL.

a).- Sistemas de ecuaciones diferenciales.........15

b).- Sistemas dinámicos...........................23

i).- Introducción.................................23

ii).- El flujo en una ecuación diferencial........25

iii).- Nuestro espacio.............................26

iv).- La definición...............................27

c).- Atractores...................................27

d).-La cuestión de estabilidad....................30

i).- Estabilidad en sistemas dinámicos............30

ii).- Estabilidad y conjuntos invariantes.........32

e).- Estabilidad asintótica y funciones de Liapunov.......37

CAPITULO III.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

a).- Persistencia y exclusión.....................40

b).- Factores limitantes..........................41

c).- Recursos bióticos............................46

CAPITULO IV.- CONSTRUCCION DE UN CONTRAEJEMPLO AL PRINCIPIO DE EXCLUSION....................49

CAPITULO V.- RESULTADOS POSTERIORES Y CONCLUSIONES........59

APENDICE I.- EL TEOREMA DE SARD......................61

APENDICE II.- CAMPOS VECTORIALES , EL NUMERO DE EULER Y EL TEOREMA DE POINCARE Y HOPF.................62

REFERENCIAS...64

CAPITULO O.- PANORAMA GENERAL DEL TRABAJO.

a) GENERALIDADES.

Existen algunos principios básicos en Ecología que son objeto d diversos tipos de investigaciones; entre ellos destaca e principio de la competencia biológica que tiene una serie d implicaciones de gran importancia a muy diversos niveles en l organización de la naturaleza.

La competencia es uno de esos fenómenos naturales que se observa y para los cuales no tenemos una terminología adecuada y aplicamos términos que tienen una connotación distinta ya que involucran fenómenos de los más diversos tipos. Dos perros hambrientos a los que se les ofrece un pedazo de carne, seguramente entrarán en una competencia directa para ganar el alimento que está en forma limitada; este tipo de compentencia es distinto a la que se puede establecer entre dos plantas que viven contiguas y que requieren para su vida de una limitada cantidad de fósforo en el suelo. En ambos casos usamos el término competencia sin que en realidad los dos casos sean semejantes.

La competencia se refiere a la acción recíproca entre dos organismos que pretenden apoderarse de la misma cosa. En Ecología, la competencia entre especies es toda acción recíproca entre poblaciones de diversas especies, que afecta adversamente su desarrollo o supervivencia.

La interacción competitiva podrá comprender acaso el espacio, alimentos o sustancias nutritivas, luz, la acción de los materiales de desecho, depredación mutua, exposición a carnívoros, enfermedades, etc.. La competencia, al menos en condiciones hipotéticas, puede traducirse en ajustes de equilibrio por parte de dos o más especies, puede conducir a que una especie sustituya a la otra, o la obligue a ocupar otro espacio o a servirse de otro alimento, sea el objeto de la competencia el que sea. Se ha observado con frecuencia que los organismos emparentados, con hábitos o formas de vidas similiares no se encuentran en los mismos lugares y si lo hacen, se sirven de alimentos distintos, se muestran activos en otros momentos, u ocupan en una u otra forma nichos distintos. El nicho ecológico consiste no solo del espacio físico ocupado por un organismo, sino tambien del papel de éste en la comunidad incluida su fuente de energía, su perido d actividad, etc.. No existen por supuesto dos especies que tenga exactamente el mismo nicho y sean diferentes, sino que la especies sobre todo si estan emparentadas de cerca (y poseen e consecuencia caracteristicas morfológicas y fisiológica similares), son a menudo tan parecidas que sus necesidades e materia de nichos son virtualmente las mismas. Por otra parte, s produce competencia siempre que, por lo menos en parte, los nichos se superpongan. No sabemos cuan grande deba ser la superposició para que un especie expulse a la otra, pero en todo caso l observación y los estudios experimentales han demostrado que l regla de una sola especie por nicho es cierta en la gran mayori de los casos. Esta idea fue mostrada antes que nadie por Gause er 1934, y se le conoce como el principio de Gause o de Exclusiór Competitiva.

Algunos de los aspectos teóricos más discutidos de la teoría de competencia giran alrededor de lo que se ha dado en designar las ecuaciones de Lotka-Volterra asi llamadas por que fueron propuestas como modelos por Lotka y Volterra en publicaciones independientes en 1925-26.

b) INTRODUCCION HISTORICA.

A mediados de los años 20's, el biólogo italiano Umberto D'Ancona estaba estudiando la variación de la población de varias especies que interactúan entre sí. En el transcurso de su estudio, se encontró sobre porcentajes de pesca total de varias especies que fueron traídos a diferentes puertos del mediterráneo en los años de la primera guerra mundial. En particular, los datos daban el porcentaje de pesca total de celáseos (tiburones, escualos mantarrayas) que no son muy deseables como alimentos. Las estadísticas para el puerto de Fiume, Italia, durante los años 1914-1923 están dados a continuación [7]:

1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
11.9%	21.4%	22.1%	21.2%	36.4%	27.3%	16.0%	15.9%	14.8%	10.7%

D'Ancona se encontraba sorprendido por el gran porcentaje de celáseos durante el perído de la guerra. Obviamente, razonaba, el incremento en el porcentaje de celáseos se debió a la gran reducción en el nivel de pesca durante ese período. Pero, ¿ como afecta la intensidad de la pesca a las poblaciones de la pesca ?.

La respuesta a esa pregunta fue de gran importancia para D'Ancona en su estudio sobre la lucha por la supervivencia entre especies competitivas. Tambien fue de gran importancia para la industria pesquera, ya que tendria aplicaciones obvias para la manera de como la pesca debería realizarse.

Ahora lo que distingue los celáseos de los peces para alimento es que los celáseos son depredadores mientras que los peces para alimento son presas: Los celáseos dependen de los peces para su supervivencia. Primero D'Ancona pensó que a esto se debió el incremento de los celáseos durante la guerra, ya que como el nivel de pesca se redujo bastante durante ese período existiría mayor número de presas disponibles para los celáseos, quienes de esta manera crecían y se multiplicaban rápidamente; sin embargo, esa explicación no pudo ser sostenida ya que debió existir también un número mayor de peces para alimentos durante ese periodo. La teoría de D'Ancona nos muestra solamente que existe un número mayor de celáseos cuando el nivel de pesca se reduce; no explica como es que una reducción del nivel de pesca beneficia más a los depredadores que a las presas.

Después de haber agotado toda posible explicacion biologica a este fenómeno, D'Ancona se comunicó con su colega, el famoso matemático italiano Vito Volterra quien formularía un modelo matemático que explicaria el incremento de celáseos y sus presas respondiendo así a todas la cuestiones que se formuló D'Ancona. De hecho, derivó un sorprendente resultado, de que un reducido nivel de pesca es extraordinariamente dañino para los peces para alimento.

Un aumento moderado de la pesca, incrementa el número de peces para alimento en promedio y disminuye el numero de celáseos; contrariamente una reducción del nivel de pesca incrementa al número de celáseos en el promedio y disminuye el número de peces para alimento. Este notable resultado, el cual es conocido como el "Principio de Volterra" explica las estadísticas de D'Ancona y resuelve completamente nuestro problema.

El principio de Volterra tiene aplicaciones espectaculares para los tratamientos de insecticidas que destruyen tanto a los insectos depredadores como a sus insectos presas. Esto implica que la aplicación de insecticida incrementará la población de aquellos insectos que son mantenidos en control por otros insectos depredadores. Una notable confirmación vino cuando el pulgon del cojín algodonoso de Australia fue introducido accidentalmente a los Estados Unidos en 1868 [7]. Este insecto amenazó con destruir totalmente la industria citrica californiana. Para contrarrestar el arrebato de la poblacion del pulgón, el depredador natural el escarabajo mariquita fue tambien introducido, los cuales redujeron el pulgón a su nivel más bajo. Cuando el DDT fue descubierto para matar al pulgón, este fue aplicado por los cultivadores de árboles frutales con la esperanza de adelantar la reducción del pulgón. No obstante, de acuerdo con el principio de Volterra, el efecto fue un ¡incremento en la población del pulgón!.

c) EL PRINCIPIO DE EXCLUCION COMPETITIVA EN POBLACIONES BIOLOGICAS

Es a menudo observable en la naturaleza, que la lucha por la supervivencia entre dos especies similares compitiendo por la misma reserva alimenticia y por el espacio, casi siempre termina con la completa extinción de una de las especies. Este fenómeno es conocido como el principio de exclución competitiva. Fue enunciado por primera vez, en forma álgo diferente por Darwin en 1859. En su artículo "El origen de las especies por selección natural", escribe "como las especies del mismo género usualmente tienen, aunque no invariablemente mucha similaridad en hábitos y constitución y siempre en estructura, la lucha será generalmente más severa entre ellos si llegan a competir, que entre especies de distinto género".

Esta es una explicación biológica muy interesante del principio de exclución competitiva. La piedra angular de esta teoría es la idea de "nicho". Ha sido observado que como resultado de la competencia dos especies similares raramente ocupan el mismo nicho. Más bien, cada especie toma posesión de aquellos tipos de alimentos y modos de vivir en que tienen ventaja sobre su competidor. Si las dos especies tienden a ocupar el mismo nicho, entonces la lucha por la sobrevivencia entre ellas será muy intensa y tendrá como resultado la extinción de la más débil.

Nuestro principal objetivo será el de presentar y discutir este principio y ser formales matemáticamente, así como el construir un modelo persistente de dos depredadores y una presa. Es decir, un modelo en el cual sea posible la coexistencia estable de tres especies, en las cuales dos de ellas estan compitiendo por una tercera que sirve de presa (alimento) bajo condiciones constantes de ambiente y temporalmente invariantes. La cuestion interesante en este modelo está dada por el principio de exclusión competitiva, una de las piezas fundamentales de la biología teórica, que aplicada de una manera general predice que dicha coexistencia es imposible.

Una justificación teórica de trabajos como el presente posiblemente se encuentren en la creciente intervención para bien o para mal del hombre en la naturaleza. Así mismo es presumible su importancia práctica en cuanto a la necesidad por parte de los diferentes sectores de la sociedad de planificar e inclusive de optimizar la explotación de ciertos recursos naturales. En esta dirección apuntan muchos modelos matemáticos conocidos actualmente y uno de sus puntos de partida es el conocido modelo de Volterra. Sin embargo una deficiencia de muchos de estos modelos de biocenosis*, es que se basan en hipótesis estrechas ciertas por siempre. Tales modelos utilizan ideas y métodos similares a los empleados por Volterra, de manera que en la práctica se dificulta su aplicación.

Vale la pena hacer algunas aclaraciones respecto al surgimiento de los modelos matemáticos de la biocenosis que analizaremos.

En lo general, las descripciones de la biocenosis consisten normalmente en un listado de especies a menudo incompleta que sustenta una apreciación cualitativa más o menos exacta de la importancia relativa de tales especies. De estas descripciones no podemos obtener información respecto de las relaciones que unen a las distintas especies o de la dinámica de las poblaciones que forman el ecosistema (biocenosis).

Desde otro punto de vista, es posible identificar una serie de propiedades y características comunes a todos los ecosistemas de modo tal que podemos intrepretarlo de una manera más cuantitativa. Podría suponerse por ejemplo, que los individuos que constituyen una determinada población pueden ser considerados como elementos equivalentes indiferenciables entre si del mismo modo en que la

* Conjunto donde organismos, animales y vegetales de diferente especie que viven en comunidades, condicionandose mutuamente y ocupando un territorio definido o biotopo. Esas comunidades comprenden organismos productores, consumidores reductores y transformadores.

mecánica estadística trata los electrones átomos y moléculas. D este modo nos interesarían algunas propiedades promedio de conjunto de poblaciones que constituyen una comunidad, del mism modo que cuando se estudia una mezcla de gases no nos preocupamo por localizar cada una de sus moléculas presentes en un instante sino calcular la presiones parciales de cada gas en la mezcla Fue esta concepción sintética de los ecosistemas que se basan e analogías con la física lo que permitió que se usaran los método matemáticos adecuados dentro de la teoría ecológica.

El modelo que aquí se analiza, está basado en el establecimiento estudio de sistemas de ecuaciones diferenciales.

El establecimiento de tales analogías se fundamenta en un aparat teórico bastante complejo que se conoce como "Teoría general de sistemas" (Bertalanffy 1968). Según el autor de esta teoría, en el conjunto de fenómenos observables existen uniformidades estructurales que se manifiestan con razgos isomórficos de orden en los diferente niveles o reinos. Esto hace que existan, segun el mismo autor, principios y leyes que se aplican a sistemas generalizados con independencia de su naturaleza particular, del tipo de elementos que los forman y de las relaciones existentes entre dichos elementos. Un sistema según Bertalanffy, es un conjunto de partes que interactúan y que pueden ser siempre descritos por un sistema de ecuaciones diferenciales en la que la variación de uno de los componentes del sistema es función de todos los demás componentes. Los ecosistemas entonces pueden ser considerados como casos particulares de esta definición de sistema y se le pueden aplicar en consecuencia las hipótesis de la mencionada "teoría general de sistemas" [10].

I.- INTRODUCCION

a) EL PRINCIPIO DE EXCLUSION COMPETITIVA, ORIGENES Y COMENTARIOS.

El principio de exclusión competitiva, a grandes razgos nos asegura que dos o más especies no pueden sobrevivir indefinidamente viviendo de un conjunto idéntico de recursos ecológicos. Si todos los recursos estan limitados, entonces la especie mejor equipada para aprovechar dichos recursos finalmente desplazará a la otra especie de dicho recurso y si esta especie desplazada no es capaz de adaptarse a otro conjunto de recursos, entonces se extinguirá. Generalmente al conjunto de recursos ecológicos escenciales, aunados a ciertos aspectos físicos del ambiente, se le conoce como nicho. Entonces en estos términos el principio puede ser establecido así; Dos especies diferentes no pueden ocupar el mismo nicho. Hardin [1] encontró algunas de las raíces filosóficas en los escritos de Charles Darwin y desde un punto de vista ligeramente diferente, en el economista David Ricardo.

Intentaremos establecer este principio como un teorema matemático. Aquí desarrollaremos un modelo matemático en el cual dos especies en competencia pueden con una especie recurso, regenerandose de acuerdo a ciertas relaciones algebraicas.

A partir del trabajo fundamental de Volterra (1926), [14] una gran cantidad de lectura ecológica ha sido enfocada a tratar de probar dicho principio.

Volterra fué aparentemente el primero en usar un modelo matemático para sugerir que dos especies o más no pueden coexistir usando el mismo recurso, por esa razón, este principio es conocido a veces, como el principio de Volterra.

El tema ha sido extendido por varios autores, con la variante de que n especies no pueden coexistir con menos que n "recursos" (McArthur y Levin; 1964, Levin; 1968) ó con menos de n "nichos" (Recigno y Richardson; 1965), ó con menos que n "factores limitantes" (Levin ; 1970) [4].

Dentro del contexto de su modelo, Volterra probó un resultado fuerte; que cuando el tiempo tiende a crecer arbitrariamente, todas las especies escepto una tenderá a extinguirse; Resigno y Richardson (1965), y Levin (1970), intentaron probar una

afirmacion más fuerte; Si n especies compiten por menos que recursos entonces todas escepto una, tendera a la extinción.
La generalización del modelo de Volterra esta dado, en gran parte por la introducción de suposiciones más reales sobre las interacciones de las especies. Desde el punto de vista tradicional es necesario introducir en nuestro modelo, los procesos más representivos del sistema que intentamos describir, con el fin de mantener nuestro modelo con la mayor simplicidad posible sin perder información relevante. El problema se reduce a una búsqueda de los procesos claves que rigen el comportamiento de la dinámica de la interacción ecológica que nos interesa estudiar. Estas supocisiones nos llevan a problemas matemáticos más interesantes muchos de ellos sin resolver. El propósito de este trabajo es precisamente establecer este problema, para dar la prueba de los resultados conocidos y para indicar las preguntas sin respuestas.
El objeto básico de nuestro estudio es una comunidad ecológica ideal que consiste en un número dado de especies que viven simultáneamente en una área geográfica aislada. supondremos que las interacciones entre las especies son independientes del espacio y del tiempo y que las poblaciones se distribuyen uniformemente sobre toda la región. las variables simples son las densidades poblacionales de cada una de las especies, la densidad total de las especies y la dinámica de cada población esta dada por una ecuación diferencial.
Necesitaremos entonces conocer la razón de cambio respecto al tiempo de las densidades de las poblaciones de cada especie. Esta tasa dividida por la densidad total de la poblacion, es llamada la tasa específica de crecimiento de esa especie. Ahora, estaremos interesados en ver si alguna de las especies se extingue. Hablando vagamente diremos que una comunidad persiste si todas las especies permanecen indefinidamente de una manera estable y diremos que hay exclusion si la comunidad no persiste.
Haremos varias supocisiones acerca de la estructura de la comunidad que podremos interpretarla ecologicamente, como las especies compitiendo por el mismo recurso.
El principio de exclusión competitiva , predice que la exclusión ocurrirá si el numero de recursos es menor que el número de especies, y veremos que algunas suposiciones de linealidad hacen

que efectivamente la predicción sea válida y que esto no e necesariamente cierto si quitamos las supociciones de linealidad.

b) EJEMPLOS CLASICOS.

En esta seccion examinaremos algunos sistemas lineales en do dimensiones que han sido utilizadas como modelos matemáticos de crecimiento de dos especies que comparten el mismo entorno. En l primera parte se trata el modelo de una sola especie, se discute varias suposiciones acerca de la tasas de crecimiento, con el fi de reflejar matemáticamente del modo más simple la disponibilida de alimentos, asi como los efectos negativos de l sobrepoblación.

Enseguida se examinarán los modelos estandar debidos a Lotka y Volterra, que modelan una ecología depredador presa y la de dos especies que compiten por el mismo recurso [9].

A).- EL MODELO DE UNA ESPECIE

Supongamos que la población $x(t)$, en el intervalo t, cambia a $x+\Delta x$, en el intervalo $[t, t+\Delta t]$, entonces la tasa de crecimiento media es ,

$$\frac{\Delta x}{x(t)\Delta t}$$

En la práctica $x(t)$ se conoce unicamente en aquellos intantes t_1, t_2, ..., en que se hace un censo de la población y su valor es un entero positivo. Supondremos que x se extiende (interpolando o por cualquier otro método), a una función de valores reales no negativos de una variable con derivada continua; Haciendo esto y encontramos el límite ,

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta x}{x(t)\Delta t} = \frac{x'(t)}{x(t)}$$

Esta función de t, es la tasa específica de crecimiento de la población en un instante dado t.

La hipótesis más sencilla es la de una tasa de crecimiento constante α. Este es el caso si el número de nacimientos y de muertes en un pequeño período de tiempo Δt, tienen una razón fija respecto a la población total. Estas razones son funciones lineales de Δt, pero independientes del tamaño de la población. Así, la variable neta será $\alpha x\Delta t$, siendo α una constante; entonces:

$$\alpha = \frac{x'}{x} = \frac{d}{dt}\log x$$

integrando se tiene la conocida fórmula para el crecimiento ilimitado

$$x(t) = x(0)\, e^{\alpha t}$$

la tasa de crecimiento puede depender de muchas cosas. Supongamos por el momento que depende solamente del alimento disponible per capita σ y que $\sigma \geq 0$ es constante. Existirá un mínimo σ_o, necesario para sustentar la población. Para $\sigma > \sigma_o$ la tasa de crecimiento es positiva; para $\sigma < \sigma_o$ la tasa es negativa y para $\sigma = \sigma_o$ la tasa es cero. La manera más sencilla de asegurar eso es suponer que la tasa de crecimiento sea una función lineal de $\sigma - \sigma_o$;

$$\alpha = a\,(\sigma - \sigma_o), \qquad a > 0$$

$$\frac{dx}{dt} = a(\sigma - \sigma_o)x(t)$$

donde a y σ_o son constantes que dependen solo de la especie y σ es un parámetro que depende del entorno concreto, pero que es constante para una especie particular (en un ejemplo posterior σ será otra especie que satisface una ecuación diferencial). La ecuación anterior se resuelve rapidamente;

$$x(t) = x(0)\, e^{t a(\sigma - \sigma_o)}$$

así pues la población crecerá sin límite, permanecerá constante o tenderá a cero, según $\sigma > \sigma_o$, $\sigma = \sigma_o$ ó $\sigma < \sigma_o$. Si hacemos la convención de que valores fraccionarios de $x(t)$ carecen de sentido "$x(t) \to 0$", significa en realidad que la población se extingue para un tiempo finito T.

B).- ESPECIES EN COMPETENCIA.

Ahora siguiendo el ejemplo anterior, consideraremos el caso de dos especies que compiten por un mismo recurso disponible para lo cual es útil considerar un recurso tal que, es un nutriente escencial o la cantidad de espacio disponible para vivir. sea y_i la densidad de la i-ésima especie y sea z la cantidad de recurso disponible y supongamos que la dinámica de la población esta dada por un sistema de la forma;

$$\begin{aligned} y_1 &= y_1(-m_1 + c_1 z) \\ y_2 &= y_2(-m_1 + c_2 z) \qquad m_i, c_i, b_i, z_o \geq 0 \qquad (B.1) \\ z &= z_o(1 - b_1 y_1 - b_2 y_2) \end{aligned}$$

La tasa específica de crecimiento de la i-ésima especie es $-m_i + c_i z$ de las ecuaciones vemos que en ausencia total de

recursos , es decir para $z = 0$, las especies mueren con una tas de mortalidad m_i y además que la disponibilidad de recursc incrementa dicha tasa de crecimiento.
la tercera ecuación nos dá la cantidad de recursos disponible como una función de las densidades de las poblaciones de la especies. vemos que la disponibilidad de recursos decrece cuand se se incrementan las densidades de las especies. Supondremos qu las tasas de crecimiento de las especies son positivas, es deci $-m_i + c_i z_0 > 0$, y además que cuando las densidades de la poblaciones son bajas, ambas especies son capaces de incrementa su número, sustituimos la tercera ecuación en las dos primeras : obtenemos una ecuación diferencial en el plano.
Aquí, los puntos de equilibrio del sistema, tienen una propieda especial que no se encuentra en ningún otro modelo. si $m_1 c_2 \neq m_2 c_1$ entonces no hay solución de equilibrio para ambas especies, es decir que hay exclusión para algunos de ellos (fig 1.1) si $m_1 c_2 = m_2 c_1$, entonces hay una linea de puntos de equilibrio, que estan dadas por;

$$z_0 (1 - b_1 y_1 - b_2 y_2) = m_1 / c_1 = m_2 / c_2 \qquad \text{(fig 1.2)}$$

Si $m_1 c_2 > m_2 c_1$, entonces la especie 1 se irá a la extinción, ($y_1 \to 0$, $t \to \infty$), si $m_1 c_2 < m_2 c_1$, entonces es ahora la especie 2 la que se irá a la extinción, y estas ocurren siempre excepto en el caso trivial de la ausencia de las dos especies.
Aqui queremos asegurar que alguna de las formas de las ecuaciones (B.1), ilustra el principio de exclusión, y que esta ocurrirá siempre excepto, en el caso de que $m_1 c_2 = m_2 c_1$, entonces podemos pensar que la exclusión ocurrirá siempre, para modelos de la forma (B.1), además podemos observar que si $m_1 c_2 = m_2 c_1$, es cumplida o no, este es un punto de equilibrio no asintóticamente estable con ambas especies presentes, en vista de que la forma (B.1), no exhibe persistencia podemos decir que el principio de exclusión se cumple.
Justificamos lo anterior viendo que en el caso de que $m_1 c_2 = m_2 c_1$, el sistema se aproxima a un punto de equilibrio y estos no son asintóticamente estables y las fructuaciones aleatorias (pequeñas o grandes), pueden mover el sistema de un punto de equilibrio en otro, además esta linea intercepta a ambos ejes y estas fluctuaciones moverán eventualmente el sistema a una vecindad de

uno de los ejes, y podemos considerar que una de las especies s
extingue.

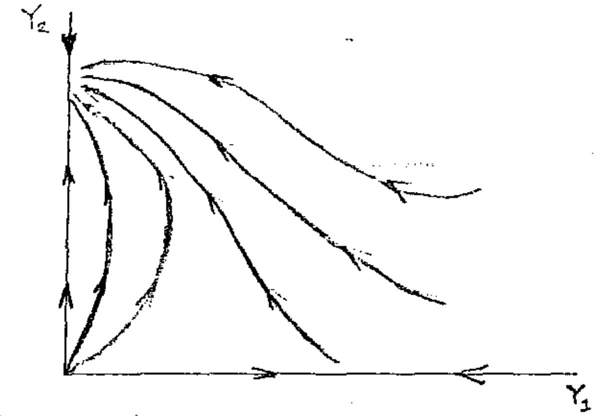

Fig.1.1. $m_1c_2 > m_2c_1$

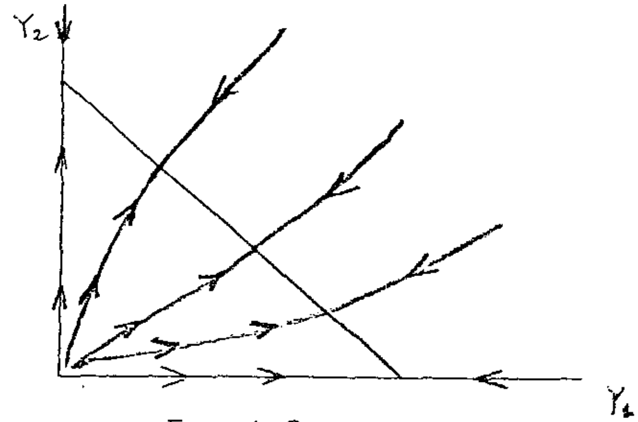

Fig.1.2 $m_1c_2 = m_2c_1$

C).- EL MODELO DEPREDADOR PRESA.

Aqui consideraremos una especie depredadora y, su presa x. L especie presa constituye todo el alimento disponible para lo depredadores en cualquier instante dado. El alimento tota consumido por los depredadores (en una unidad de tiempo), e proporcional alnúmero de encuentros depredador-presa, qu supondremos es proporcional a xy. Entonces el alimento disponibl percápita para los depredadores en el instante t, es proporciona a x(t). Entonces;

$$\mathring{y} = -my + cpxy \qquad c,p>0$$

Consideremos ahora la tasa de crecimiento de las presas. En cad periodo de tiempo Δt, son comidos un cierto número de presas. Est número se supone que depende solamente de las dos poblaciones que es proporcional a Δt,; lo escribimos en la forma $f(x,y)\Delta t$ Ahora, ¿ que suposiciones deberemos hacer sobre f(x,y)?.

Es razonable suponer que f(x,y) sea proporcional a y: doble numer de gatos comerán doble número de ratones, en un pequeño de period de tiempo. Supondremos tambien que f(x,y) es proporcional a x; S: la población se dobla, cada gato encontrará como media doble número de ratones. escribimos entonces f(x,y)=cpxy, c,p>0, (Est suposición es más plausible si la proporción entre presas y depredadores es muy grande. Si se pone a un gato un numer suficientemente grande de ratones, acabará ignorandolos al cabo de un rato).

Se supone que la especie presa dispone de un cierto numer percápita de alimento, suficiente para aumentar su población er

$x_2, \ldots, x_n$. Espacio de fases y la curva $X(t)$, trayectoria de fases.

El sistema (2.1), determina en un momento dado t, en el espacio $x_1, x_2, \ldots, x_n$, un campo de velocidades. Si la función vectorial F, depende explícitamente de t, entonces el campo de velocidades cambia con el tiempo y las trayectorias fase pueden interceptarse. Si la funcion vectorial F, no depende explícitamente de t, el campo de velocidades es estacionario, es decir, no cambia con el tiempo y el movimiento es permanente.

En este último caso, si las condiciones de existencia y unicidad se cumplen, por cada punto del espacio de fases ($x_1, x_2, \ldots, x_n$), pasará una sola trayectoria.

Desafortunadamente no se conoce ningun método para resolver la ecuación (2.1), en general. Sin embargo en la mayoria de las aplicaciones no es necesario encontrar las soluciones de (2.1) explícitamente.

En general, estamos interesados en conocer las siguientes propiedades de (2.1):

a).- Existen valores de equilibrio x_0, para los cuales $x(t)=x_0$ es una solución de (2.1).

b).- Que le ocurre al sistema cuando el tiempo corre?

c).- Que tanto se diferencia una solución del comportamiento de otra solución dada, si las dos parten de condiciones inici parecidas?

d).- existen órbitas cerradas ? Son estables o inestables?

e).- como son las trayectorias alrededor del punto de equilibrio?

f).- cual es el comportamiento de las soluciones?

Etc.

METODOS DE INTEGRACION DE LOS SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Uno de los métodos de integración es el de eliminación. El caso particular del sistema canónico representa una ecuación de n-ésimo orden, resuelto respecto a las derivadas superiores:

$$x^{(n)} = f(t, x, x', \ldots, x^{(n-1)})$$

Al introducir las funciones nuevas $x_1 = x'(t)$, $x_2 = x''(t), \ldots$, $x_{n-1} = x^{(n-1)}(t)$. Sustituyamos esta ecuación por el sistema normal de n ecuaciones:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_2$$

$$\dots$$

$$\frac{dx_{n-2}}{dt} = x_{n-1} \qquad (2.3)$$

$$\frac{dx_{n-1}}{dt} = f(t,x_1,x_2,\dots,x_{n-1})$$

Es decir , la ecuación de n-ésimo orden es equivalente al sistema normal (2.3)

Se puede afirmar lo contrario, es decir, que el sistema normal de n ecuaciones de primer orden es en el caso general, equivalente a una ecuación de orden n. Precisamente, en esto se basa el sistema de eliminación para integrar sistemas de ecuaciones diferenciales;

Ejemplo: $\mathring{x} = y$

$$\mathring{y} = -x \qquad \mathring{\mathring{x}} = \mathring{y} \quad \text{y} \quad \mathring{\mathring{x}} + x = 0 \qquad (2.4)$$

lo que representa una ecuación diferencial lineal, de segundo orden con coeficientes constantes y una función incógnita. La solución general de esta ecuación tiene por expresión:

$$X(t) = C_1\cos t + C_2\operatorname{sen} t$$

gracias a la primera ecuación del sistema, podemos escribir una función ;

$$Y(t) = -C_1\operatorname{sen} t + C_2\cos t$$

Las cuales satisfacen el sistema dado.

Las funciones X(t) y Y(t) pueden representarse en la forma;

$$X = A\operatorname{sen}(t + \alpha),\ y(t) = A\cos(t + \alpha) \qquad (2.5)$$

De aquí las curvas integrales del sistema (2.4), son curvas helicoidales de pase $h = 2\pi$ con el eje común $x = y = 0$, el cuál es también una curva integral (fig.2.1)

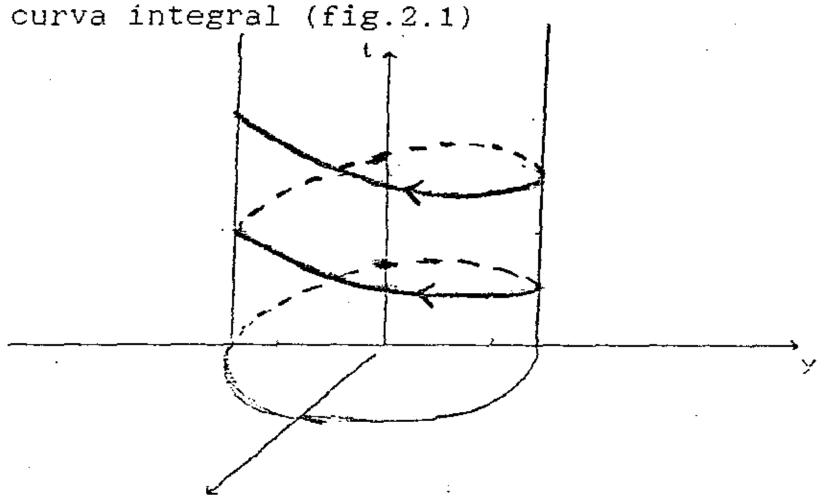

fig.2.1

Eliminando en (2.5) el parámetro t obtenemos la ecuación;

$$x^2 + y^2 = A^2$$

de manera que las trayectorias de fase del sistema dado son nada más que circunferencias cuyo centro se ubica en el origen de coordenadas, es decir proyecciones de las lineas helicoidales sobre el plano xy.

Cuando A = 0, la trayectoria fase consta de un punto x = 0, y = 0, llamado punto de reposo del sistema.

La integración de los sistemas de ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(t, x_1, x_2, \ldots, x_n) \tag{2.6}$$

se realiza a veces, por el método de combinaciones integrales.

Se denomina combinación integrable, una ecuación diferencial que representa una consecuencia de las ecuaciónes (2.6) mas fácilmente integrable;

Ejemplo: El sistema

$$\frac{dx}{dt} = y \qquad \frac{dy}{dt} = x$$

Sumamos término a término las ecuaciones citadas, hallamos la combinación integrable;

$$\frac{d(x + y)}{dt} = x + y \qquad x + y = C_1 e^t$$

Sustrayendo término a término la segunda ecuación de la primera, obtenemos la segunda combinación integrable;

$$\frac{d(x - y)}{dt} = -(x-y) \qquad x-y = C_2 e^{-t}$$

Encontramos pues dos combinaciones integrables (no diferenciales)

$$x + y = C_1 e^t \qquad x - y = C_2 e^{-t}$$

De las cuales se determina la solución general del sistema;

$$X(t) = \frac{1}{2}\,(C_1 e^t + C_2 e^{-t}) \ , \ Y(t) = \frac{1}{2}\,(Ce_1^t + C_2 e^{-t})$$

SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES LINEALES HOMOGENEO.

Un sistema de ecuaciones diferenciales se llama lineal si es lineal respecto a las funciones desconocidas y de sus derivadas, que integran el sistema de ecuaciones. El sistema de n ecuaciones lineales de primer orden, escrito en la forma normal tiene por expresión;

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}(t) x_j + f_i(t)$$

o, escrito en la forma matricial

$$\frac{dX}{dt} = AX+F$$

Si la matriz F es nula, es decir, si $f_i(t) \equiv 0$, $i = 1,2,\ldots,n$. el intervalo (a,b); el sisteme se demominará homogéneo.

SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES CON COEFICIENTES CONSTANTES

Veamos un sistema lineal de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^{n} \alpha_{ij} x_j(t) + f_i(t) \quad i=1,2,\ldots,n$$

En que todos los coeficientes (α_{ij}) son constantes.

Estudiaremos el metodo de Euler para integrar sistemas lineale homogéneos de ecuaciones diferenciales con coeficiente constantes. este método consiste en lo siguiente.

Buscaremos la solución del sistema;

$$\begin{aligned}
\frac{dx_1}{dt} &= \alpha_{11}x_1 + \alpha_{12}x + \ldots + \alpha_{1n}x_n \\
\frac{dx_2}{dt} &= \alpha_{21}x_1 + \alpha_{22}x_2 + \ldots + \alpha_{2n}x_n \\
&\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\
\frac{dx_n}{dt} &= \alpha_{n1}x_1 + \alpha_{n2}x_2 + \ldots + \alpha_{nn}x_n
\end{aligned} \qquad (2.7)$$

En la forma;

$$x_1 = \alpha_1 e^{\lambda t}, \quad x_2 = \alpha_2 e^{\lambda t}, \quad \ldots, \quad x_n = \alpha_n e^{\lambda t}, \qquad (2.8)$$

donde λ, α_1, α_2, ..., α_n, son constantes. sustituyamos x_k que tien la forma (2.8), en el sistema (2.7), dividimos entre $e^{\lambda t}$; traslademos todos los términos a un miembro de la igualdad. E este caso tendremos el sistema;

$$\begin{aligned}
(\alpha_{11} - \lambda)\alpha_1 + \alpha_{12}\alpha_2 + \ldots + \alpha_{1n}\alpha_n &= 0 \\
\alpha_{21}\alpha_1 + (\alpha_{22} - \lambda)\alpha_2 + \ldots + \alpha_{2n}\alpha_n &= 0 \\
\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\
\alpha_{n1}\alpha_n + \alpha_{n2}\alpha_2 + \ldots + (\alpha_{nn} - \lambda)\alpha &= 0
\end{aligned} \qquad (2.9)$$

Para que el sistema (2.7) de ecuaciones algebraicas lineales homogéneas con n incognitas, α_1, α_2, ..., α_n, tenga una solución nc trivial, es necesario y suficiente que su determinante sea igual a cero;

$$\begin{vmatrix} (\alpha_{11} - \lambda) & \alpha_{12} & \ldots & \alpha_{1n} \\ \alpha_{21} & (\alpha_{22} - \lambda) & \ldots & \alpha_{2n} \\ & \ldots\ldots\ldots\ldots & & \\ \alpha_{n1} & \alpha_{n2} & \ldots & (\alpha_{nn} - \lambda) \end{vmatrix} = 0 \qquad (2$$

La ecuacion (2.10) se llama caracteristica. En el primer miembro de ella figura un polinomio de n-ésimo grado respecto de λ. En esta ecuación se determinan todos los valores de λ para los cuales el sistema (2.9) no tiene soluciones triviales $\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \alpha_n$, si todas las raices λ_i $i = 1,2, \ldots, n$, de la ecuación caracteristica (2.10), son distintas, entonces al sustituirlas por turno en el sistema (2.9), encontramos las soluciones no triviales correspondientes $\alpha_{1i}, \alpha_{2i}, \ldots, \alpha_{ni}$, $i=1,2,\ldots,n$, de este sistema y por consiguiente hallamos n soluciones de el sistema inicial de ecuaciones diferenciales (2.7), en la forma;

$$x_{1i} = \alpha_{1i} e^{\lambda_i t}, \quad x_{2i} = \alpha_{2i} e^{\lambda_i t}, \ldots, \quad x_{ni} = \alpha_{ni} e^{\lambda_i t} \qquad i = 1,2,\ldots,n$$

donde el segundo miembro señala el número de la solución y el primer miembro del índice el numero de la función desconocida. las n soluciones particulares del sistema lineal homogéneo (2.7) construidos de este modo;

$$X_1(t) = \begin{bmatrix} x_{11} \\ x_{21} \\ \vdots \\ x_{n1} \end{bmatrix}, X_2(t) = \begin{bmatrix} x_{12} \\ x_{22} \\ \vdots \\ x_{n2} \end{bmatrix}, \ldots, X_n(t) = \begin{bmatrix} x_{1n} \\ x_{2n} \\ \vdots \\ x_{nn} \end{bmatrix}$$

forman el sistema fundamental de soluciones del sistema dado. Por lo tanto, la solución general del sistema homogéneo de ecuaciones diferenciales (2.7) tiene la forma;

$$X(t) = C_1 X_1(t) + C_2 X(t) + \ldots + C_n X(t)$$

donde las $C_1, C_2, \ldots, C_n$, son constantes arbitrarias.

ejemplo; Resuelva el sistema;

$$\frac{dx_1}{dt} = -x_1 + 2x_2 \qquad \frac{dx_2}{dt} = 2x_1 - x_2$$

La ecuación caracteristica:

$$\begin{vmatrix} (-1-\lambda) & 2 \\ 2 & (-1-\lambda) \end{vmatrix} = 0 \text{ ó } \lambda^2 + 2\lambda - 3 = 0$$

Tiene las raices $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -3$.

El sistema (2.9), para determinar α_1 y α_2 tendra la forma;

$$(-1-\lambda)\alpha_1 + 2\alpha_2 = 0$$
$$2\alpha_1 + (-1-\lambda) = 0$$

sustituimos $\lambda = 1$, obtenemos; $\alpha_{21} = \alpha_{11}$, es decir, $x_{11} = e^t$, $x_{21} = \alpha_{11} e^t$.

sustituimos $\lambda = -3$, hallamos $\alpha_{22} = -\alpha_{12}$, por lo que;

$$x_1(t) = C_1 e^t + C_2 e^{-3t}.$$
$$x_2(t) = C_1 e^t - C_2 e^{-3t}.$$

El ejemplo anterior ilustra el poder del método de valores propios para resolver el sistema homogéneo $\mathring{x} = Ax$. Pero esta técnica es aplicable solo a matrices A nxn, que tienen n vectores linealmente independientes. Enseguida veremos un metodo alternativo basado en el teorema de Cayley-Hamilton [17], que puede usarse para resolver cualquier sistema homogéneo $\mathring{x} = Ax$. Usando el teorema de Cayley-Hamilton podemos evitar el desarrollo mas tedioso y difícil de las formas canónicas de Jordan.

Hay muchos otros hechos interesantes y útiles sobre vectores y valores propios. En esta sección presentarenos un resultado muy importante que nos permitirá calcular la solución matricial principal de cualquier ecuación diferencial homogénea;

$$\mathring{x}(t) = Ax(t)$$

Sea $p(\lambda) = \lambda^m + \alpha_{m-1}\lambda^{m-1} + \ldots + \alpha_1\lambda + \alpha_0$, un polinomio y sea A una matriz de nxn. Como las potencias de A son también matrices de nxn, definimos

$$P(A) = A^m + \alpha_{m-1}A^{m-1} + \ldots + \alpha_1 A + \alpha_0 I \tag{2.11}$$

La expresión (2.11) es un polinomio con coeficientes escalares definida para una matriz variable. También podemos definir un polinomio con coeficientes matriciales nxn, por

$$Q(\lambda) = B_0 + B_1\lambda + B_2\lambda^2 + \ldots + B_m\lambda^m. \tag{2.12}$$

si A es una matriz nxn, entonces definimos

$$Q(A) = B_0 + B_1 A + B_2 A^2 + \ldots + B_m A^m. \tag{2.13}$$

Observación.- Debemos tener cuidado al escribir (2.13) ya que el producto matricial no conmuta bajo la multiplicación.

TEOREMA. Si $p(\lambda)$ y $Q(\lambda)$ son polinomios en la variable escalar λ con coeficientes matriciales ,nxn, y si $p(\lambda) = Q(\lambda)(A - \lambda I)$ entonces $p(A) = 0$.

TEOREMA. (de Cayley-Hamilton). Toda matriz cuadrada satisface su propia ecuación característica, es decir, si $P(\lambda) = 0$ es la ecuación característica de A, entonces $p(A) = 0$.

Ahora usaremos el teorema de Cayley-Hamilton para calcular una solución matricial fundamental de cualquier sistema

$$\mathring{x} = Ax \tag{2.14}$$

donde A es la matriz constante. El método que veremos a continuación nos dará la solución matricial principal fundamental $\psi(t)$ que satisface $\psi(0) = I$.

Definimos la función matricial e^{At}, para el caso en que A es una matriz nxn.

... que la función exponencial puede definirse como una serie de potencias

$$e^{\alpha t} = 1 + \alpha t + \frac{(\alpha t)^2}{2!} + \frac{(\alpha t)^3}{3!} + \ldots + \frac{(\alpha t)^m}{m!} \qquad (2.15)$$

Usamos este desarrollo para definir la función matricial

$$e^{At} = I + At + \frac{(At)^2}{2!} + \frac{(At)^3}{3!} + \ldots + \frac{(At)^m}{m!} \qquad (2.16)$$

observemos que como las potencias de la matriz A son matrices nxn, el lado derecho de la ecuación (2.16), es una matriz nxn, si la serie converge.

La cuestión de la convergencia de la serie de la serie de la ec.(2.16), para una arbitraria A, nxn se resuelve en el siguie teorema.

TEOREMA. La serie

$$e^{At} = I + At + \frac{(At)^2}{2!} + \frac{(At)^3}{3!} + \ldots \qquad (2.17)$$

converge para toda t, puede derivarse término a término y es la solución matricial principal del sistema $\mathring{x} = Ax$.

Supondremos que $t_0 = 0$, así que la solución matricial $\psi(t)$ satisface $\psi(0) = I$. Si $t_0 \neq 0$, entonces la solución matricial principal esta dada por $\psi(t) = e^{A(t-t_0)}$.

Veremos enseguida un procedimiento usando el teorema de Cayley-Hamilton, que puede usarse para calcular e^{At}, para cualquier matriz cuadrada A.

Antes definiremos la notación que usaremos. Sea $p(\lambda) = |A - \lambda I|$, el polimomio característico de la matriz A de nxn, y suponga que

$$p(\lambda) = (\lambda - \lambda_1)^{r_1}(\lambda - \lambda_2)^{r_2}, \ldots, (\lambda - \lambda_k)^{r_k} \qquad (2.18)$$

donde $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_k$, son los valores propios de A, con multiplicidad $r_1, r_2, \ldots, r_k$, respectivamente. Usando fracciones parciales podemos escribir

$$\frac{1}{p(\lambda)} = \frac{\alpha_1(\lambda)}{(\lambda-\lambda_1)^{r_1}} + \frac{\alpha_2(\lambda)}{(\lambda-\lambda_2)^{r_2}} + \ldots + \frac{\alpha_k(\lambda)}{(\lambda-\lambda_k)^{r_k}} \qquad (2.19)$$

donde para cada polinomio $\alpha_i(\lambda)$

$$\text{grad } \alpha_i(\lambda) \leq r_i - 1 \qquad (2.20)$$

Multiplicando ambos lados de la ecuación (2.19) por $p(\lambda)$, obtenemos

$$1 = \alpha_1(\lambda)q_1(\lambda) + \alpha_2(\lambda)q_2(\lambda) + \ldots + \alpha_k(\lambda)q_k(\lambda) \qquad (2.21)$$

donde $q_i(\lambda)$ es el polimonio que consta de todos los factores de $p(\lambda)$, excepto $(\lambda - \lambda_i)^{r_i}$

$$p(\lambda) = q_i(\lambda)(\lambda - \lambda_i)^{r_i} \qquad (2.22)$$

resumiendo los pasos para encontrar la solución son los siguientes;

1).- halle el polinomio característico de la matriz A,

$$p(\lambda) = \det(A - \lambda I) = (\lambda - \lambda_1)^{r_1}(\lambda - \lambda_2)^{r_2}\ldots(\lambda - \lambda_k)^{r_k}$$

y uselo primero para determinar los polinomios

$$q_i(\lambda) = \frac{p(\lambda)}{(\lambda-\lambda_i)^{r_i}}$$

y luego los polinomios $\alpha_i(\lambda)$, que satisfacen

$$\alpha_1(\lambda)q_1(\lambda) + \alpha_2(\lambda)q_2(\lambda) + \ldots + \alpha_k(\lambda)q_k(\lambda) = 1$$

2).- Reemplace cada λ^m por A^m en las expresiones de $\alpha_i(\lambda)$ y $q_i(\lambda)$ y calcular;

$$e^{At} = \sum_{i=1}^{k}\left\{ e^{\lambda_i t}\alpha_i(A)q_i(A)\sum_{j=0}^{r_j-1}\frac{(A - \lambda_i I)^j\, t^j}{j!}\right\}$$

Ejemplo. Halle la solución matricial principal de

$$\dot{x} = \begin{pmatrix}4 & 1\\ 0 & 4\end{pmatrix}$$

tiene el polinomio característico $p(\lambda) = (\lambda - 4)^2$ y espacio propio generado solamente por el vector $\begin{pmatrix}1\\0\end{pmatrix}$. Solo hay un valor propio $\lambda_1 = 4$, con $r_1 = 2$, asi que $q_1(\lambda) = 1 = \alpha_1(\lambda)$. Luego,

$$\psi(t) = e^{At} = e^{4t}I\ I\sum_{j=0}^{1}\frac{(A - 4I)^j t^j}{j!} = e^{4t}[I + (A - 4I)t] =$$

$$e^{4t}\left[\begin{pmatrix}1 & 0\\ 0 & 1\end{pmatrix} + \begin{pmatrix}0 & 1\\ 0 & 0\end{pmatrix}t\right] = \begin{bmatrix}e^{4t} & te^{4t}\\ 0 & e^{4t}\end{bmatrix}.$$

TEORIA CUALITATIVA DE LAS ECUACIONES DIFERENCIALES. SISTEMAS DINAMICOS

i).- INTODUCCION.

En muchos estudios sobre las soluciones de sistemas de ecuaciones diferenciales, no se utilizan en realidad las ecuaciones diferenciales sino únicamente las propiedades geométricas y topológicas de las curvas solución. Ese es por ejemplo, el caso cuando se estudia el comportamiento asintótico de las soluciones para $t \to \infty$ (ver [12]).

Surge así la posibilidad de definir abstractamente tales "sistemas dinámicos" por las propiedades básicas de las curvas $x(t)$, sin hacer referencia alguna a que esas curvas sean soluciones de un sistema de ecuaciones diferenciales. Se obtiene así, mayor generalidad, y al mismo tiempo se reconocen cuáles son las propiedades básicas de las curvas $x(t)$ que resultan esenciales para la validez de los razonamientos. Otra ventaja es que, al generalizarse a espacios abstractos, quedan incluidos sistemas muy distintos, que sin embargo obedecen a las mismas relaciones.

Por ejemplo, consideremos el siguiente sistema en el plano, el cual está dado por las ecuaciones:

$$\mathring{x} = -x - y + \frac{x}{\sqrt{x^2 + y^2}} \qquad \mathring{y} = x - y + \frac{x}{\sqrt{x^2 + y^2}}$$

Las soluciones de este sistema, son parejas de funciones $x(t)$ $y(t)$, y podemos considerar a estas funciones, como la parametrización (con parámetro t), de curvas en $\mathbb{R}^2$. Estas curvas se llaman las trayectorias del sistema y el plano xy, es el plano fase. Un retrato fase para el sistema, o su equivalente, la ecuación diferencial, es una descripción completa, cualitativa de su trayectorias. (fig.2.2)

Se supone que la aplicación $\mathbb{X} \times \mathbb{R} \to \mathbb{X}$, definida por (x,t), es continuamente diferenciable o al menos continua y continuamente diferenciable en t.

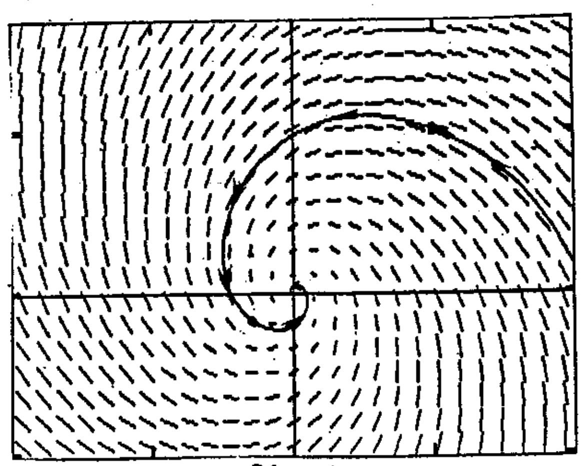

fig.2.2

Dada una ecuación diferencial $\mathring{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^n$, donde f satisface las condiciones mencionadas anteriormente para asegurar la existencia y unicidad de las soluciones y definida en un dominio $\mathbb{X} = \text{dom } f \subset \mathbb{R}^n$, si llamamos como $\varphi(x,t)$, la trayectoria que en el instante $t = 0$, inicia en el punto $x \in \mathbb{X}$, y denotamos por I al intervalo en el cual esta definido, entonces la aplicación

$(x,t) \to \varphi(x,t)$, $t \in I$.

Es una función, $\varphi : \mathbb{X} \times \mathbb{R} \to \mathbb{X}$.

Definición formal de un sistema dinámico.

debemos ver como deben ser $\mathscr{U}$ e I para tales sistemas.

ii).- EL FLUJO EN UNA ECUACION DIFERENCIAL.

Ahora consideremos de nuevo una ecuación diferencial [3]:

$$\mathring{x} = f(x) \tag{2.23}$$

definida por una función $\mathbb{C}^1$, $f : \mathscr{U} \to \mathbb{E}$, $\mathscr{U} \subset \mathbb{E}$, abierto, para cada $x_0 \in \mathbb{E}$ existe una única solución $\varphi(t)$, con $\varphi(0) = x_0$ definida en un intervalo abierto $I(x_0) \subseteq \mathbb{R}$. Para indicar la dependencia de $\phi(t)$ respecto a t, escribimos:

$$\phi(t) = \phi(x,t)$$

entonces $\phi(x,0) = x$.

La aplicación $(x,t) \to \phi(x,t)$ es entonces una función

$$\phi : \mathscr{U} \times \mathbb{R} \to \mathscr{U}.$$

denominaremos a ϕ, el flujo de la ecuación (2.23), y a menudo escribiremos

$$\phi(x,t) = \phi_t(x).$$

TEOREMA: La aplicación ϕ tiene la siguiente propiedad:

$$\phi_{s+t} = \phi_s(\phi_t(x)) \tag{2.24}$$

En el sentido de que si un miembro de (2.10) esta definido, también lo está el otro y ambos son iguales.

Geométricamente, este tiene la siguiente interpretación (fig 2.3):

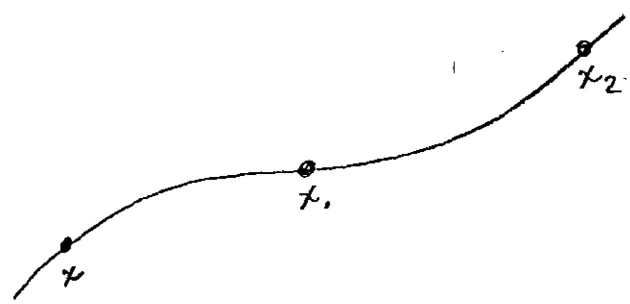

fig.2.3

Si un punto parte en el instante cero de la posición x, bajo la transformación ϕ, al cabo de un instante t, se encontrará en el punto $x_1 = \phi(x,t)$; si ahora dejamos que se desplace durante un tiempo s al cabo de ese instante se encontrara en la posición $x_2 = \phi(x_1,s)$. Entonces el teorema dice que se lograría el mismo resultado si a partir de la posición x se deja correr un tiempo s + t.

Recordaremos otro hecho de la teoria de ecuaciones diferenciales . Supongamos que $x \in \mathscr{U}$, $t \in \mathbb{I}$, sabemos que x tiene una vecindad U $\subset$

$\mathscr{X}$, con $\phi(x,t)$ definida para todo $x \in U$.

TEOREMA: Con la hipótesis de el teorema anterior, para cada $t \in 0$, la función ,

$$x \to \phi(x,t)$$

define una aplicación de U, sobre un conjunto V, (U una vecindad de p), ademas $\phi(y,-t)$, esta definida en V y transforma a V sobre U. la composición $\phi((\phi,t),-t)$, es la identidad en U, y $\phi((\phi,-t),t)$, es la identidad en V (fig.2.4);

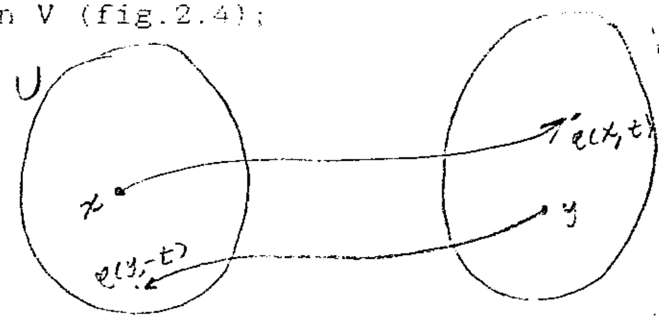

fig.2.4

en [2] se prueba que ϕ esta definido para todo $t \in \mathbb{R}$.

iii).- NUESTRO ESPACIO.

Para continuar, observemos que la ecuación diferencial autónoma,

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

con $x \in \mathbb{R}^n$, no siempre está definida en todo el espacio $\mathbb{R}^n$.

¿ Que debemos hacer entonces cuando $f(x)$ no esta definida en todo $\mathbb{R}^n$, sino como es usual en cierto abierto y conexo?

Primero, nos fijamos en la función $\phi : \mathscr{X} \times \mathbb{R} \to \mathscr{X}$, ya vista antes, puesto que lo que realmente nos interesa estudiar son las trayectorias de el sistema.

Para cada t, esta ϕ es una función de $\mathscr{X}$, en sí mismo. Este es el hecho interesante, pues nos dice que al tomar un punto cualesquiera en $\mathscr{X}$, a lo largo de la trayectoria, estos siempre van a pertenecer a $\mathscr{X}$, podemos entonces tomar a $\mathscr{X}$, como un subespacio de $\mathbb{R}^n$ y quedarnos con las propiedades topológicas que hereda.

Las caracteristicas importantes, cuando $\mathscr{X}$ es una región, serán entonces las siguientes:

a).- $\mathscr{X}$ es conexo.

b).- La norma en $\mathbb{R}^n$ nos induce una métrica en $\mathscr{X}$, esto es, $\mathscr{X}$ es un espacio métrico.

c).- Como $\mathbb{R}^n$ es localmente compacto, entonces $\mathscr{X}$ es también localmente compacto.

Por lo tanto, consideramos a $\mathscr{X}$, como un espacio métrico, localmente compacto y conexo.

Tales condiciones nos aseguran que todos los puntos $x \in \mathscr{X}$, tendrían un comportamiento igual, es decir todos los puntos se pueden considerar iguales, y nos asegura que nos podemos aproximar siempre a ellos por medio de sucesiones y de cualquier lado del punto. Es decir, si $\mathscr{X}$ fuera cerrado, los puntos de la frontera tendrían un comportamiento "especial".

iv).- LA DEFINICION.

En resumen, tendremos una función ϕ que va de $\mathscr{X} \times \mathbb{R} \to \mathscr{X}$, donde $\mathscr{X}$ es un espacio métrico localmente compacto:

$$\phi : \mathscr{X} \times \mathbb{R} \to \mathscr{X}.$$

Que cumple las siguientes propiedades:

i).- $\phi(x,0) = x$.

ii).- $\phi(\phi(x,t),s) = \phi(x, t+s)$. para todo $x \in \mathscr{X}$, y $t,s \in \mathbb{R}$.

iii).- ϕ es continua respecto a x y a t.

DEFINICION: Le llamaremos un sistema dinámico a la terna $(\mathscr{X},\mathbb{R},\phi)$, donde $\mathbb{R}$ son los reales, $\phi : \mathscr{X} \times \mathbb{R} \to \mathscr{X}$, es una función que satisface i), ii) y iii).

Finalmente tenemos las siguientes definiciones. Suponiendo un sistema dinámico $(\mathscr{X},\mathbb{R},\phi)$.

DEFINICION: Dado un punto $x \in \mathscr{X}$, los conjuntos siguientes

$$\gamma(x) = \{ x \; ; \; q = \phi(x,t), \; t \in \mathbb{R} \}.$$

$$\gamma^{+}(x) = \{ x \; ; \; q = \phi(x,t), \; t \in \mathbb{R}^{+} \}.$$

son llamados la trayectoria y semitrayectoria positiva de x (ó que pasa por x ó que inicia en x).

C).- ATRACTORES.

Ahora bien, estaremos interesados en ver que ocurre con los puntos cuando éstos se mueven a lo largo de las trayectorias, específicamente, la que pasa por ella al transcurrir el tiempo y veremos acerca de los "puntos destino final", en el futuro y el pasado.

DEFINICION: Un punto q se llama punto límite positivo u ω-límite de x, si existe una sucesión $\{t_n\} \subset \mathbb{R}$, con $t_n \to +\infty$, tal que $\phi(x,t_n) \to q$.

DEFINICION: Un punto q se llama punto límite negativo ó α-límite de x, si existe una sucesión $\{t_n\} \subset \mathbb{R}$, con $t_n \to -\infty$, tal que $\phi(x,t_n) \to q$.

Ademas, un punto x puede tener todo un conjunto de puntos como "destino final", entonces podemos definir de manera análoga, los conjuntos ω-limite y α-límite del punto x.

DEFINICION: Consideremos los siguientes conjuntos:

$$\Lambda^+(x) = \{ q;\ q \text{ es un } \omega\text{-límite de } x \}.$$

$$\Lambda^-(x) = \{ q;\ q \text{ es un } \alpha\text{-límite de } x \}.$$

Entonces $\Lambda^+(x)$ y $\Lambda^-(x)$, se llaman respectivamente los conjuntos ω-límite y α-límite de x.

Estos conjuntos límite juegan un papel muy importante en la solución global del sistema En particular cuando $t \to +\infty$, tienen la siguiente propiedad: son fuente de atracción para las trayectorias.

Por ejemplo, consideremos el siguiente sistema dinámico, definido por las siguientes ecuaciones diferenciales, dadas en coordenadas polares.

$$\dot{r} = r(1 - r).$$

$$\dot{\theta} = 1.$$

El cual tiene el siguiente retrato fase:

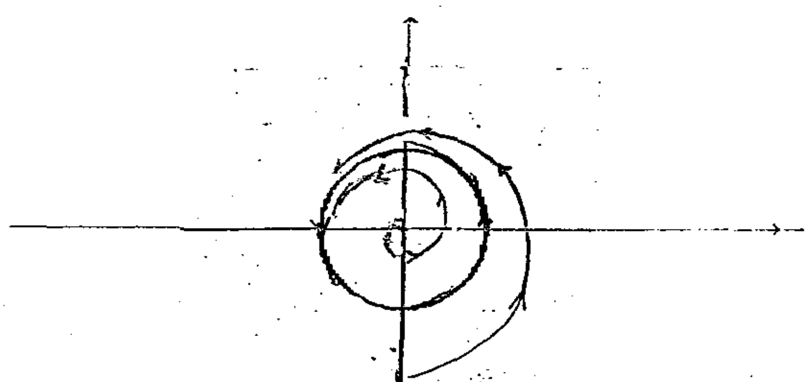

fig.2.5

El origen es el único punto crítico. El circulo unitario, es una órbita cerrada que no contiene a ningun punto critico. Cualquier trayectoria (con excepción de la que pasa por el origen), se aproxima más y más a la órbita cerrada, espiraleando alrededor de ella, cuando el tiempo crece sin límite. Entonces, el circulo unitario es el conjunto ω-límite de cualquier punto x del plano, distinto del origen.

Consideremos un ejemplo mas sencillo, que resalta las cualidades que queremos hacer notar:

$$\mathring{x} = -x$$
$$\mathring{y} = -y$$

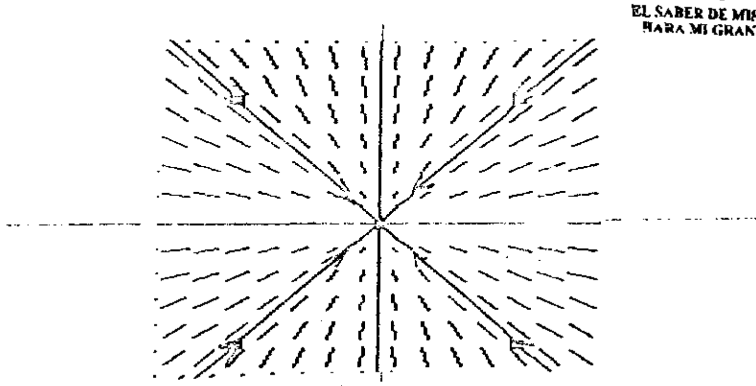

fig.2.6

Tenemos que para cualquier punto x en el plano ocurre que :

$$A^{+}(x) = \{0\}.$$

Es decir, el conjunto ω-límite de un punto arbitrario x del plano, es el origen.

Es decir, para cualquier sucesión $\{t_n\} \subset \mathbb{R}^{+}$, con $t_n \to +\infty$, se cumple que:

$$\phi(x,t_n) \to 0.$$

Entonces podemos decir que las trayectorias son atraidas, es decir, estan para tiempos cada vez mayores mas y mas cerca del origen.

El siguiente ejemplo, muestra que puede darse el caso en que aun existiendo puntos críticos para el sistema, ninguna trayectoria es atraída ni repelida. Efectivamente, consideramos el sistema;

$$\mathring{x} = y$$
$$\mathring{y} = -x.$$

Las trayectorias son círculos concentricos y el origen es el único punto critico.

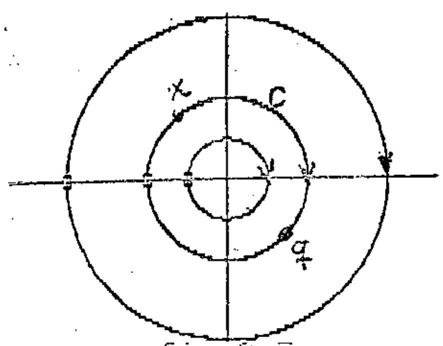

fig.2.7

Para cualquier punto p del plano, vemos que al considerar la trayectoria que pasa por el, el punto x no se aleja del origen. Y eso, significa estabilidad en el origen.

Consideremos ahora, ¿cuales el destino final de x, un punto arbitrario en el plano?, sabemos que la semitrayectoria $\gamma^+(x)$ es el círculo que pasa por x y tiene su centro en el origen. Esto quiere decir que al tomar t continuamente y en forma creciente valores en $\mathbb{R}^+$, el punto va a recorrer una y otra vez el círculo c.

d).- LA CUESTION DE LA ESTABILIDAD.

i).- ESTABILIDAD EN SISTEMAS DINAMICOS.

Las ideas anteriores queremos ahora expresarlas en nuestro lenguaje de sistemas dinámicos, al mismo tiempo que queremos ser más formales matemáticamente. Consideremos pues, un sistema dinámico $(\mathscr{X},\mathbb{R},\phi)$. ya habíamos mostrado que al estudiar los subconjuntos de $\mathscr{X}$ que son atractores, esto nos conducía al tema de estabilidad del conjunto $\mathscr{X}$.

DEFINICION: Un conjunto $M \subset \mathscr{X}$, es estable, si dada una vecindad arbitraria U de M, existe una vecindad V de M, tal que la semitrayectoria positiva que parte de cualquier punto de V, no se sale nunca de U. (fig. 2.8)

Es decir , M es estable si dada una vecindad arbitraria U de M, existe una vecindad V de M tal que si $x \in U$, entonces $\phi(x,t) \in U$, para toda $t \in \mathbb{R}^+$.

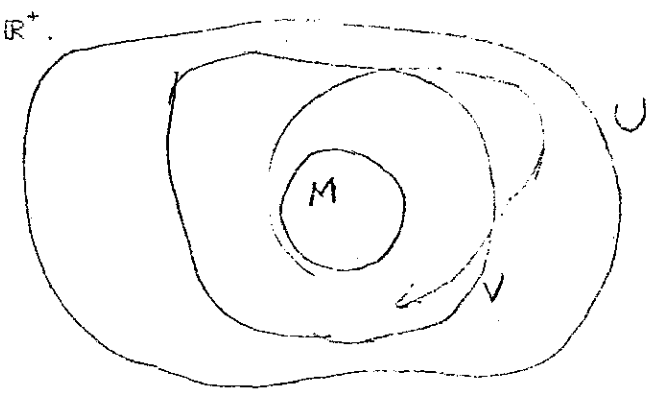

fig 2.8

Para ejemplificar, tomemos el sistema dinámico cuyas trayectorias se muestran en la figura;

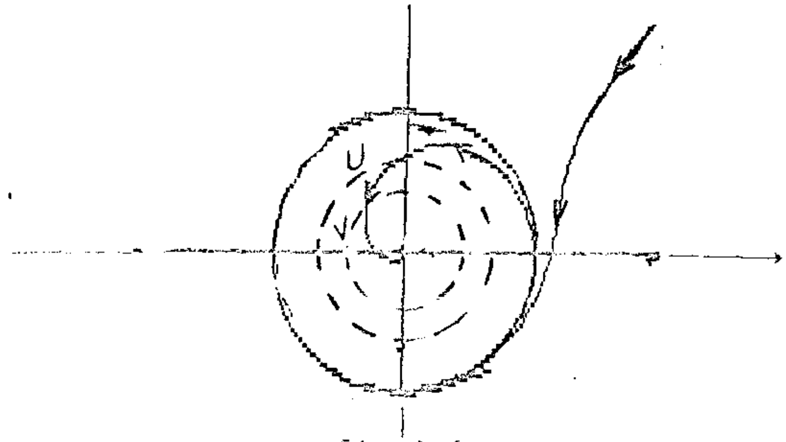

fig.2.9

Tomemos a M al conjunto cuyo unico elemento es el origen:

$$M = \{0\}$$

Evidentemente es estable, ya que cualquier vecindad U de M, siempre podemos tomar una vecindad $V \subset U$, de manera que la trayectoria que empiece en cualquier punto de V, no salga nunca de U. Este caso nos muestra el caso de conjuntos estables que son conjuntos cerrados. El siguiente, hace ver también que un conjunto abierto puede ser estable.

Tomemos a M como el interior del círculo unitario en el sistema dinámico anterior.

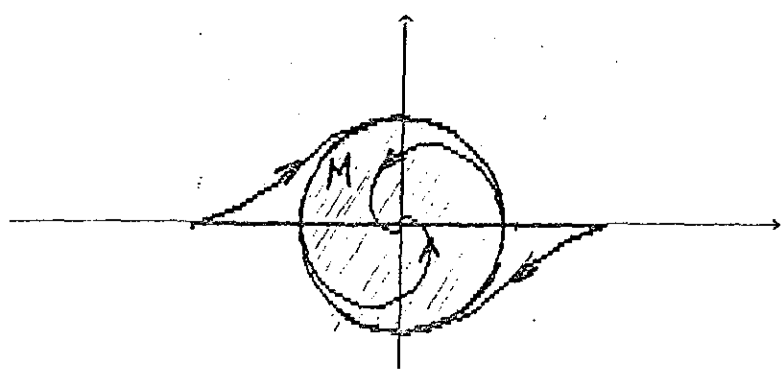

fig.2.10

Claramente este conjunto abierto (El interior de el círculo unitario), es estable, pues dada una vecindad arbitraria U de M, existe una vecindad V de M, tal que si $x \in V$, entonces $\phi(x,t) \in U$, para toda $t \in \mathbb{R}^n$. Ahora vamos a mostrar como llegar a una definición alternativa de estabilidad.

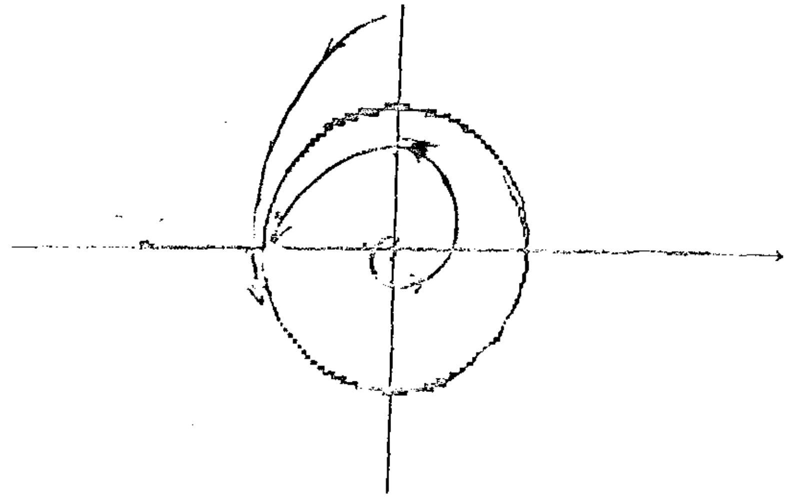

fig.2.12

Sea M el circulo unitario.

Ahora consideremos el sistema dinámico dado por el sistema diferencial:

$$\mathring{r} = r(r-1)$$
$$\mathring{\theta} = 1$$

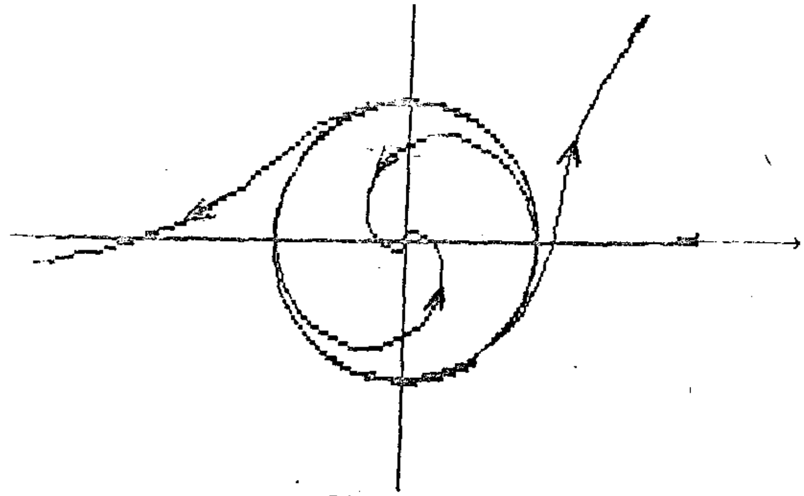

fig.2.13

Sea M el círculo unitario. Se tiene entonces que $\gamma^{+}(M) = M$, lo cual como se sabe. es condición necesaria y suficiente para que M sea positivamente invariante. También se puede ver que $\Lambda^{+}(x) = M$, para cualquier $x \in M$.

Sin embargo, M no es estable, basta alejarse un poquito de M, para que al seguir las trayectorias correspondientes nos alejemos más y más de M.

¿ Qué es lo que falla aquí que hace que M no sea estable ?. Que puntos cercanos a M, siguiendo por su trayectoria respectiva se aleja de M, cuando el tiempo crece. Es decir, el destino final de los puntos cercanos a M, es distinto de los puntos de M.

Eso nos quiere decir que al estudiar la estabilidad en un conjunto

M debemos investigar no solo el destino de los puntos de M sino además el destino de los puntos que le son vecinos.

Ahora bien, hablar del destino a tiempos positivos en un punto x, es hablar de su semitrayectoria positiva $\gamma^+(x)$. El destino final, es decir, el limite cuando $t \to +\infty$, es el conjunto ω-límite $\Lambda^+(x)$ que ya habiamos considerado. Considerar ambos conceptos simultáneamente no es otra cosa que la cerradura de la semitrayectoria positiva. Es decir, estamos afirmando:

$$\overline{\gamma^+(x)} = \gamma^+(x) \cup \Lambda^+(x)$$

Lo que obviamente nos da una descripción completa del punto x.

Ahora, como estabamos diciendo, en relación a la estabilidad queremos considerar simultaneamente el destino de un punto x, el destino de los puntos que le son vecinos. Esto es, puntos cercanos a x. Esto nos lleva a pensar, en primer lugar en bolas con centro en x y con radio α ($\alpha \geq 0$).

$$S(x,\alpha) = \{ q \mid d(x,q) < \alpha \}$$

Además en el destino de estas bolas, es decir, de la misma forma a como estamos considerando el conjunto $\overline{\gamma^+(x)}$, podemos considerar al conjunto $\overline{\gamma^+(S(x,\alpha))}$, para $\alpha > 0$. Esto nos describe, junto con el comportamiento de x, el comportamiento de los puntos que estan en la bola de radio α y centro en x.

Ahora, estamos interesados en el comportamiento de los puntos que son verdaderamente cercanos a x, para ello consideremos el comportamiento de todas las bolas para radios arbitrarios y fijemos nuestra atención en lo que es común a todos esos comportamientos, es decir, consideremos la intersección siguiente;

$$\bigcap_{\alpha > 0} \overline{\gamma^+(S,(x,\alpha))}$$

Ejemplo, consideremos el sistema cuyo retrato fase se representa en la siguiente figura:

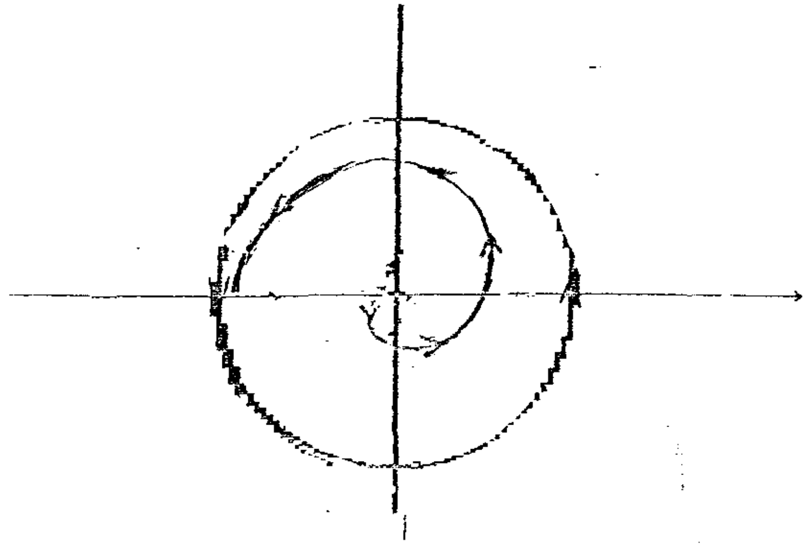

fig.2.14

$$\overline{\gamma^+(x)} = \gamma^+(x) \cup \Lambda^+(x) = \gamma^+(x) \cup C$$

Ahora consideremos las bolas con centro en x y radio α y de esas bolas, la cerradura de su semitrayectoria positiva $\overline{\gamma^+(S,(x,\alpha))}$.

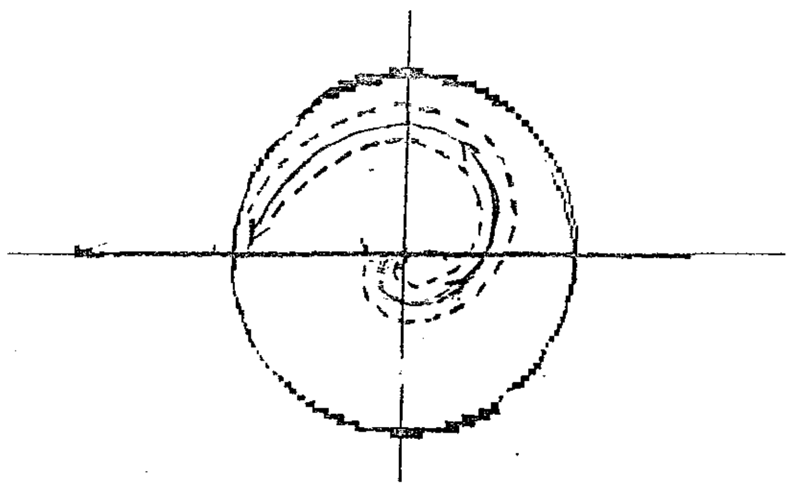

fig.2.15

$$\overline{\gamma^+(S,(x,\alpha))} = \gamma^+(S,(x,\alpha)) \cup C$$

y finalmente tomando la intersección de todos los $\alpha > 0$, lo que finalmente nos queda para el punto x de la figura:

$$\bigcap \overline{\gamma^+(S,(x,\alpha))} = \gamma^+(x) \cup C$$

Ejemplo, sea el sistema dado por las ecuaciones diferenciales:

$$\mathring{x} = -x$$

$$\mathring{y} = y$$

Cuyo retrato fase es el siguiente:

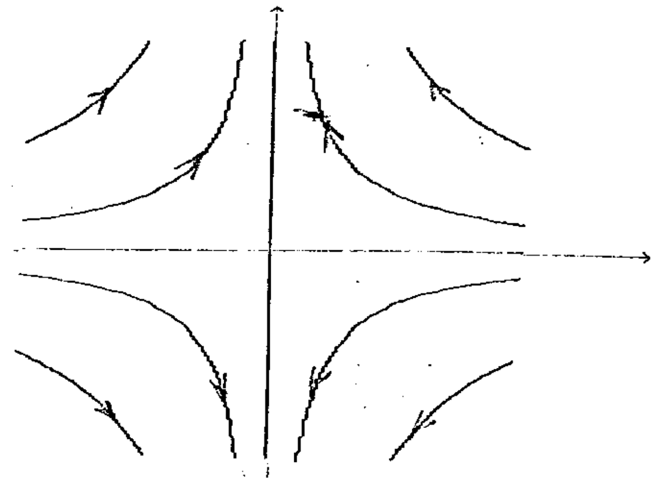

fig 2.16

tomemos en un punto sobre el eje "x", una vecindad de radio α y dejemos correr el tiempo. Observemos el destino final de esta vecindad y consideremos otros radios α:

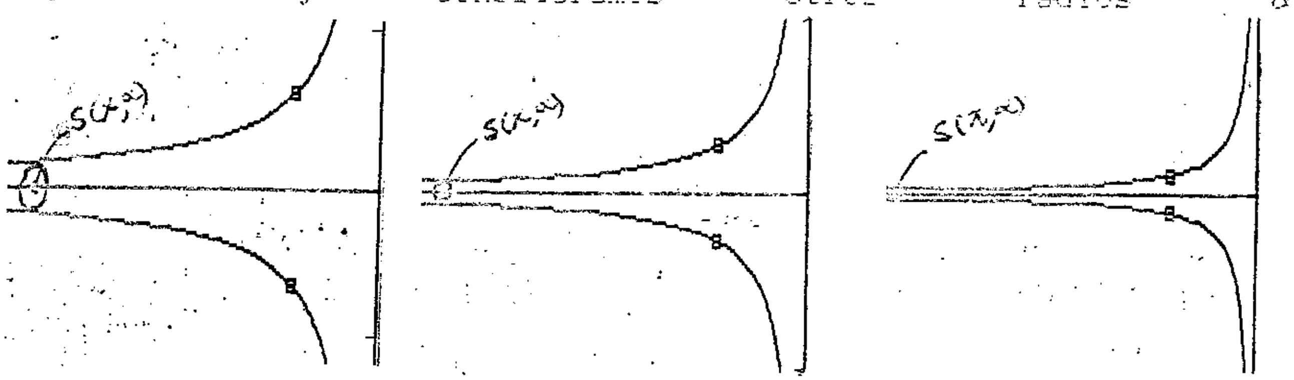

fig.2.17

y tomemos la intersección $\overline{\bigcap \gamma^{+}(S,(x,\alpha))}$ = {semieje -x}$\cup${eje y}

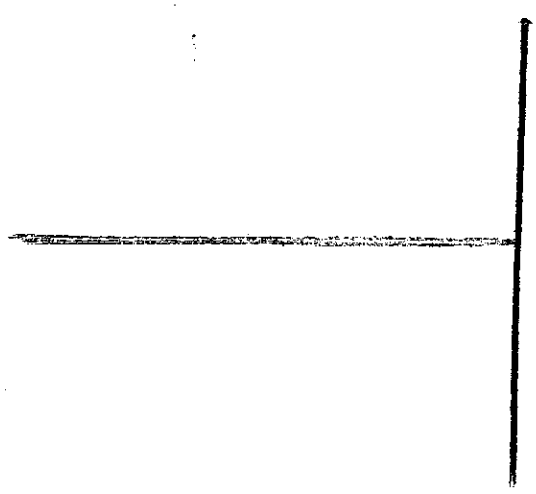

fig.2.18

La importancia del conjunto $\overline{\bigcap\limits_{\alpha>0} \gamma^{+}(S,(x,\alpha))}$ para un punto x en un

- sistema dinamico ha quedado ya completamente evidente; Es el conjunto que nos describe en forma completa no solo el destino de x, sino además el destino de los puntos que le son vecinos y esto es fundamental para la investigación de estabilidad. Se le llama "La primera prolongación positiva de x" y se designa con el simbolo $D^+(x)$.

Un conjunto invariante compacto $\mathbb{K}$, será llamado un atractor si existe un abierto $U \supset \mathbb{K}$, tal que $\omega(U) = \mathbb{K}$. Por algun block atractor $\mathbb{B}$, entenderemos un conjunto compacto con interior no vacío tal que para cada $x \in \partial\, \mathbb{B}$, $\phi(x,(0,\infty)) \subset \operatorname{int}\mathbb{B}$. Este es un resultado estandar de que cada block atractor contiene un atractor y que cada atractor es un conjunto máximo invariante dentro de un block atractor.

DEFINICION: Sean $(\mathbb{X},\mathbb{R},\phi)$, un sistema dinámico y un punto $x \in \mathbb{X}$, se llama la primera prolongación positiva de x al conjunto;

$$D^+(x) = \bigcap_{\alpha>0} \overline{\gamma^+(S,(x,\alpha))}$$

La primera prolongación positiva es entonces una función que a cada $x \in \mathbb{X}$, le asocia un subconjunto de $\mathbb{X}$.

Y ahora para un conjunto $M \subset \mathbb{X}$, podemos definir su primera prolongación positiva de la siguiente manera:

DEFINICION: Sea $(\mathbb{X},\mathbb{R},\phi)$, un sistema dinámico y $M \subset \mathbb{X}$, se le llama la primera prolongación positiva de M, al conjunto;

$$D^+(M) = \bigcup_{x\in M} D^+(x)$$

a).- ESTABILIDAD ASINTOTICA Y FUNCIONES DE LIAPUNOV.

Ahora, nosotros queremos caracterizar la estabilidad asintótica, mediante el uso de ciertas funciones escalares definidas en una vecindad de un conjunto compacto M. Este método recibe el nombre de segundo método directo de Liapunov, en honor de el mátematico ruso A.M. Liapunov [3], [11].

Las funciones de Liapunov son funciones escalares no negativas que se anulan en el conjunto, y que decrecen a lo largo de las trayectorias del sistema. Esta característica es la que nos impide caracterizar, por ejemplo, a un atractor uniforme, pues si M no es invariante como en la siguiente figura;

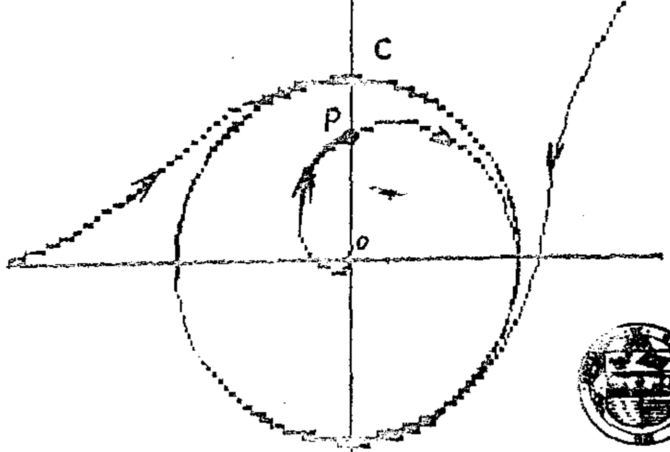

fig.2.16

Donde M es el atractor uniforme formado por el círculo C, al que se ha agregado el punto p, es decir, $M = C \cup \{p\}$, una función tal no es posible encontrarla.

Si embargo, para la caracterización de la estabilidad asintótica se han encontrado fuertes resultados que generalizan a sistemas dinámicos, los teoremas enunciados por Liapunov. Uno de estos resultados es el que se menciona a continuación:

TEOREMA. Un conjunto $M \subset \mathscr{X}$, es asintóticamente estable si y sólo sí, existe una función continúa ϕ con valores reales, definida en una vecindad de N de M, tal que:

1).- $\phi(x) = 0$ si $x \in M$.

$\phi(x) > 0$ si $x \notin M$.

2).- $\phi(\pi,(x,t)) < \phi(x)$, para $x \notin M$, $t > 0$, y $\pi(x,[0,t]) \subset N$.

En [2] se prueba primero la existencia de una función ϕ con las propiedades antes mencionadas para la estabilidad asintótica de M. Al demostrar la necesidad de, la existencia de una función ϕ, con las propiedades del teorema, se define primeramente $\varphi(x)$ como una función que involucra la distancia del punto x al conjunto M, de la siguiente manera:

$$\varphi(x) = \sup \{ \ d(\pi(x,t),M); \ t \geq 0 \ \}$$

Esta función tiene las propiedades requeridas, excepto probablemente, la de ser decreciente a lo largo de las trayectorias. Se modifica entonces φ de la siguiente manera;

$$\int_0^{\infty} \varphi(\pi(x,t)e^{-\tau}d\tau$$

y esta integral define una función $\phi(x)$ que es la del teorema. Ahora consideremos un conjunto M asintóticamente estable. Con la función:

$$\phi(x) = \int_0^{\infty} \varphi(\pi(x,\tau))e^{-\tau}d\tau$$

Del teorema anterior, función que sabemos definida en una vecindad

N de M. Podemos definir, para cada x fija en N la siguiente función:

$$\varepsilon(t) = \phi(\pi(x,\tau))$$

Esto es;

$$\varepsilon(t) = \int_0^{\infty} \varphi(\pi(x,t+\tau))e^{-\tau}d\tau$$

y haciendo el cambio de variable $s = t+\tau$, tenemos:

$$\varepsilon(t) = e^{t}\int_t^{\infty} \varphi(\pi(x,s))e^{-s}ds$$

Obsèrvemos primero que $\varepsilon(0) = \phi(x)$. Esta función $\varepsilon(t)$ tiene además las propiedades que se enuncian en el siguiente;

LEMA: Sea M un conjunto asintóticamente estable y N la vecindad de M del teorema anterior, entonces la función $\varepsilon(t)$ es diferenciable y pera $x \in N-M$, la derivada $\frac{d\varepsilon(t)}{dt}$, es negativa.

Finalmente afirmamos que en un sistema dinámico, los conjuntos compactos estan caracterizados por los ceros de una función diferenciable.

TEOREMA: Un conjunto compacto $M \subset \mathcal{X}$, es asintóticamente estable si y solo si existe una función $\varepsilon(x,t)$, continua en las dos variables x ,t y diferenciable con respecto a t, ε: $N \times \mathbb{R}^{+} \rightarrow \mathbb{R}$, ($N$ es una vecindad de M), tal que:

i).- $\varepsilon(x,0) = 0$ si $x \in M$

$\varepsilon(x,0) > 0$ si $x \notin M$

ii).- $\varepsilon(\pi(x,t),0) = \varepsilon(x,t)$

iii).- $D_{\pi}\varepsilon < 0$, donde $D_{\pi}\varepsilon$, significa la derivada con respecto a t de la función ε a lo largo de las trayectorias.

CAPITULO III.- PLANTEAMIENTO GENERAL DEL PROBLEMA.

a).- PERSISTENCIA Y EXCLUSION.

Ahora iniciaremos con el modelo general de n especies [9]:

$$\dot{y}_i = y_i g_i(y_1, y_2, \dots, y_n) \qquad i = 1,2,\dots,n. \qquad (3.1)$$

Aquí $y_i \geq 0$, es la densidad de la población y $g_i(y_1, y_2, \dots y_n)$ es la tasa especifíca de crecimiento de la especie i.

Los ejemplos anteriores de el capitulo I, son modelos de este tipo. Las ecuaciones (3.1), determinan un campo vectorial en la variedad:

$$\mathbb{E}^n = \{(y_1, \dots, y_n), \in \mathbb{R}^n;\ y_i \geq 0, \text{ para todo } i\}$$

Todas las funciones aquí se supondrán infinitamente diferenciables. Escribimos:

$$\mathscr{G}^n = C^{\infty}(\mathbb{E}^n, \mathbb{R}^n)$$

La función $g = (g_1, \dots, g_n) \in \mathscr{G}^n$ se puede considerar como una comunidades ecológicas, cuya dinámica esta dada por las ecuaciones (3.1).

Para $g \in \mathscr{G}^n$ denotamos por $\varphi_g(y,t)$, la solución de (3.1), iniciando para $y \in \mathbb{E}^n$, $t = 0$. Los teoremas estandar de ecuaciones diferenciales, implican que φ_g satisface todas las propiedades de flujo, excepto posiblemente que las soluciones no esten definidas para todo tiempo [2].

Esta dificultad puede ser resuelta de varias maneras [2]. El orden para las trayectorias de nuestra presentación elegimos la manera más fácil y simplemente supondremos que φ_g es un flujo. Esta suposición da lugar a restricciones solo en comportamientos infinitamente cercanos a g. Tales suposiciones no son de importancia biológica.

Ahora estaremos listos para definir "persistencia" y "exclusión", al menos en el contexto de la ecuacion (3.1). La siguiente definición generaliza la de Levin [4], quien restringe su atención para atractores que son puntos de reposo, órbitas periódicas o ambas.

DEFINICION: Una comunidad ecológica $g \in \mathscr{G}^n$ es llamada persistente si φ_g, tiene un atractor en $\text{int}(\mathbb{E}^n)$. Diremos que g exhibe exclusión si no es persistente.

Diremos que una clase de comunidades $\mathscr{E} \subset \mathscr{G}^n$, satisface la propiedad de exclusión si g exhibe exclusión para toda $g \in \mathscr{E}$.

Claramente contiene a las [illegible] [illegible] [illegible]
exhiben exclusión.

b). - FACTORES LIMITANTES.

Por regla general, los modelos matemáticos que intentan describir el comportamiento de dos o más poblaciones sujetas a un tipo específico de interacción en un ecosistema, están basadas en hipótesis demasiado rígidas, dando como resultado la poca concordancia de las predicciones del modelo con el proceso real.
El alto grado de complejidad de los fenómenos biológicos así como sus grandes variaciones espacio temporales, no son asimilados por los modelos elementales, que son incapaces de presentar la diversidad funcional que exigen los modelos de predicción confiables. Sin embargo, al tratar de incluir en las hipótesis del modelo más información biológica, a menudo se puede caer en la situación opuesta; crear modelos o teorías tan complicados que son inoperantes debido a las dificultades que se presentan en el análisis. Desde el punto de vista tradicional, es necesario incluir en nuestro modelo, los procesos más representativos del sistema que intentamos describir, con el fin de mantener nuestro modelo con la mayor simplicidad posible sin perder información relevante. El problema se reduce a la búsqueda de aquellos procesos claves que rigen el comportamiento de la dinámica de la interacción ecológica que nos interesa estudiar. Desde el punto de vista de la ecología demográfica, por ejemplo, La dinámica de una población depende de la correlación entre los procesos opuestos como son el proceso de crecimiento y el proceso de inhibición del crecimiento. Cada uno de los procesos depende de una serie de factores inherentes a la acción vital de la población, por ejemplo el proceso de nacimiento depende de factores tales como la composición de las edades de la población, la proporción de los sexos, la fecundidad, la cantidad de alimentos disponibles, etc.. Por lo que toca al proceso de inhibición del crecimiento, éste puede depender de factores tales como la tasa de mortalidad, la densidad de la población, de factores abióticos, como la temperatura, la humedad, la contaminación, etc..
En el año de 1855, el fisiólogo alemán Justus Von Liebig estudiando el crecimiento de ciertas plantas se dió cuenta que

para garantizar el crecimiento de las mismas, tenían que existir un conjunto de nutrientes básicos, algunos debían ser abundantes y otros se requerían solo en pequeñas cantidades. Un descubrimiento importante de Liebig, fué que la ausencia de algún nutriente, no podía ser reemplazado por cualquier otro que apareciera en abundancia, es decir, un medio que contenía todos los nutrientes en abundancia menos uno de ellos, el cual aparecía en cantidad insuficiente, permitiría el crecimiento de la planta hasta que el nutriente se agotara completamente. El crecimiento estaba limitado por la ausencia de algún elemento, y además, cuando había crecimiento éste último se regía por el nutriente que aparecía en menor proporción. Liebig llamó a ésta regularidad ley del mínimo. Dicha ley puede generalizarse y juega un papel importante en ecología. Todo organismo para vivir requiere de un medio que reúna ciertos factores. Si todos los factores son favorables, excepto uno, este será el factor limitante que regirá la acción vital del organismo.

Posteriormente en el año de 1913 el ecólogo norteamericano V. E. Shelford, amplió el dominio de la ley del mínimo dada por Liebig a lo que hoy se conoce como ley de la tolerancia. Shelford señaló que cuando hay un exceso de cierto elemento, esto puede ser un factor tan limitante como la deficiencia. De esto se deduce que todos los procesos que determinan la acción vital de una población, se presentan en intensidades que se rigen por los mínimos o los máximos de los factores que alimentan dichos procesos. Nosotros por simplicidad y siguiendo la tradición entenderemos por el principio de los factores limitantes precisamente a la ley que limita a un proceso a través de los máximos y mínimos de factores actuantes en el sistema analizado.

El ejemplo del capítulo I, muestra un prototipo de un modelo propuesto por Levin [4]. En este modelo supondremos que la estructura de la comunidad es de tal forma que la tasa específica de crecimiento de cada especie es solamente una función indirecta de las densidades de las otras especies. La tasa de crecimiento está dada en función de ciertos factores limitantes. Tales factores limitantes son funciones de las densidades de la población. Las siguientes ecuaciones muestran la dinámica de tal comunidad con n especies y k factores limitantes.

$$\mathring{y}_i = y_i u_i(z_1, \ldots, z_k) \qquad i = 1, \ldots, n.$$
$$z_j = r_j(y_1, \ldots, y_n) \qquad j = 1, \ldots, k. \qquad (3.2)$$

Donde y_i es la densidad de la i-esima espacie y z_j es la cantidad del recurso j y $u_i(z_1, \ldots, z_k)$ es la tasa específica de crecimiento de la especie j.

Definimos la clase de comunidades de n especies con k factores limitantes:

$$\mathcal{F}_k^n = \{ g = u \circ r;\ r \in \mathcal{C}^{\infty}(\mathbb{E}^n, \mathbb{R}^n), u \in \mathcal{C}^{\infty}(\mathbb{R}^k, \mathbb{R}^n) \} \qquad (3.3)$$

y notamos que los elementos $\mathcal{F}_k^n$ no tienen representación única en la forma $u \circ r$.

Claramente $\mathcal{F}_k^n \subset \mathcal{E}^n$ para todo n, k y $\mathcal{F}_k^n = \mathcal{E}^n$ para $k \geq n$. En consecuencia $\mathcal{F}_k^n$ no satisface la propiedad de exclusión para $k \geq n$. La cuestión interesante es si $\mathcal{F}_k^n$ satisface la propiedad de exclusión para $k < n$. En otras palabras ¿Puede haber persistencia de comunidades con menos factores limitantes que especies?. Una apicación ligera del principio de exclusión, predice que esto no puede ocurrir. De cualquier manera, veremos que la respuesta no es tan sencilla.

Primero consideremos los puntos de reposo naturales de las comunidades en $\mathcal{F}_k^n$ con $k < n$. Cualquier punto de reposo en $\mathrm{int}(\mathbb{E}^n)$, Debe ser degenerado ya que el Jacobiano de la matriz puede tener rango a lo más k. En efecto, el siguiente teoréma muestra que estos puntos de reposo pueden ser destrozados por perturbaciones arbitrariamente pequeñas de las ecuaciones. La topologia de estas perturbaciones no son muy importantes para nuestros própositos.

Probablemente la topología $\mathcal{C}^{\infty}$ en $\mathcal{E}^n$ y la topología inducida en $\mathcal{F}_k^n \subset \mathcal{E}^n$ sean las más naturales.

El siguiente teorema nos muestra que un sistema ecológico de n depredadores con k factores limitantes no tiene puntos de atracción en el $\mathrm{int}(\mathbb{E}^n)$. No en $\mathbb{E}^n$ ya que si consideramos $\mathbb{E}^n$, entonces si una trayectoria se pega a un eje o a un hiperplano, esto significaria que una o más especies se extinguen y entonces el resultado es directo.

TEOREMA 3.1: Supongamos que $k < n$. Para un conjunto denso de $g \in \mathcal{F}_k^n$, φ_g no tiene puntos de reposo en $\mathrm{int}(\mathbb{E}^n)$.

Demostración: La prueba es equivalente a demostrar que g no tiene ceros en el $int(\mathbb{E}^n)$. Sea:

$$\mathcal{U} = \{g \in \mathcal{F}^n_k \ ; \ g(y) \neq 0 \text{ para toda } y \in int(\mathbb{E}^n)\}$$

Veremos que $\mathcal{U}$ es denso en $\mathcal{F}^n_k$. Escribimos $g = u \circ r$, donde $u : \mathbb{R}^k \to \mathbb{R}^n$. Por el teorema de Sard [5], $\mathcal{U}(\mathbb{R}^k) \subset \mathbb{R}^n$, tiene medida de Lebesgue cero. probaremos que g es denso. Podemos encontrar un $\varepsilon \in \mathbb{R}^n$, tal que $0 \notin \mathcal{U}(\mathbb{R}^k) + \varepsilon$. Sea $g' = (u+\varepsilon) \circ r$, entonces $g' = (u \circ r) + \varepsilon$, entonces g' esta arbitrariamente cerca de g, y $g' \in \mathcal{U}$.

Por lo tanto $\mathcal{U}$ es denso en $\mathcal{F}^n_k$ y φ no puede tener atractores en $int(\mathbb{E}^n)$. Entonces se tiene que φ_g no tiene atractores en $int(\mathbb{E}^n)$.

TEOREMA 3.2: Sea $g \in \mathcal{F}^n_k$, con $k < n$. Supongamos que $\mathbb{K} \subset int(\mathbb{E}^n)$, es un atractor para φ_g. Entonces la característica de Euler de $\mathbb{K}$ es cero.

El atractor $\mathbb{K}$ no necesariamente es una variedad, de cualquier modo, uno puede envolver con un conjunto atractor que es una variedad. Definimos la caracteristica de Euler de $\mathbb{K}$ que sea la característica de $\mathbb{B}$, donde $\mathbb{B}$ es un block atractor que contiene a $\mathbb{K}$, como el máximo conjunto invariante en $\mathbb{B}$. Este número es bien definido y se reduce a la característica de Euler de $\mathbb{K}$, si $\mathbb{K}$ es una variedad.

<u>Demostración.</u> Sea $\mathbb{B} \subset int(\mathbb{E}^n)$ un block atractor que contiene a $\mathbb{K}$ como el conjunto invariante máximo en $\mathbb{B}$. Elegimos $\mathbb{B}$, tal que el campo vectorial sea trasversal a $\partial\mathbb{B}$. Para g' cercanos a g, $\mathbb{B}$ es un block atractor para φ_g; Por el teorema anterior, elegimos g' que no tenga puntos críticos en $\mathbb{B}$. Por lo tanto, la característica de Euler de $\mathbb{B}$ es cero, por el teorema de Poincare-Hopf (ver apéndice), y eso completa la prueba.

COROLARIO 3.3: Sea $k < n$ y $g \in \mathcal{F}^n_k$, entonces φ_g, no puede tener puntos atractores en $int(\mathbb{E}^n)$.

Debido a que la característica de Euler de un círculo es cero, el teorema 3.2, no da una regla general, fuera de las órbitas periódicas, de modo que no establece la cuestión de exclusión en general. De cualquier modo, esta establecida para el caso n = 2. Puesto que cualquier block atractor conexo en el plano necesita estar contenido en un block atractor parecido a un disco, tenemos la siguiente generalización del ejemplo IB.

COROLARIO 3.4: $\mathcal{F}^2_1$ satisface la propiedad de exclusion .

Desafortunadamente $\mathcal{F}^2_1$ es la única clase entre las $\mathcal{F}^n_k$, que se sabe satisface la propiedad de exclusión. En el cap 4 construiremos un ejemplo de comunidad persistente en $\mathcal{F}^3_2$. Realmente, probaremos que $\mathcal{F}^n_k$ no satisface la propiedad de exclusion para $3k \geq 2n$. La cuestión de que si $\mathcal{F}^n_k$ satisface la propiedad de exclusión para $3k < 2n$, con $n > 2$ esta abierta.

De cualquier manera , la cuestión esta establecida para ciertas subclases de $\mathcal{F}^n_k$, a saber, aquellas en las cuales las funciones u_i, en las ecuaciones (3.1) sean lineales. Definimos:

$$\mathcal{L}\,\mathcal{F}^n_k = \{g = u \circ r \in \mathcal{F}^n_k;\ u \text{ es lineal}\}$$

TEOREMA 3.5: $\mathcal{L}\,\mathcal{F}^n_k$ satisface la propiedad de exclusión para $k < n$.

Este teorema fue conocido por Volterra [14], para $k = 1$, Un resultado algo diferente fue probado por Recigno y Richardson [13], con algunas hipótesis adicionales. Levin [4], probó que $\mathcal{L}\,\mathcal{F}^n_k$,

$k < n$, no puede tener atractores ni órbitas atractoras periódicas. La siguiente demostración es debida a Floris Takens.

dem. Primero introducimos las siguientes funciones;

$$\log: \operatorname{int}(\mathbb{E}^n) \to \mathbb{R}^n: (y_1,\dots,y_n) \mapsto (\log y_1,\dots,\log y_n)$$

$$\exp: \mathbb{R}^n \to \operatorname{int}(\mathbb{E}^n): (\eta_1,\dots,\eta_n) \mapsto (e^{\eta_1},\dots,e^{\eta_n})$$

estas funciones son difeomorfismos e inversos uno del otro. Para $g \in \mathcal{G}^n$, definimos ψ_g como un flujo en $\mathbb{R}^n$ dado por;

$$\mathring{\eta} = (g \circ \exp)(\eta) \tag{3.4}$$

que es la ecuación (3.1), transformada por el cambio de variable $y = e^{\eta}$. Para probar el teorema, solo es necesario probar que ψ_g no tener atactores parta $g \in \mathcal{L}\,\mathcal{F}^n_k$, con $k < n$.

Escribimos $g = u \circ r \in \mathcal{L}\,\mathcal{F}^n_k$, donde $u(z) = Az - m$, donde A es un mapeo lineal homogéneo de $\mathbb{R}^k \to \mathbb{R}^n$, y $m \in \mathbb{R}^n$, entonces reescribiremos la ecuación (3.4) como;

$$\mathring{\eta} = (A \circ r \circ \exp)(\eta) - m \tag{3.5}$$

ahora sea $L_1 = \operatorname{Ran}(A)$ y $L_2 =$ esp. nulo(A^T). Entonces $\mathbb{R}^n = L_1 \oplus L_2$, donde L_1 y L_2, son ortogonales. Escribimos;

$$\eta = (\eta_1, \eta_2) \in L_1 \oplus L_2, \quad \text{y} \quad m = (m_1, m_2) \in L_1 \oplus L_2.$$

de la ecuación (3.5), tenemos

$$\mathring{\eta}_1 = (A \circ r \circ \exp)(\eta_1, \eta_2) - m_1$$

$$\mathring{\eta}_2 = -m_2$$

Entonces el campo vectorial (3.5) proyecta un campo constante en L_2. Dichos campos vectoriales no tiene atractores por lo tanto ψ_g no puede tener atractores lo que prueba el teorema.

Como apuntó haussmann [6] podemos reemplazar la hipótesis de que u es lineal por la hipótesism de que $u(\mathbb{P}^k)$ es una translacion de un subespacio propio L_1 de $\mathbb{R}^n$, la misma pueba que tales comunidades exhiben exclusión.

c).- RECURSOS BIOTICOS.

Como vimos en un ejemplo anterior en el modelo de Lotka-Volterra de un depredador y una presa, este constituye un caso especial de competencia, ya que una especie en sí, es un factor limitante para la otra, ya que le sirve como alimento. llamaremos a aquellos recursos que son en sí mismos un organismo vivo, como un <u>Recurso Biótico</u>. Con estas consideraciones , el modelo de competencia de especies anterior, resulta inapropiado. Aquí, resulta más apropiado establecer la cantidad disponible de tales recursos, con una ecuación diferencial, ya que tales recursos se regeneran de acuerdo a un conjunto de leyes biológicas.

La dinamica de la población de n especies consumidores con k recursos bióticos, está dada por;

$$\begin{aligned} \mathring{y}_i &= y_i u_i(x_1,\dots,x_n) & i &= 1,\dots,n. \\ \mathring{x}_j &= x_j s_j(y_1,\dots,y_n,x_1,\dots,x_k) & j &= 1,\dots,k. \end{aligned} \qquad (3.6)$$

Donde los y_i son la densidad de población del i-ésimo consumidor, x_j es la densidad de población de el j-ésimo recurso. La suposición importante es que la tasa especifica de crecimiento de cada una de las especies consumidoras es solo función de las poblaciones de las especies recursos. La correspondiente interpretación biológica es que las especies consumidoras solo interactuan con las especies recurso y no con las especies consumidoras.

Como lo hicimos anteriormente, ahora definiremos la clase de n especies consumidoras con k recursos bióticos:

$$\mathcal{B}_k^n = \{g : \mathbb{E}^n \times \mathbb{E}^k \to \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^k : (y,x) \to (u(x),s(y,x))\}$$

Usando las identificaciones usuales $\mathbb{E}^n \times \mathbb{E}^k \to \mathbb{E}^{n+k}$ y $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^k \to \mathbb{R}^{n+k}$. Uno puede ver que la contencion $\mathcal{B}_k^n \subset \mathcal{B}^{n+k}$, es cierta y la correspondiente interpretacion es que aquellas clases de comunidades que tienen n especies consumidoras y k recursos bióticos, está contenida en las clases de funciones $\mathcal{B}^n(\mathbb{E}^{n+k},\mathbb{R}^{n+k})$, es decir que esta clase de funciones $\mathcal{B}_k^n$, se puede considerar una comunidad de (n+k)-especies.

El siguiente lema nos muestra que tales comunidades pueden tener solo 2k factores limitantes. Es decir, que una comunidad $\mathscr{B}_k^n$ puede considerarse como una clase de comunidades de n+k especies con 2k factores limitantes, ddonde los factores limitantes son las k densidades de población de las presas y las k tasas de crecimiento específico de las presas.

LEMA 3.6: $\mathscr{B}_k^n \subset \mathscr{F}_{2k}^{n+k}$.

Demostracion. Sea $g \in \mathscr{B}_k^n$, y escribimos:

$$g(y,x) = (u(x),s(y,x))$$

Definimos:

$$u^* : \mathbb{E}^k \times \mathbb{F}^k \to \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^k : (\eta,\xi) \to (u(\eta),\xi)$$

$$r : \mathbb{E}^n \times \mathbb{E}^k \to \mathbb{E}^k \to \mathbb{F}^k . (y,x) \to (x,s(y,x))$$

entonces $g = u^* \circ r : \mathbb{E}^n \times \mathbb{E}^k \to \mathbb{R}^n \times \mathbb{F}^k$. y $g = u^* \circ r \in \mathscr{F}_{2k}^{n+k}$, y la prueba es completa.

La clase de funciones $\mathscr{B}_k^n$, han sido ampliamente estudiadas y es sabido que tales comunidades pueden persistir para ciertos valores de n y k. De hecho el propósito de este trabajo es el de construir un modelo persistente $\mathscr{B}_1^2$. Y usando el hecho de que el producto cartesiano de comunidades persistentes es persistente uno puede construir clases persistentes de tales comunidedes $\mathscr{B}_k^n$, con tal de que $2k \geq n$. Pero de cualquier forma, el problema de que sí puede haber persistencia para $\mathscr{B}_k^n$, con $2k < n$, es un problema abierto.

Como en el lema anterior vimos que $\mathscr{B}_k^n \subset \mathscr{F}_{2k}^{n+k}$, Esto implica que el ejemplo que construiremos puede considerarse como una clase de comunidades $\mathscr{F}_2^3$. De ahí, que debido al lema anterior, junto con los comentarios anteriores nos lleva a la conclusión de que $\mathscr{B}_k^n$ no satisface el principio de exclusión cuando $3n \leq 2k$.

Como lo hicimos anteriormente, podemos simplificar las ecuaciones (3.6), suponiendo las tasas de crecimientos específicas de los consumidores como una función lineal de los recursos. Es decir, consideramos la subclase de comunidades:

$$\mathscr{L}\mathscr{B}_k^n = \{ g \in \mathscr{B}_k^n : g(y,x) = (u(x),s(y,x)): u \text{ es lineal } \}$$

Siguiendo el lema (3.6), tenemos que u^* es lineal. Si u es lineal y además $\mathscr{L}\mathscr{B}_k^n \subset \mathscr{L}\mathscr{F}_{2k}^{n+k}$, y del teorema (3.5) tenemos el siguiente:

COROLARIO 3.7: $\mathscr{L}\mathscr{B}_k^n$ satisface el principio de exclusión para $k<n$.

Es decir, que si consideramos las tasa específicas de crecimiento de las especies consumidoras como funciones lineales de las densidades de las poblaciones de las presas, tenemos entonces que n especies depredadoras no pueden coexistir con menos que n especies presa.

Observamos que este caso incluye al sistema de Lotka-Volterra, en espacios de dimensiones mayores y donde las funciones u_i y s_j son supuestas ambas lineales.

IV.- CONSTRUCCION DE UN CONTRAEJEMPLO AL PRINCIPIO.

En este capítulo construiremos un modelo persistente de dos especies depredadoras y una presa. Tal construcción la haremos, desarrollando primero algunas propiedades del sistema para construir el citado.

Primero recordaremos el modelo depredador presa visto en el capítulo I. Gause [13] sugirió que la constante de depredación, debe considerarse como una función de la densidad de las presas. Podemos suponer mas aún, que la tasa especifica de crecimiento de las presas es una función de la densidad de ellas. Haciendo tales suposiciones, podemos replantear el sistema de esta manera:

$$\begin{aligned} \mathring{x} &= xg(x) - y\rho(x) \\ \mathring{y} &= -my + cy\rho(x) \end{aligned} \qquad (4.1)$$

donde x es la densidad de población de las presas, y es la densidad de población de los depredadores, $g(x)$ es la tasa especifica de crecimiento de las presas y $\rho(x)$ es la tasa de depredación por depredador. Las constantes $m, c > 0$, son las mismas que en el ejemplo C del cap.I.

Algunos autores suponen una tasa especifica para la tasa de depredación ρ [9], de cualquier manera supondremos que;

$$\rho: [0,\infty) \to [0,\infty)$$

es una función contínua y estrictamente creciente con $\rho(0) = 0$. De allí, tenemos entonces que las ecuaciones (4.1), definen una comunidad de la clase $\mathcal{B}^1_1$.

La suposición mas significativa es que la densidad de los depredadores y aparece solo linealmente en las ecuaciones. Y la correspondiente interpretación biológica es que supondremos que los depredadores interactúan solamente con las presas, es decir, actuan independientemente de los demas depredadores.

Ahora supondremos que existe un punto de equilibrio $x_e > 0$ y que $-m + c\rho(x_e) = 0$. Si ρ es estrictamente creciente, x_e es única. Haremos además la suposición de que el punto de equilibrio $y_e = x_e g(x_e)/\rho(x_e) > 0$, entonces (x_e, y_e) es el único punto de equilibrio para la ecuación (4.1) en el $\mathrm{int}(\mathbb{E}^2)$.

Calculamos el Jacobiano de la matriz para el punto crítico. Tenemos que el punto es un atractor si;

$$g(x_e) + x_e g'(x_e) - y_e \rho'(x_e) < 0.$$

y un repulsor si la misma es positiva, el caso de mayor interés ocurre cuando $g'(x_e) = 0$. En este caso tenemos;

LEMA 4.1.- Consideremos las ecuaciones (4.1) y supongamos que $g'(x_e) = 0$. Entonces (x_e, y_e) es un atractor si $x_e\rho'(x_e) > \rho(x_e)$, y un repulsor si $x_e\rho'(x_e) < \rho(x_e)$.

En el ejemplo (C.1), mostremos que la ecuación (C.1) tiene una integral V dada por (C.2), en algunos casos muy especiales, esta integral se convierte en una función de Liapunov para la ec. (4.1).

LEMA 4.2.- Consideremos la ec.(4.10) y sea I un intervalo que contenga a x_e. Supongamos que g es decreciente en I y que $\rho(x) = \rho'(x_e)x$, para $x \in I$. Entonces;

$$\frac{dV}{dt}(x,y) \leq 0 \text{ para } x \in I,$$
$$\frac{dV}{dt}(x,y) = 0 \Leftrightarrow g(x) = g(x_e)$$

Dem; Calculamos dV/dt y

$$\frac{dV}{dt}(x,y) = (x - x_e)(g(x) - g(x_e))$$

si g es creciente entonces se sigue la conclusión.

UN SISTEMA PERSISTENTE DE DOS DEPREDADORES Y UNA PRESA.

Aquí demostraremos que la clase $\mathcal{S}_1^2$ no satisface el principio de exclusión, mediante la construcción de un ejemplo. Este resultado fué obtenido previamente por Koch [6], Mediante un calculo simulado, en un sistema de dos especies compitiendo por un recurso, usando una serie de condiciones similares a las que haremos nosotros.

Primero consideremos el sistema;

$$\begin{aligned} \mathring{x} &= xg(x) - y_1\rho(x) - y_2\rho_2(x). \\ \mathring{y}_1 &= -m_1y_1 + c_1y_1\rho_1(x) \\ \mathring{y}_2 &= -m_2y_2 + c_2y_2\rho_2(x) \end{aligned} \tag{4.2}$$

Donde x representa la densidad de población de la especie presa, y las y_i, las densidades de el i-ésimo depredador. Las c_i, m_i son constantes positivas, g(x) es la tasa específica de crecimiento de las presas y $\rho_i(x)$ es la tasa de depredación del i-ésimo depredador, de nuevo las ρ_i son estrictamente creciente y $\rho_i(0) = 0$. Las ecuaciones (4.2), nos dan una clase de comunidades $\mathcal{S}_1^2$. Además, vemos que este sistema se redúce a uno del tipo depredador presa si:

$$y_1 = y, \quad y_2 = 0, \quad \text{ó} \quad y_2 = y, \quad y_1 = 0.$$

Ademas el sistema (4.2), tiene una propiedad parecida a la del sistema que vimos en el cap.I; Tiene una linea de puntos criticos en int($\mathbb{E}^3$), solo si:

$$-m_1 + c_1\rho_1(x) = 0$$
$$-m_2 + c_2\rho_2(x) = 0 \qquad (4.3)$$

De aquí, tenemos que es muy difícil que ambas condiciones puedan cumplirse simultáneamente y entonces la existencia de puntos críticos en el int($\mathbb{E}^3$), es muy rara.

Entonces si x_e, es un punto que satisface las ecuaciones (4.3), entonces existe una linea de puntos criticoa dada por:

$$x = x_e$$
$$y_1\rho_1(x_e)+y_2\rho_2(x_e) = x_e g(x_e)$$

De allí tenemos que los puntos críticos ocurren a traves de una linea ó no existen.

De ahí, que no puede haber puntos atractores en int($\mathbb{E}^3$), algo que ya sabiamos, debido al corolario (3.3) y del lema (3.6) del capítulo anterior, pero ademas el teorema (3.2), nos dice que cualquier otro atractor para el sistema, deberá tener característica de Euler igual a cero.

Nosotos veremos que ciertas ecuaciones de la forma (4.2), tienen un atractor en int($\mathbb{E}^3$).

Construiremos una sucesión de seis ejemplos, todos ellos casos especiales de el sistema (4.2), indicados por $\alpha = 1,2,...,6$.

Estos serán de la forma:

$$\mathring{x} = xg^{\alpha}(x) - y_1\rho_1^{\alpha}(x) - y_2\rho_2^{\alpha}(x).$$
$$\mathring{y}_1 = -my_1 + cy_1\rho_1^{\alpha}(x) \qquad (4.4)$$
$$\mathring{y}_2 = -my_2 + cy_2\rho_2^{\alpha}(x)$$

Iremos haciendo varias supocisiones y a partir de $\alpha = 1$, construiremos el ejemplo siguiente $\alpha = 2$, etc., y asi sucesivamente hasta llegar a $\alpha = 6$, que será un block atactor en int($\mathbb{E}^3$) (fig 4.12)

En los ejemplos requeriremos que el campo vectorial sea transversal a la frontera del block atactor o repulsor.

EJEMPLO 4.1. $\alpha = 1.4$

Para la construcción de este ejemplo requeriremos de las siguientes suposiciones:

$$\rho_1^1(x) = \rho_2^1(x) = \beta_0 x, \text{ para toda } x.$$

$$g^1(x) = \gamma_0, \qquad \text{si } x \le x_1.$$
$$g^1(x) < \gamma_0, \qquad \text{si } x > x_1.$$

Es decir, la primera supocisión es que las tasas de depredación de ambos depredadores sean iguales y lineales y la segunda es que la tasa específica de crecimiento para la especie presa, este acotado.

Sea x_e, un punto que satisface:

$$-m + c\rho_1^1(x_e) = -m + c\rho_2^1(x_e) = 0.$$

y supongamos que $x_e < x_1$. Como los dos depredadores se comportan identicamente la razón y_2/y_1, permanece constante y entonces el sistema se comporta como el que teniamos de un solo depredador, con densidad de población $y = y_1 + y_2$;

$$\begin{aligned} \mathring{x} &= xg^1(x) - y\beta_0 x \\ \mathring{y} &= -my + cy\beta_0 x. \end{aligned} \tag{4.5}$$

cuando $x \le x_1$, las ecuaciones (4.5), son las ecuaciones de Lotka-Volterra que se vieron en el capitulo I. Cuando $x = x_1$, Hay una órbita que se distingue Γ, y dentro, de ella todas las demás órbitas son periódicas;

$$\begin{aligned} \mathring{x} &= xg^1(x) - y\beta_0 x \\ \mathring{y} &= -my + cy\beta_0 x \end{aligned}$$

ahora, hay que ver como son las trayectorias que inician fuera de Γ^1, como $g'(x) < \gamma_0$, si $x > x_1$, entonces el lema 4.2 (de Liapunov), nos dice que es una función de Liapunov y que todas las órbitas que inician fuera de la trayectoria cerrada Γ^1, se acercan asintóticamente a Γ^1:

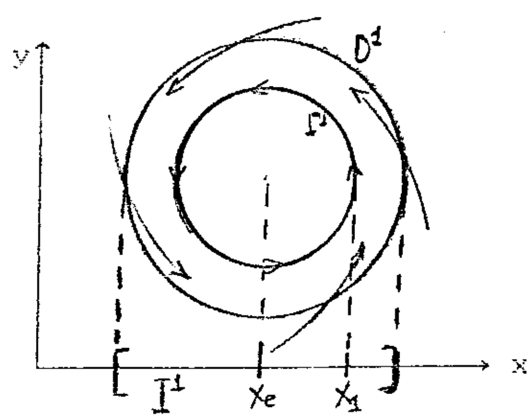

fig. 4.1

Podemos por lo tanto construir un disco D_1, que contenga a Γ^1 en su interior y tal que las órbitas de las ecuaciones (4.d), que inician fuera de Γ^1, cruzan ∂D, transversalmente de afuera hacia adentro. Sea:

$$\mathcal{B}^1 = \{(x,\ y_1, y_2) \in \mathbb{E}^3\ ;\ (x,\ y_1 + y_2) \in D^1\}$$

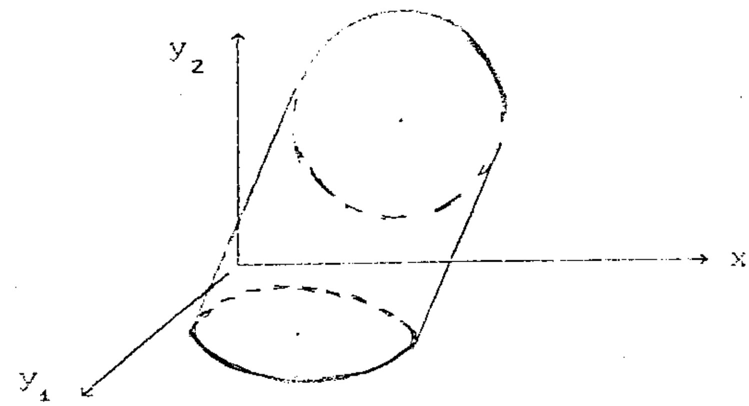

fig 4.2

Entonces $\mathcal{B}^1$, es un block atractor para el ejemplo 4.1 y existen una linea de puntos criticos en int($\mathbb{E}^3$). sea π_x, las proyecciones de $\mathbb{E}^3$ sobre el eje x, tomemos $I'(x) = \pi_x(\mathcal{B}^1)$, y entonces $x_1, x_e, \in I'$.

EJEMPLO 4.2. Supongamos ahora que $g^2 = g^1$, $\rho_2^2 = \rho_2^1$ y que ρ_1^2 satisface:

$$\frac{d\rho_1^2}{dx}(x) = \beta_1 < \beta_0, \text{ para } x \in I^1.$$

$$\rho_1^2(x_e) = \rho_1^1(x_e) = m/c.$$

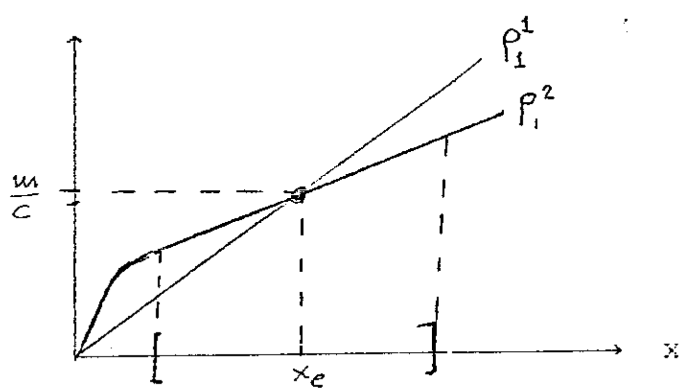

fig.4.3

Elegimos ρ_1^2 cercano a ρ_1^1, para que $\mathcal{B}^1$, permanezca como atractor. Consideremos el flujo restringido al, plano $\{y_2 = 0\}$. Entonces $(g^1(x))' = 0$ y ademas $x_e \rho_1^{2'}(x_e) < \rho^2(x_e)$. Entonces el punto de reposo, es un repulsor que contiene al disco D^2 que es un repulsor que contiene al punto de reposo como al máximo conjunto invariante y tomamos $I^2 = \pi_x(D_2)$.

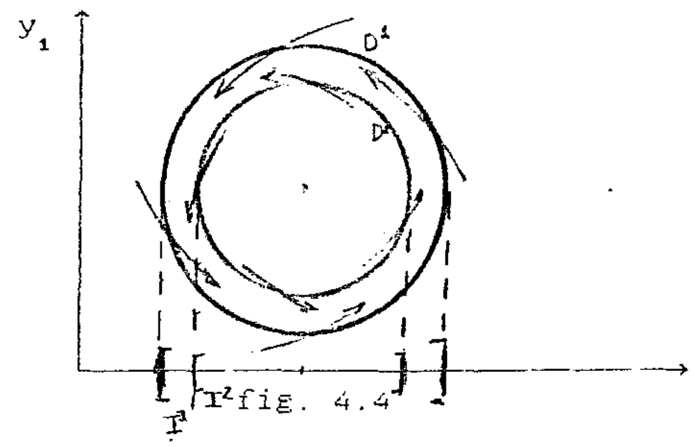

fig. 4.4

Enseguida nos restringiremos al plano $y_1 = 0$. Ademas consideremos al disco D^1 y la curva Γ^1, como los subconjuntos en el plano. Como las órbitas dentro de Γ^1 son periodicas. Tomemos ahora una órbita periódica Γ^2, tal que $\Pi_x(\Gamma^2) \subset \mathrm{int}(I^2)$ y tomemos como b_2, el extremo derecho de el intervalo $\Pi_x(\Gamma^2)$. fig. (4.5).

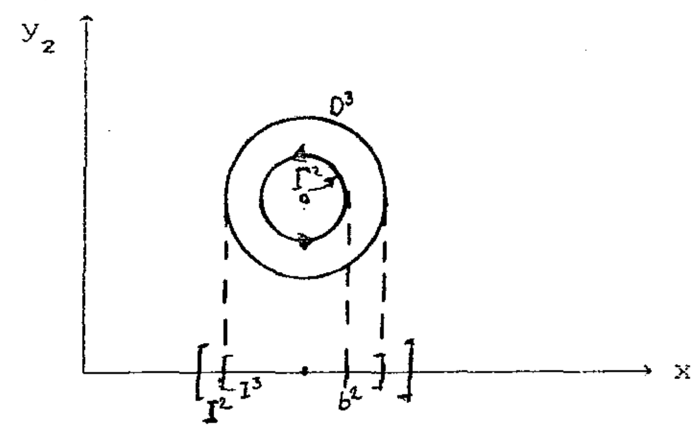

fig 4.5

EJEMPLO 4.3. Tomamos ahora $\rho_1^3 = \rho_1^2$, $\rho_2^2 = \rho_2^2$ y tomamos g^3, que satisface las siguientes condiciones:

$$g^3(x) = \gamma_o \text{ si } x \leq b^2.$$
$$g^3(x) < \gamma_o \text{ si } x > b^2.$$

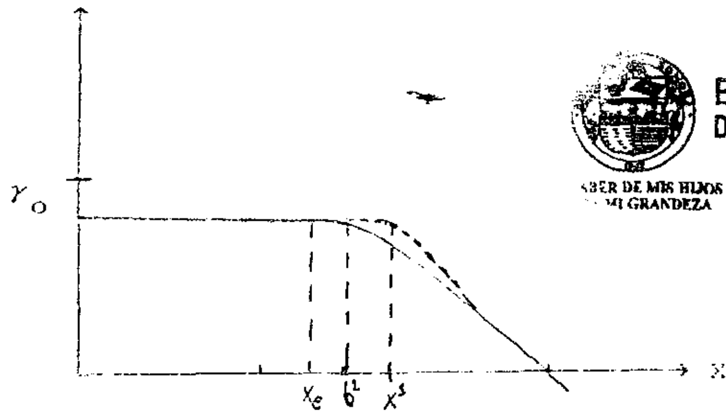

fig 4.6

Elegimos g^3 cercano a g^2 para que $\mathcal{B}^2$ permanezca como un atractor para el flujo en E^3 y D^2 permanezca como un repulsor pera flujos en el plano $y_2 = 0$.

Usando el ejemplo (4.1) y el lema (4.1) nos permiten construir un disco D^3, tal que $I^3 = \Pi_x(D^3) \subset int(I^2)$, (fig 4.5). Usando tecnicas usuales podemos modificar el block atractor $\mathcal{B}^1$ a un block $\mathcal{B}^3$, con las siguientes propiedades;

1).- $\mathcal{B}^3 \cap \{y_2 = 0\} = D_1$

2).- $\mathcal{B}^3 \cap \{y_1 = 0\} = D^3$

3).- $\partial\mathcal{B}$ es transversal a $\{y_1 = 0\}$, $\{y_2 = 0\}$.

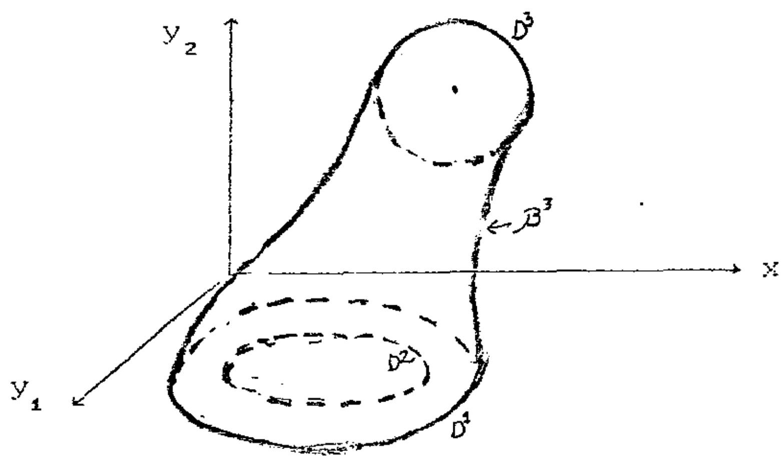

fig.4.7

EJEMPLO 4.4. Sea ahora $g^4 = g^3$, $\rho_1^4 = \rho_1^3$ y sea ρ_2^4, que satisface:

$$\frac{d(\rho_2^4)}{dx}(x) = \beta_2 < \beta_0, \quad \text{para } x \in I^1.$$

$$\rho_2^4(x_e) = \rho_2^3(x_e) = m/c.$$

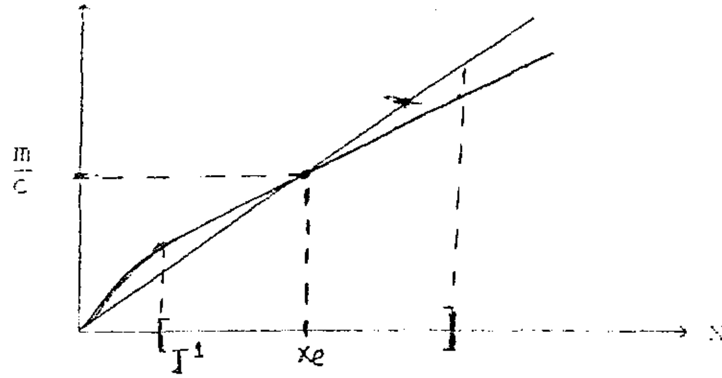

fig 4.8

Tambien escogemos ρ_2^4 cercano a ρ_2^3 tal que $\mathcal{B}^3$, permanezca como un block atractor en $\mathbb{E}^3$ y D^3, permanezca como un block repulsor en el plano.

Dado que $\rho_1^4(x_e) = \rho_2^4(x_e)$, tenemos una linea de puntos criticos para el ejemplo 4.4. Calculamos el Jacobiano de estos puntos críticos, lo que muestra que la linea es repulsora y dado que β_1 β_0 y $\beta_2 < \beta_0$.

Por lo tanto, podemos construir un block repulsor C^1, alrededor de los puntos críticos, dado que D^2 es un block repulsor en el plano $\{y_2 = 0\}$, podemos extender el block repulsor C^1 a un block repulsor C^2, tal que $D^2 = C \cap \{y_2 = 0\}$.

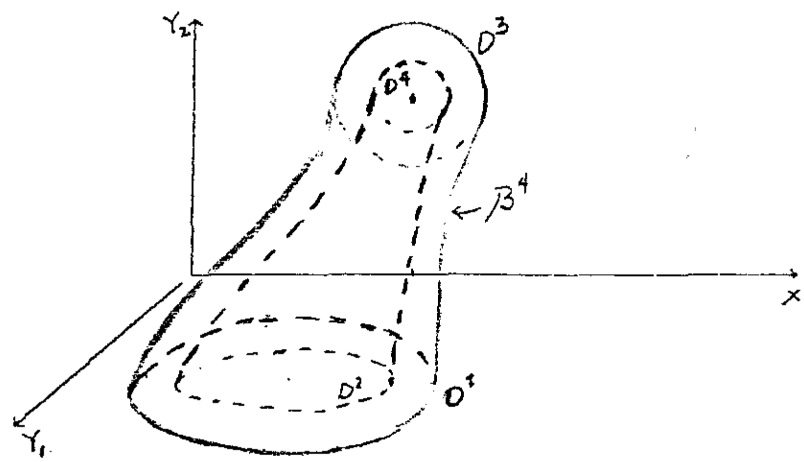

fig.4.9

Podemos tambien elegir C, tal que su frontera sea transversal a ambos planos $\{y_1 = 0\}$ y $\{y_2 = 0\}$.

Ahora sea $\mathcal{B}^4 = \mathcal{B}^3 - \mathrm{int}(C)$, entonces $\mathcal{B}^4$ es un block atractor. Y tambien tomamos $D^4 = C \cap \{y_1 = 0\}$.

EJEMPLO 4.5: Ahora sea $g^5 = g^4$, $\rho_2^5 = \rho_2^4$, y tomamos ρ_1^5, que satisfase:

$$\rho_1^5(x) = \rho_1^4(x), \text{ para } x \in I^3.$$
$$\rho_1^5(x) < \rho_1^4(x), \text{ para } x \in I^1 - \mathrm{int}(I^2).$$

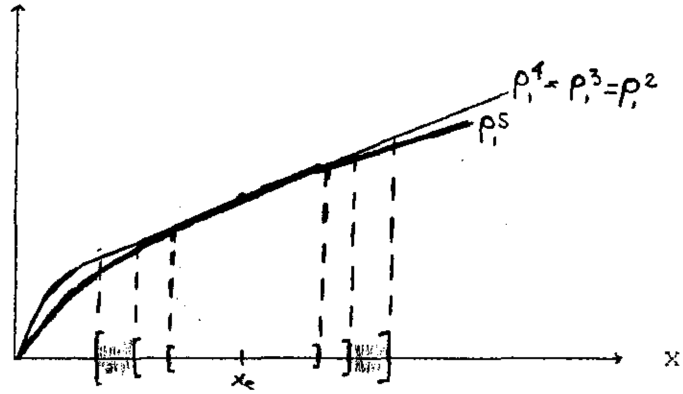

fig 4.10

Escogemos ρ_1^5, cercano a ρ_1^4, para que $\mathcal{B}^4$, permanezca como un block atractor.

Ahora consideremos la función:

$$L_2(x,y_1,y_2) = \frac{y_2^{c\beta_1}}{y_1^{c\beta_2}}$$

Derivando respecto a t, esta función, encontramos que para $x \in I$:

$$\frac{dL_2}{dt}(x,y_1,y_2) = \beta_2 c^2 \left(\frac{y_2^{c\beta_1}}{y_1^{c\beta_2}} \right) \left(\left(\frac{m}{c} \right) + \beta_1(x - x_e) - \rho_1^5(x) \right)$$

Pero elegimos $\rho_1^5(x)$ tal que:

$$\frac{m}{c} + \beta_1(x - x_e) - \rho_1^5(x) \geq 0, \text{ para } x \in I^1.$$

Para lo cual la desigualdad es estricta para $x \in I^1 - \mathrm{int}(I^2)$. Asi el anillo entero $D^1 - \mathrm{int}(D^2)$, es un repulsor en la dirección y_2. Por lo tanto podemos modificar el block atractor $\mathcal{B}^4$, sobre el plano $\{y_2 = 0\}$, Para obtener el block atractor $\mathcal{B}^5$, cuya intercepción con $\partial\, \mathbb{E}^3$ es $D^3 - \mathrm{int}\,(D^4)$, sobre el plano $\{y_1 = 0\}$.

EJEMPLO 4.6. Finalmente escogemos $g^6 = g^4$, $\rho_1^6 = \rho_1^5$ y tomamos ρ_2^6 que satisface:

$$\rho_2^6(x) < \rho_2^5, \text{ para } x \in I^3 - \{x_e\}$$

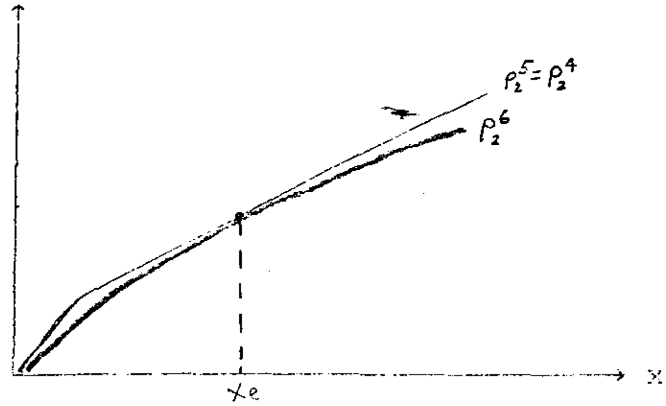

fig.4.11

Tambien escogemos ρ_2^6, cercano a ρ_2^5, para que $\mathcal{B}^5$, permanezca como atractor. Consideremos la función:

$$L_1(x,y_1,y_2) = \frac{y_1^{c\beta_2}}{y_2^{c\beta_1}}$$

Calculamos la derivada con respecto a t, para $x \in I^3$:

$$\frac{dL_1}{dt}(x,y_1,y_2) = \beta_1 c^2 \left(\frac{y_1^{c\beta_2}}{y_2^{c\beta_1}}\right)\left(\left(\frac{m}{c}\right)+\beta_2(x-x_e)-\rho_2^6(x)\right)$$

Pero elegimos $\rho_2^6(x)$, de manera que esta expresión sea positiva, por lo tanto $\mathcal{B}^6$ permanece como atractor.

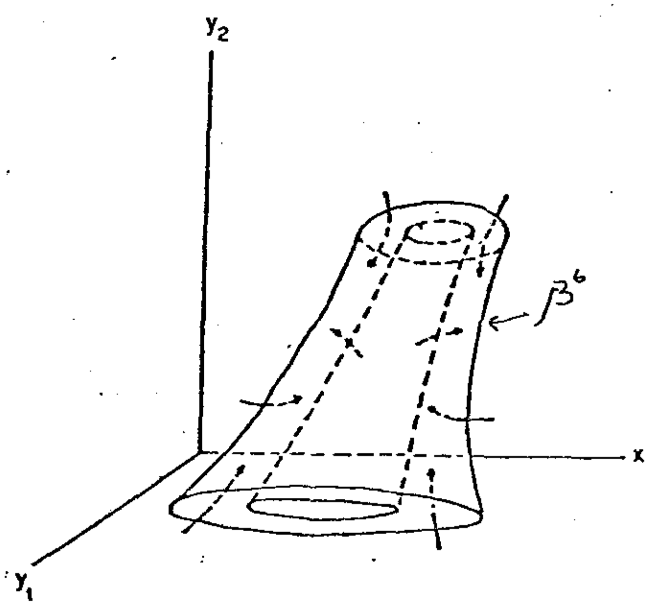

fig. 4.12

V.- RESULTADOS POSTERIORES Y CONCLUSIONES.

Primero consideramos la clase de comunidades $\mathcal{F}_k^n$ de n especies y k factores limitantes. Mostramos que $\mathcal{F}_k^n$ no satisface la propiedad de exclusión para 3k≥2n. la cuestión de estabilidad es un problema abierto para 3k<2n. Excepto en un caso; $\mathcal{F}_1^2$, es sabido que satisface el principio de exlusión.

Tambien consideramos las clases de comunidades $\mathcal{B}_k^n$ con n consumidores y k recursos bióticos. Mostramos que $\mathcal{B}_k^n$ no satisface la propiedad de exclusión para 2k≥n. Es sabido que $\mathcal{B}_k^n$ no satisface esta propiedad para 2k<n.

Tambien consideramos las subclases especiales $\mathcal{L}\ \mathcal{F}_k^n$ y $\mathcal{L}\ \mathcal{B}_k^n$, donde las tasas especificas de crecimiento sos supuestas funciones lineales. Estas subclases obedecen la propiedad de exclusion para k<n y no la cumplen para k≥n.

Desde el punto de vista biologico, uno puede argumentar que las clases $\mathcal{F}_k^n$ y $\mathcal{B}_k^n$ son muy grandes y que las subclases $\mathcal{L}\ \mathcal{F}_k^n$ y $\mathcal{L}\ \mathcal{B}_k^n$ son pocas. Además es razonable suponer que las tasas especificas de crecimiento de los consumidores son funciones lineales de los recursos. Pero por otro lado, estas son arbitrarias y podemos hacer algunas restricciones a estas funciones.

Despues reconsideramos el modelo de factores limitantes dada por la ecuación 4.1 y tomamos a los factores como recursos. Uno puede suponer razonablemente que la tasa especifica de crecimiento de cada especie aumenta cuando el montro de cada recurso disponible aumenta. Uno puede suponer tambien que el monto disponible de cada recurso decrece cuando la densidad de poblacion de cada especie aumenta.

Note que la ecuación B.2 satisface ambas supocisiones. Para las ecuaciones (3.8) esas supocisiones pueden ser escritas;

$$\begin{aligned} &(\partial u_i/\partial z_j)(z_1,\ldots,z_k)>0 \quad \text{para todo } i,j,z. \\ &(\partial r_j/\partial y_i)(y_1,\ldots,y_n)>0 \quad \text{para todo } i,j,y. \end{aligned} \tag{5.1}$$

Denotamos la clase de comunidades que satisfacen estos requerimientos de monotonía por;

$$\mu\ \mathcal{F}_k^n = \{g \in \mathcal{F}_k^n \colon \text{se satisface (5.1)}\}$$

esta clase puede modelar la utilización de recursos mas apropiadamente que $\mathcal{F}_k^n$ ó $\mathcal{L}\ \mathcal{F}_k^n$. desafortunadamente no sabe acerca de $\mu\mathcal{F}_k^n$, con k<n excepto que $\mu\mathcal{F}_1^2$ satisface la propiedad de exclusión. Desde el punto de vista biologico este debe ser muy

interesante para averiguar la cuestión de exclusión para esas clases.

Comentarios similares se cumplen para $\mathcal{B}_k^n$, sobre las supocisiones de linealidad para $\not\subset \mathcal{B}_k^n$, vistas mas extensamente uno considera razonable suponer alguna monoticidad para la ec.( ) las siguientes supocisiones parecen ser las mas apropiadas;

$$(\partial u_i/\partial x_j)(x_1,\ldots,x_k)>0 \quad \text{para todo } i,j,x.$$

S es lineal en y.

La primera supocisión establece que la tasa especifica de crecimiento de cada consumidor, crece cuando la densidad de cada recurso aumenta. La segunda supocisión puede ser interpretada entendiendo que cada consumidor individual actúa independientemente de los otros. La única interacción entre consumidores es la competencia por los recursos.

Denotamos esa clase de comunidades que satisfacen las anteriores supocisiones por;

$$\mu\mathcal{B}_k^n = \{g \in \mathcal{B}_k^n\colon \text{(5.2) se satrisfase}\}$$

Note que el modelo deprdador-presa discutidos en la cap.4 estan en esta clase . Por lo tanto sabemos que $\mu\mathcal{B}_k^n$ no satisfase la propiedad de exclusión para $2k\geq n$. Para $2k<n$, la cuestion de exclusión esta abierta.

APENDICE I.

TEOREMA DE SARD.

En general, Es mucho pedir que el conjunto de valores críticos de una función suave sea finito. Pero este conjunto será "pequeño", en el sentido indicado en el siguiente teorema, el cuál fue demostrado por A. Sard en 1942 siguiendo un trabajo anterior hecho, por A.P. Morse [5].

TEOREMA: Sea $f:U \to \mathbb{R}^n$ una función suave, definida en un conjunto abierto $U \subset \mathbb{R}^m$, y sea;

$$C = \{x \in U / \text{ rango } df_x < n\}$$

Entonces la imagen $f(C) \subset \mathbb{R}^n$ tiene medida de Lebesgue cero*.

Como un conjunto de medida cero no puede contener conjuntos abiertos no vacíos, se sigue que el complemento $\mathbb{R}^n - f(C)$ debe ser denso en $\mathbb{R}^n$.

En la demostración se requiere que f tengas muchas derivadas [5]. Aquí se demuestra el caso $m \geq n$. Si $m < n$, entonces $C = U$; Por consiguiente el teorema dice simplemente que $f(U)$ tiene medida 0.

Masd generalmente se considera una función suave $f: M \to N$ es una variedad de dimensión m a una variedad de dimensión n. Sea C el conjunto de todas las x en M tales que;

$$df_x: TM_x \to TN_{f(x)}$$

tiene rango menor que n (i.e.no es sobre). Entonces C es llamado el conjunto de puntos críticos , f(C) es el conjunto de valores críticos, y el complemento N-f(C) el conjunto de valores regulares de f.

COROLARIO (A. B. Brown): El conjunto de valores regulares de una función suave $f:M \to N$, es denso en N.

* En otras palabras, dado $\varepsilon<0$, es posible cubrir f(C) con una sucesion de cubos en $\mathbb{R}^n$.cuyo volumen total en dimension n es menor que ε.

APENDICE II

CAMPOS VECTORIALES Y EL NUMERO DE EULER.

Consideremos primero un conjunto abierto $U \subset \mathbb{R}^m$ y un campo vectorial suave con un cero aislado en el punto $z \in U$. La función;

$$\bar{v}(x) = \frac{v(x)}{||v(x)||}$$

Envía una esfera pequeña con centro en z en la esfera unitaria. El grado de esta función es llamado el indice i de v en el cero z. ejemplos fig.(*), (intimamente asociados con v está las curvas "tangentes" a v las cuales se obtienen resolviendo las ecuaciones diferenciales $dx_i/dt = v_i(x_1,\ldots,x_n)$. Son estas curvas las que estan dibujadas en la fig(*).

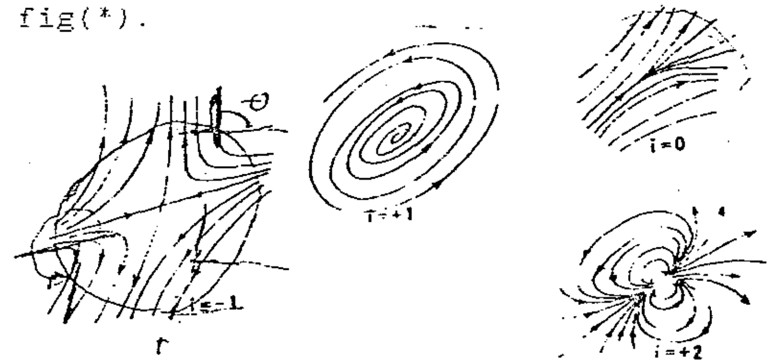

fig. (*) Ejemplos de cámpos vectoriales en el plano.

Un cero con índice arbitrario puede ser obtenido como sigue: En el plano complejo el polinomio z^k define un campo vectorial suave con un número de índice k en el origen, y la función z^k define un campo vectorial con un cero de índice -k.

Debemos probar que este concepto de índice es invarianter bajo el difeomorfismo de U. Para explicar lo que significa, consideremos la situación mas general de una función $f: M \to N$, con un campo vectorial en cada variedad.

definicion.- Los campos vectoriales v sobre M y v' sobre N se corresponden bajo f si la derivada df lleva a v(x) en v'(f(x)) para toda $x \in M$.

Si f es un difeomorfismo, entonces v' esta únicamente determinada por v. Usaremos la notación;

$$v' = df \circ v \circ f^{-1}$$

lema 5.1. Supongamos que el campo vectorial v sobre U se corresponde al campo vectorial;

$$v' = df \circ v \circ f^{-1}$$

sobre u' bajo un difeomorfismo $f: U \to U'$. Entonces el indice

de v es un cero aislado z es igual al índice de v' en $f(z)$. Suponiendo el lema 5.1, podemos definir el concepto de índice para un campo vectorial w sobre una variedad arbitraria M como sigue: si $g: U \to M$ es una parametrización de una vecindad de z en M entonces el índice i de w en z está definido como el índice de el campo vectorial correspondiente $dg \circ w \circ g^{-1}$ sobre U en el cero $g^{-1}(z)$. Se sigue del lema 5.1 que i esta bien definida.
Estudiaremos el siguiente resultado clásico: Sea M una variedad compacta y w un campo vectorial suave sobre M con ceros aislados. Si M tiene frontera, entonces w apunta hacía afuera en los puntos frontera.

TEOREMA DE POINCARE Y HOPF.- La suma $\sum i$ de los índices en los ceros de un campo vectorial es igual al número de euler;

$$\chi(M) = \sum_{i=0}^{m} (-1)^i \text{rango } H_i(M)$$

En particular ésta suma de índice es un invariante topológico de M; no depende de la elección particular del campo vectorial.

R E F E R E N C I A S

[1] G. Hardin, The competitive exclusion principle, science **131**, (1960), 1292-1298.

[2] M. Hirsh, S. Smale, Differentials equations, dinamical systems and linear algebra. Academic press, New York, 1974.

[3] E Olvera, Estabilidad y atractores en sistemas dinámicos, una introducción. Com. internas **1**, 1979, Fac. de Cs. UNAM.

[4] S. Levin, Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle, Amer. Nat. **104**, No. 939, 1970, 413-423.

[5] J. Milnor, Topology from the diferential viewpoint, Univ. Press of Virginia, Charlottesville, 1965.

[6] A. Koch, Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions. J. Theoret. Biology **44**, (1974), 385-395.

[7] M. Braun, Differentials equations and their applicatons, Springer-Verlag, New York, 1979.

[8] G. Birkoff, G. Rotta, Ordinary differentials equations, Xerox College Publishing, Lexinton, Mass.

[9] R. McGehee, R Armstrong, Some mathematical problems concerning The ecological principle of competitive exclusion. J. of Differentials Equations, **23**, 32-52, (1977).

[10] H. Echavarria, G. Gomez, El principio de factores limitantes y el crecimiento de poblaciones, Com. Int. **13**, 1979, Fac. de Cs. UNAM.

[11] L. Elgoltz, Ecuaciones diferenciales y calculo diferencial, tercera edición, Ed. MIR, Moscú, 1983.

[12] E. Roxin, Ecuaciones diferenciales y teoria de control , Ed. Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, 1968.

[13] U.G. Haussman, On the principle of compettive exclusion, Teoret. Populations Biology, **4**, (1973), 31-41.

[14] F. Scudo, J. Ziegler, The golden age of theorical ecology; 1923-1924, Springer-Verlag, N.Y.,1978.

[15] R. Armstrong, R. McGehee, Coexistence of species competing for Shared resourses, Teoret. Populatios Biology, 9, (1976), 317-328.

[16] A. Gomez Pompa, Antologia Ecológica. [illegible] Universitarias, 26, UNAM, 1976.
[17] W.R. Derrick, S.I. Grossman, Ecuaciones Diferenciales con Aplicaciones, Addison-Wesley Iberoamericana, Mex. 1986.