Práctico 2

M. G. Aramayo
Matemática de sistemas biológicos, Instituto Balseiro

RESOLUCIÓN EJ 1:

Supongamos que cada población tiene un comportamiento logístico en ausencia de la otra:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = r_1 x \left[1 - \dfrac{x}{K_1} - b_{12}\dfrac{y}{K_1}\right] \\ \dfrac{dy}{dt} = r_2 y \left[1 - \dfrac{y}{K_2} - b_{21}\dfrac{x}{K_2}\right] \end{cases}$$

donde b_{12} y b_{21} miden los efectos de la mutua competencia.

Si se realiza el cambio de variable:

$$\left| \begin{array}{lll} u_1(\tau) = \dfrac{x(t)}{K_1}, & a_{12} = b_{12}\dfrac{K_2}{K_1}, & \tau = r_1 t \\ u_2(\tau) = \dfrac{y(t)}{K_2}, & a_{21} = b_{21}\dfrac{K_1}{K_2}, & \rho = \dfrac{r_2}{r_1} \end{array} \right., \tag{1}$$

se obtiene:

$$\begin{cases} \dfrac{du_1}{dt} = f_1(u_1, u_2) = u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2) \\ \dfrac{du_2}{dt} = f_2(u_1, u_2) = \rho u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1) \end{cases}. \tag{2}$$

Los puntos de equilibrios $P_j = (u^*_{1,j}, u^*_{2,j})$ donde $j = 1, 2, ..., 4$ están dados por:

$$\begin{cases} f_1(u_1,u_2) = 0 \\ f_2(u_1,u_2) = 0 \end{cases} \Rightarrow \left| \begin{array}{l} P_1 = (0,0), \quad P_2 = (0,1), \quad P_3 = (1,0) \\ P_4 = \dfrac{1}{1 - a_{12}a_{21}}(1 + a_{12}, 1 + a_{21}) \end{array} \right.$$

La estabilidad puede analizarse mediante la matriz Jacobiana:

$$J_1 = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{bmatrix}, J_2 = \begin{bmatrix} 1 + a_{12} & 0 \\ \rho a_{21} & -\rho \end{bmatrix}, J_3 = \begin{bmatrix} -1 & a_{12} \\ 0 & \rho(1 + a_{21}) \end{bmatrix}$$

- Para P_1: Autovalores positivos $\Rightarrow$ nodo inestable.
- Para P_2: Autovalores de distinto signo $\Rightarrow$ punto silla.
- Para P_3: Autovalores de distinto signo $\Rightarrow$ punto silla.

El cuarto punto de equilibrio tiene una expresión larga para sus autovalores, su matriz Jacobiana es:

$$J_4 = \frac{1}{1 - a_{12}a_{21}} \begin{bmatrix} a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} - 1) \\ \rho a_{21}(a_{21} - 1) & a_{21} - 1 \end{bmatrix}$$

Para este punto es más conveniente un análisis gráfico de las trayectorias como el que puede verse en la Fig. 1. El punto P_4 es la intersección de las rectas roja y azul. Se tienen tres casos según los valores de a_{12}, a_{21}:

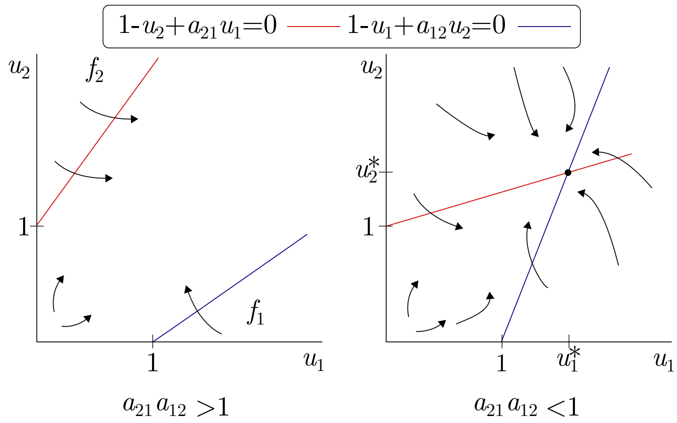


Figura 1: Análisis gráfico del equilibrio del punto P_4. La flecha indica la dirección en la que decrece la función.

- Si $a_{12}a_{21} = 1$ las rectas son paralelas y no hay un punto de equilibrio.
- Si $a_{12}a_{21} > 1$ la intersección de la recta y por tanto el punto de equilibrio queda fuera del rango del problema (u_1 y u_2 son poblaciones y por tanto positivas).
- Si $a_{12}a_{21} < 1$ El punto de equilibrio queda en el primer cuadrante del plano u_1, u_2 y es un nodo estable.

RESOLUCIÓN EJ 2:

Para el sistema:

$$\frac{dN}{dt} = f(N, a, b, k, n) = \left[\frac{aN}{N + n} - b\right] N - kN(N + n) \tag{3}$$

donde a es la natalidad, b es la mortalidad y k un coeficiente de capacidad. Y n es la población de mosquitos estériles que se mantiene constante.

Este modelo asume lo siguiente:

a) Las poblaciones existen como continuos y se reproducen de forma continua en el tiempo.

b) La población crece similar a una curva logística.

c) La capacidad de carga de un ambiente es constante.

d) Los machos estériles y no estériles compiten en pie de igualdad.

e) El apareamiento es al azar, la proporción de apareamientos fértiles es directamente proporcional al número de individuos fértiles presentes en la población.

f) Los géneros están en una razón 1 a 1 constantemente.

g) La liberación de individuos estériles es continua y a un ritmo constante por unidad de tiempo y hábitat.

h) La liberación lleva a la completa e instantánea mezcla de individuos.

Para obtener la capacidad del sistema analizamos el caso particular en el que $n = 0$.

$$\frac{dN}{dt} = f(N, a, b, k, 0) = rN(1 - \frac{k}{r}N), \text{con } r = a - b \quad (4)$$

Puede verse que la Ec. 3 es una ecuación logística modificada, la natalidad está controlada por la porción de mosquitos que son estériles. Además que los mosquitos estériles influyen en la capacidad del sistema. Como sabemos los puntos fijos de un sistema logístico son, 0 y la capacidad del sistema, por esto de Ec. 4 puede verse que $\frac{a-b}{k}$ es la capacidad del sistema.

Volviendo a Ec. 3 los puntos fijos están dados por: $f(N, a, b, k, n) = 0$

$$N_1^* = 0, N_{2,3}^* = \pm\sqrt{\frac{1}{4}\left(\frac{a-b}{k}\right)^2 - an} + \frac{a-b}{2k} - n$$

Para analizar la estabilidad de los puntos fijos, analizamos $\frac{df}{dN}$:

$$\frac{df}{dN} = \frac{aN^2 + 2anN}{(N+n)^2} - k(2N+n) - b$$

La estabilidad de N_1^*:

$$\frac{df}{dN} = -b - kn \;\Rightarrow\; N_1^* \text{ Es estable}$$

La estabilidad de los puntos $N_{2,3}^*$ es un tanto más complicada, pero podemos analizar bajo que condiciones estos puntos fijos desaparecen. Podemos obtener un número crítico de mosquitos estériles n_c a partir del cual $N_{2,3}^*$ es un número complejo si analizamos donde se anula el radicando:

$$n_c = \frac{1}{4}\frac{k}{a}\left(\frac{a-b}{k}\right)^2$$

Donde, reordenando, vemos que n_c es menor que $\frac{1}{4}$ de la capacidad:

$$n_c = \underbrace{\frac{a-b}{a}}_{<1}\frac{1}{4}\underbrace{\left(\frac{a-b}{k}\right)}_{Capacidad}$$

Con esto puede verse que bajo este modelo $n > n_c$ es una condición suficiente para la extinción de los mosquitos.

Con Ec. 3 en cuenta puede plantearse un sistema en el que se suelte una única vez a los mosquitos estériles.

$$\begin{cases} \dfrac{dn}{dt} = -bn - k(N+n)n \\ \dfrac{dN}{dt} = \left[\dfrac{aN}{N+n} - b\right]N - kN(N+n) \end{cases}, \quad (5)$$

Son 3 puntos de equilibrios $P_j = (n_j^*, N_j^*), j = 1, 2, 3$. Para el caso de P_2 se analiza mediante una matriz Jacobiana.

$$P_2 = \left(0, \frac{a-b}{k}\right) \Rightarrow J_2 = \begin{bmatrix} -a & 0 \\ k\frac{b-2a}{a-b} & -k \end{bmatrix} \Rightarrow P_2 \text{ Estable}$$

El punto P_3 no forma parte de la dinámica (No hay poblaciones negativas). El origen (P_1) no esta correctamente definido en el sistema de ecuaciones, sin embargo es un posible valor para asignarle al limite. El Jacobiano no esta correctamente definido tampoco, por lo que se realiza un análisis gráfico de los gradientes ($\frac{dn}{dt}, \frac{dN}{dt}$) que puede verse en la Fig. 2. Los signos de las derivadas temporales indican la dirección del gradiente que permite inferir las posibles trayectorias, los distintos valores de los parámetros no cambian los signos de las componentes de los gradientes. Las posibles trayectorias no son consistentes con un nodo estable, por lo que se descarta ese caso.

La ausencia de nodos estables con $N = 0$ para una única liberación implica que la extinción no es inevitable en este caso. Por lo que este método de liberación no permite eliminar a los mosquitos fértiles.

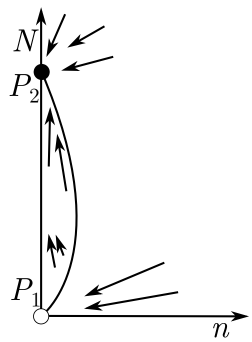


Figura 2: Análisis gráfico de estabilidad de los puntos P_1 y P_2.

Un ejemplo de resolución numérica puede verse en la Fig. 3. Un acercamiento a los puntos P_1, P_2 puede verse en la Fig. 4

Si se propone que una fracción γ de los mosquitos nace estériles se tiene que:

$$\begin{cases} \dfrac{dn}{dt} = \gamma N - bn \\ \dfrac{dN}{dt} = \left[\dfrac{aN}{N+n} - b\right]N - kN(N+n) \end{cases}, \quad (6)$$

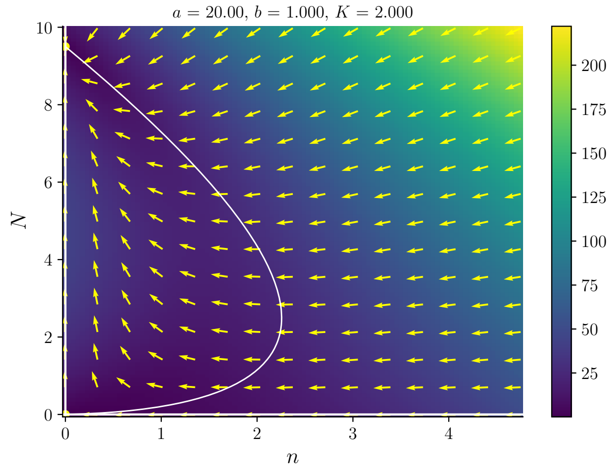


Figura 3: Gráfico del espacio de fases, el color indica el modulo del vector $(\frac{dn}{dt}, \frac{dN}{dt})$, la flecha indica la dirección del vector. P_1, P_2 se muestran como puntos amarillos. Los ejes cartesianos son las rectas blancas.

$$P_1 = (0, 0),$$
$$P_2 = \left(\frac{\gamma}{b}\left(\frac{a-b-\gamma}{k(1+\frac{\gamma}{b})^2}\right), \left(\frac{a-b-\gamma}{k(1+\frac{\gamma}{b})^2}\right)\right),$$

Para que con este modelo la extinción sea inevitable, es decir, tengamos un único nodo estable en el origen. Se requiere que $\gamma = a - b$. En este caso se pierde el segundo punto fijo.

RESOLUCIÓN EJ 3:

Para el siguiente sistema de competencia cíclica:

$$\begin{cases} \dfrac{dn_1}{dt} = n_1\left(1 - n_1 - \alpha n_2 - \beta n_3\right) = f_1(n_1, n_2, n_3) \\ \dfrac{dn_2}{dt} = n_2\left(1 - \beta n_1 - n_2 - \alpha n_3\right) = f_2(n_1, n_2, n_3) \\ \dfrac{dn_3}{dt} = n_3\left(1 - \alpha n_1 - \beta n_2 - n_3\right) = f_3(n_1, n_2, n_3) \end{cases}$$

con $0 < \beta < 1 < \alpha$ y $\alpha + \beta > 2$. Pueden obtenerse los equilibrios viendo todos los puntos que cumplan simultáneamente:

$$\begin{cases} f_1(n_1^*, n_2^*, n_3^*) = 0 \\ f_2(n_1^*, n_2^*, n_3^*) = 0 \\ f_3(n_1^*, n_2^*, n_3^*) = 0 \end{cases}$$

Son 8 puntos de equilibrios $P_j = (n_{1,j}^*, n_{2,j}^*, n_{3,j}^*), j = 1, 3, ..., 8$.

$$P_1 = (0, 0, 0)$$
$$P_2 = (1, 0, 0), P_3 = (0, 1, 0), P_4 = (0, 0, 1)$$
$$P_5 = \frac{1}{\alpha\beta - 1}(\alpha - 1, \beta - 1, 0)\ \left(\begin{smallmatrix}\text{Población}\\ \text{Negativa}\end{smallmatrix}\right)$$
$$P_6 = \frac{1}{\alpha\beta - 1}(0, \alpha - 1, \beta - 1)\ \left(\begin{smallmatrix}\text{Población}\\ \text{Negativa}\end{smallmatrix}\right)$$
$$P_7 = \frac{1}{\alpha\beta - 1}(\beta - 1, 0, \alpha - 1)\ \left(\begin{smallmatrix}\text{Población}\\ \text{Negativa}\end{smallmatrix}\right)$$
$$P_8 = \frac{1}{\alpha + \beta + 1}(1, 1, 1)$$

Analizamos la matriz Jacobiana de este sistema:

$$\mathbf{J}_1 = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \text{(Inestable)} \quad \mathbf{J}_8 = \frac{1}{1+\alpha+\beta}\begin{bmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{J}_2 = \begin{bmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ 0 & 1-\beta & 0 \\ 0 & 0 & 1-\alpha \end{bmatrix} \text{(Punto silla)}$$

$$\mathbf{J}_3 = \begin{bmatrix} 1-\alpha & 0 & 0 \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ 0 & 0 & 1-\beta \end{bmatrix} \text{(Punto silla)}$$

$$\mathbf{J}_4 = \begin{bmatrix} 1-\beta & 0 & 0 \\ 0 & 1-\alpha & 0 \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{bmatrix} \text{(Punto silla)}$$

P_5, P_6, P_7 no es accesible en el modelo porque son valores negativos y se están tratando poblaciones.

El origen es inestable y los versores $(1, 0, 0)$ etc. son puntos de ensilladura. Finalmente, existe un equilibrio interior al octante $\mathbb{R}^3_+$, dado por:

$$x_1^* = x_2^* = x_3^* = \frac{1}{1+\alpha+\beta}.$$

Este equilibrio de coexistencia es una ensilladura. La matriz del sistema linealizado es *circulante*:

$$\frac{1}{1+\alpha+\beta}\begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{pmatrix}$$

con lo que sus autovalores son combinaciones de las raíces cúbicas de la unidad:

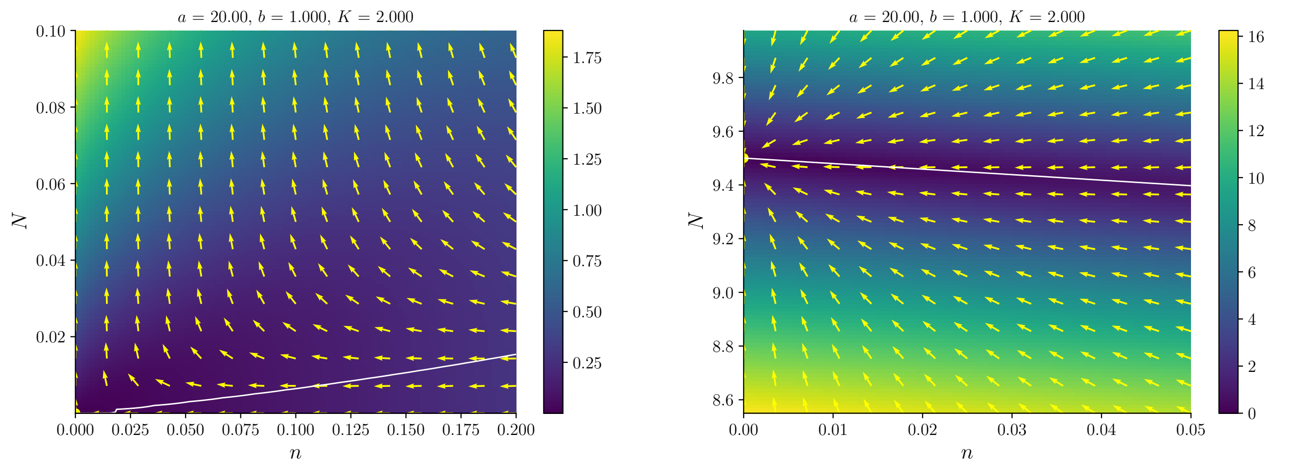
$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} c_j \gamma_j^k, \quad k = 0, 1, \ldots, n-1$$

con c_j los elementos de la matriz y γ_j las raíces de la unidad, $\gamma_j = \exp(2\pi i/n)$, en general. Así que:

$$\lambda_0 = -1, \text{ con autovector } (1, 1, 1)$$
$$\lambda_1 = \lambda_2^* = \tfrac{1}{1+\alpha+\beta}\left(-1 - \alpha e^{2xi/3} - \beta e^{4\pi i/3}\right),$$

que satisfacen:

$$\mathrm{Re}\left(\lambda_1\right) = \mathrm{Re}\left(\lambda_2\right) = \frac{1}{1+\alpha+\beta}\left(-1 + \overbrace{\frac{\alpha+\beta}{2}}^{>2}\right) > 0$$



(a) Pseudo equilibrio P_1 de la Ec. 5.

(b) Equilibrio P_2 de la Ec. 5.

Figura 4

RESOLUCIÓN EJ 4:

Considerando competencia entre s e i. Pero con una fracción de zonas habitables $h < 1$

h : Fracción de zonas habitables.

$v = h - p_s - p_i$: Fracción de zonas vacías.

$$\frac{dx}{dt} = e_b z + e_a y - x\left(c_a y + c_b z\right)$$
$$\frac{dy}{dt} = c_a y\left(h - y\right) - e_a y$$
$$\frac{dz}{dt} = c_b z\left(h - z - y\right) - e_b z - c_a z y$$

$$\begin{cases} y^* = h - \dfrac{e_a}{c_a} \\ z^* = \dfrac{e_a\left(c_a + c_b\right)}{c_a c_b} - \dfrac{e_b}{c_b} - \dfrac{h c_a}{c_b} \\ x^* = \dfrac{h c_a - e_a + e_b}{c_b} \end{cases} \tag{7}$$

Vemos que cuando el valor de h está por debajo de $\frac{e_a}{c_a}$ la población de A se extingue. En ese caso, en ausencia de A, la población de B puede persistir si

$$\frac{c_b}{e_b} > \frac{c_a}{e_a}$$

ya que en ese caso la ecuación para B es

$$\frac{dz}{dt} = c_b z\left(h - z\right) - e_b z$$

Los valores estacionarios muestran que cuando h disminuye aumenta la población de B y disminuye la de A. Las ventajas de B surgen de una menor mortalidad o una mejor estrategia de colonización.

RESOLUCIÓN EJ 5:

Metapoblaciones - Competencia:

Tenemos dos especies compitiendo, pero una de las dos (s) es mejor colonizadora y

$$\begin{cases} \dfrac{dp_s}{dt} = f_s(p) = c_s p_s\left(1 - p_s\right) - e_s p_s \\ \dfrac{dp_i}{dt} = f_i(p) = c_i p_i\left(1 - p_i - p_s\right) - e_i p_i - c_s p_i p_s \end{cases}$$

$$\begin{cases} f_i = 0 \\ f_s = 0 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} p_i = p_s = 0 \\ p_i = 0, p_s = 1 - e_s/c_s \\ p_i = 1 - e_i/c_i, p_s = 0 \\ p_i = p_i^*, p_s = p_s^* \end{cases}$$

$$p_s^* = 1 - \frac{e_s}{c_c}, p_i^* = 1 - p_s^* - \frac{e_i + c_s p_s^*}{c_i}$$

$$1 - \frac{e_s}{c_s} > 0$$

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -c_s + e_s & 0 \\ \frac{df_i}{dp_i} & c_i\left(1 - p_s^* - 2p_i^*\right) - e_i - c_s p_s^* \end{pmatrix} \tag{8}$$

Para que la coexistencia sea estable necesito dos autovalores negativos, es decir

$$c_i\left(1 - p_s^* - 2p_i^*\right) - e_i - c_s p_s^* < 0$$

$$c_i > c_s\left(\frac{e_i}{e_s} + \frac{p_s^*}{1 - p_s^*}\right) \quad c_i > c_s\left(\frac{c_s + e_i - e_s}{e_s}\right)$$

Supongamos que los coeficientes de extinción son iguales. Si ${p_s}^* < 1$ vemos que

$$c_i > c_s$$

La coexistencia ocurre porque s deja huecos ya sea porque coloniza peor o tiene una mayor tasa de extinción.