

# Practico 1

M. G. Aramayo  
Matematica de sistemas biologicos, Instituto Balseiro

## RESOLUCION EJ 1:

El análisis en general no debería ser ahora difícil para ustedes. Supongamos que cada población tiene un comportamiento logístico en ausencia de la otra, y parámetros de interacción genéricos:

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

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

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

$$\begin{cases} u_1(\tau) = \frac{x(t)}{K_1}, & a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, & \tau = r_1 t \\ u_2(\tau) = \frac{y(t)}{K_2}, & a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}, & \rho = \frac{r_2}{r_1} \end{cases}$$

Los 4 puntos de equilibrios  $P_j = (u_{1,j}^*, u_{2,j}^*)$  donde  $j = 1, 2, \dots, 4$  están dados por:  $\begin{cases} f_1(u_1, u_2) = 0 \\ f_2(u_1, u_2) = 0 \end{cases}$

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (0, 1), \quad P_3 = (1, 0) \\ P_4 = \frac{1}{1 - a_{12}a_{21}}(1 + a_{12}, 1 + a_{21})$$

La estabilidad puede analizarse mediante la matriz jacobiana en cada punto de equilibrio:

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

- Para  $P_1$ : tengo dos autovalores positivos por lo que se trata de un nodo inestable.
- Para  $P_2$ : Punto silla.
- Para  $P_3$ : 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 como el que puede verse en la Fig. 1. El punto  $P_4$  es la intersección de las rectas roja y azul. Si  $a_{12}a_{21} = 1$

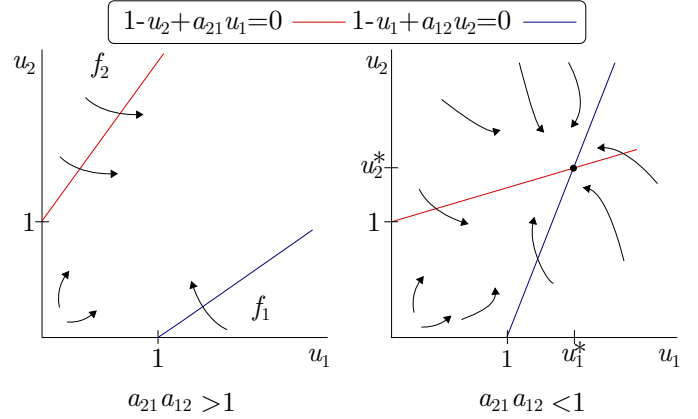


Figura 1: Análisis gráfico del equilibrio del punto  $P_4$ . La flecha indica la dirección en la que crece la función.

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  $u_1, u_2$ . Como por arriba de la recta roja  $f_2 > 0$  y por arriba de la recta azul  $f_1 > 0$  la dirección de crecimiento es la que se indica en la figura. La flecha va de valores crecientes a decrecientes. Con este análisis es posible determinar que la intersección de las rectas para  $a_{12}a_{21} < 1$  es un nodo estable.

## RESOLUCION EJ 2:

Para el sistema:

$$\frac{dN}{dt} = f(N, a, b, k, n) = \left[ \frac{aN}{N+n} - b \right] N - kN(N+n) \quad (1)$$

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 cuenta con las siguientes suposiciones:

- 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 en el que  $n = 0$ .

$$\frac{dN}{dt} = f(N, a, b, k, 0) = rN\left(1 - \frac{k}{r}N\right), \text{ con } r = a - b \quad (2)$$

Esta 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, de esto puede verse de que  $\frac{a-b}{k}$  es la capacidad del sistema.

Volviendo a Ec. 1 los puntos fijos 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  $\frac{df}{dN}$ :

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

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 (se vuelven valores complejos).

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

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

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

Con Ec. 1 en cuenta puede plantearse un sistema en el que se suelte una única vez a los mosquitos estériles.

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = -bn - k(N+n)n \\ \frac{dN}{dt} = \left[ \frac{aN}{N+n} - b \right] N - kN(N+n) \end{cases}, \quad (3)$$

Para la Ec. 1  $a$  es la natalidad,  $b$  es la mortalidad y  $k$  un coeficiente de capacidad. Con esto en cuenta puede plantearse un sistema en el que se suelte una única vez a los mosquitos estériles.

Son 3 puntos de equilibrios  $P_j = (n_j^*, N_j^*), j = 1, 2, 3$ .

El origen es un punto estable, la derivada se anula en ese punto y no hay dinámica.

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = \left( 0, \frac{a-b}{k} \right) \\ P_3 = \left( -\frac{b}{k}, 0 \right) \text{ (Población Negativa)}, \quad P_4 = \left( -\frac{b}{k}, \frac{b+a}{k} \right) \text{ (Población Negativa)}$$

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

El punto  $P_3$  no forma parte de la dinámica (No hay poblaciones negativas)

Donde puede verse que no se puede llegar a la extinción mediante este método de liberación.

Si se propone que una fracción  $\gamma$  de los mosquitos nace estériles se tiene que:

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = \gamma N - bn \\ \frac{dN}{dt} = \left[ \frac{aN}{N+n} - b \right] N - kN(N+n) \end{cases}, \quad (4)$$

$$P_1 = (0, 0),$$

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

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.

### RESOLUCION EJ 3:

Para el siguiente sistema de competencia ciclica:

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

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  $P_j = (n_{1,j}^*, n_{2,j}^*, n_{3,j}^*)$ ,  $j = 1, 3, \dots, 8$ .

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

Analizamos el la matriz jacobiana de este sistema:

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

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

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

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

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

El origen es equilibrio (una fuente) y los versores  $(1, 0, 0)$  etc. son puntos de ensilladura. Hay otros 3 equilibrios con dos poblaciones finitas y una nula. 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, lo cual se demuestra fácilmente porque los autovalores son muy sencillos. 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:

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

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

$$\begin{aligned} \lambda_0 &= -1, \text{ con autovector } (1, 1, 1) \\ \lambda_1 &= \lambda_2^* = \frac{1}{1 + \alpha + \beta} (-1 - \alpha e^{2\pi i/3} - \beta e^{4\pi i/3}), \end{aligned}$$

que satisfacen:

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

#### RESOLUCION EJ 4:

Supongamos que se produce una fragmentación del hábitat y que hay parches que son inhabitables.

Seguimos considerando competencia entre  $s$  e  $i$ .

Pero ahora hay una fracción de zonas habitables  $h < 1$

$h$  Fracción de zonas habitables

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

$$\begin{cases} \frac{dp_s}{dt} = f_s(p) = c_s p_s (h - p_s) - e_s p_s \\ \frac{dp_i}{dt} = f_i(p) = c_i p_i (h - p_i - p_s) - e_i p_i - c_s p_i p_s \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dp_s}{dt} = f_s(p) = c_s p_s (v + p_i) + -e_s p_s \\ \frac{dp_i}{dt} = f_i(p) = c_i p_i v - e_i p_i - c_s p_i p_s = f_i(p) \end{cases}$$

$$\frac{dv}{dt} = e_i p_i + e_s p_s - v (c_s p_s + c_i p_i)$$

$$\frac{dp_s}{dt} = c_s p_s (h - p_s) - e_s p_s$$

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (h - p_i - p_s) - e_i p_i - c_s p_i p_s$$

$$\frac{dv}{dt} = e_i p_i + e_s p_s - v (c_s p_s + c_i p_i)$$

$$\begin{cases} c_s p_s (h - p_s) - e_s p_s = 0 \\ c_s (h - p_s) - e_s = 0 \end{cases} \Rightarrow p_s^* = h - \frac{e_s}{c_s}$$

$$\begin{cases} c_i p_i (h - p_i - p_s) - e_i p_i - c_s p_i p_s = 0 \\ c_i \left( h - p_i - h + \frac{e_s}{c_s} \right) - e_i - c_s \left( h - \frac{e_s}{c_s} \right) = 0 \\ -c_i p_i - \frac{c_i e_s}{c_s} - e_i - c_s h + e_s = 0 \end{cases} \quad (5)$$

$$\begin{cases} p_s^* = h - \frac{e_s}{c_s} \\ p_i^* = \frac{e_s (c_s + c_i)}{c_s c_i} - \frac{e_i}{c_i} - \frac{h c_s}{c_i} \\ v^* = \frac{h c_s - e_s + e_i}{c_i} \end{cases} \quad (6)$$

Vemos que cuando el valor de  $h$  está por debajo de  $e_s/c_s$  la población de  $s$  se extingue. En ese caso, en ausencia de  $s$ , la población de  $i$  puede persistir si

$$\frac{c_i}{e_i} > \frac{c_s}{e_s}$$

ya que en ese caso la ecuación para  $i$  es

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (h - p_i) - e_i p_i$$

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

### RESOLUCION EJ 5:

Metapoblaciones - Modelo de Levins

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep = f(p)$$

- $c$  : Tasa de colonización local de un parche (o probabilidad de que un parche vacío sea colonizado por individuos que migran al mismo parche desde parches ocupados).
- $p$  : Fracción de parches ocupados
- $1 - p$  : Fracción de parches vacíos
- $e$  : Tasa de extinción de cualquier subpoblación (población local en un parche) o probabilidad de que un parche ocupado quede vacío (extinción local).

Lo que parece un término logístico tiene un origen muy diferente. La posibilidad de que aumente la fracción de parches ocupados depende de cuantos parches hay ocupados y de la posibilidad de ocupar uno nuevo, que para eso, debe estar vacío. De ahí el producto de ambas cantidades

$$f(p) = 0 \Rightarrow \begin{cases} p = 0 \\ p = 1 - \frac{e}{c} \end{cases}$$

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

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

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

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

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

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -c_s + e_s & 0 \\ \frac{df_i}{dp_i} & c_i(1 - p_s^* - 2p_i^*) - e_i - c_s p_s^* \end{pmatrix} \quad (7)$$

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

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

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

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.