Matemática de los Sistemas Biológicos
Práctica 2 - Poblaciones interactuantes

F. M. Cabrera

25 de junio de 2021

Todo el código implementado en esta practica puede encontrarse acá.

Ejercicio 1 - Comensalismo

Partimos del modelo de comensalismo regido por las ecuaciones

$$\dot{x} = r_1 x \left[1 - \frac{x}{K_1} + b_{12}\frac{y}{K_1}\right] \tag{1}$$
$$\dot{y} = r_2 y \left[1 - \frac{y}{K_2} + b_{21}\frac{x}{K_2}\right] \tag{2}$$

en donde utilizamos el mismo cambio de variables utilizado en clase dado por $\tau = r_1 t$, $\rho = \frac{r_2}{r_1}$, $u_1 = \frac{x}{K_1}$, $u_2 = \frac{y}{K_2}$, $a_{12} = b_{12}\frac{K_2}{K_1}$ y $a_{21} = b_{21}\frac{K_1}{K_2}$. De esta manera, el sistema nos queda

$$\dot{u_1} = u_1 \left(1 - u_1 + a_{12}u_2\right) \tag{3}$$
$$\dot{u_2} = \rho u_2 \left(1 - u_2 + a_{21}u_1\right). \tag{4}$$

Los puntos fijos de este sistema son $(0,0)$, $(0,1)$, $(1,0)$ y $\left(\frac{1+a_{21}}{1-a_{21}a_{12}}, \frac{1+a_{12}}{1-a_{21}a_{12}}\right)$. Para analizar la estabilidad, calculamos el Jacobiano

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 + a_{12}u_2 & a_{12}u_1 \\ \rho a_{21}u_2 & \rho\left(1 - 2u_2 + a_{21}u_1\right). \end{pmatrix} \tag{5}$$

y evaluando en los puntos fijos obtenemos

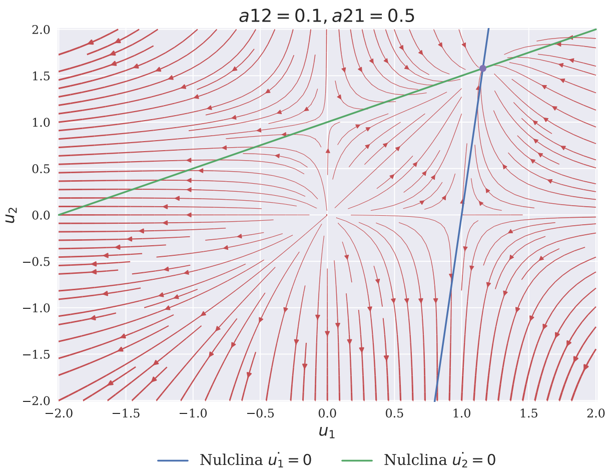
$$J|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Eq. inestable} \tag{6}$$

$$J|_{(1,0)} = \begin{pmatrix} -1 & a_{12} \\ 0 & \rho\left(1 + a_{21}\right) \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Punto Saddle ya que } a_{21} > 0 \tag{7}$$

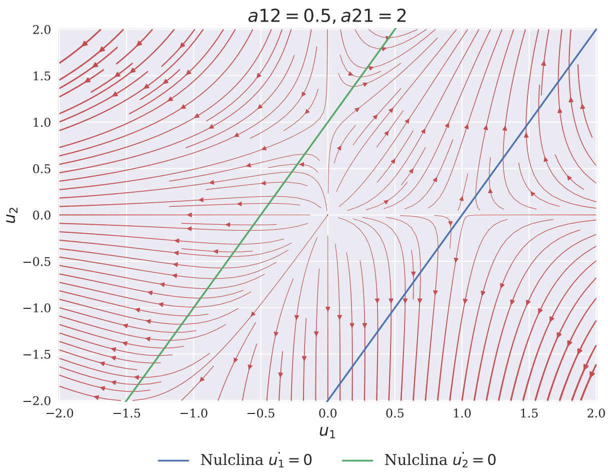
$$J|_{(1,0)} = \begin{pmatrix} 1 + a_{12} & 0 \\ \rho a_{21} & -\rho \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Punto Saddle ya que } a_{12} > 0\ . \tag{8}$$

Para el punto de equilibrio $\left(\frac{1+a_{21}}{1-a_{21}a_{12}}, \frac{1+a_{12}}{1-a_{21}a_{12}}\right)$ la ecuación se vuelve complicada, por lo que es mejor realizar una simulación numérica. En la Fig. 1 se observan los resultados de la simulación numérica para cuando el producto $a_{12}a_{21}$ es menor, igual o mayor que 1 y las respectivas nulclinas. Vemos que cuando $a_{12}a_{21} > 1$, la intersección de las nulclinas se encuentra para valores negativos de u_1 y u_2, lo cual no es un valor que nos interese ya que estas variables representan poblaciones. Para

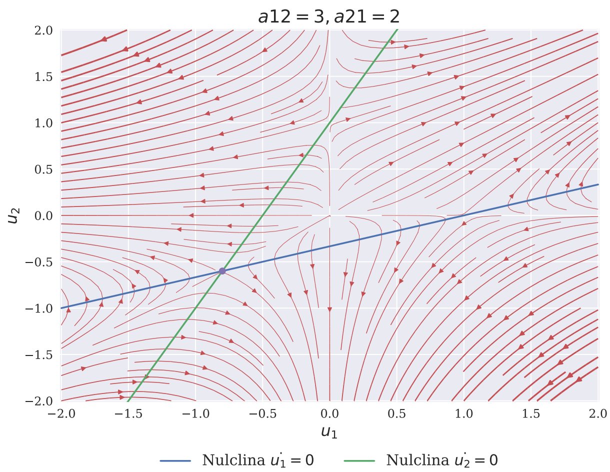
$a_{12}a_{21} = 1$ las nulclinas son paralelas y el punto de equilibrio no existe. Por ultimo, para $a_{12}a_{21} < 1$, la intersección de las nulclinas se encuentra para valores positivos de u_1 y u_2 y es un punto estable. Pro ultimo, vemos que la estabilidad de los puntos de equilibrios hallados previamente concuerda con lo obtenido mediante el análisis con el Jacobiano.



(a) $a_{12}a_{21} < 1$



(b) $a_{12}a_{21} = 1$



(c) $a_{12}a_{21} > 1$

Figura 1: Simulación numérica para el modelo de comensalismo.

Ejercicio 2 - Control de plagas

Tenemos el modelo

$$\dot{N} = \left[\frac{aN}{N+n} - b\right] N - kN\left(N+n\right) = N\left[\frac{aN}{N+n} - b - k\left(N+n\right)\right] \tag{9}$$

para describir una población de n insectos estériles en una población N de insectos fértiles, donde $a > b > 0$ y $k > 0$.

Primero queremos obtener la capacidad de carga del sistema. Para esto podemos considerar que no hay insectos estériles, es decir, tomar $n = 0$. Tenemos entonces que la Ec. 1 se reduce a

$$\dot{N} = [a-b]\, N - kN^2 = (a-b)\left[1 - \frac{N}{\left(\frac{a-b}{k}\right)}\right] N \tag{10}$$

y comparando con la ec. logística, vemos que la capacidad de carga es $K = \frac{a-b}{k}$.

Para ver el numero critico n_c que erradicaría la especie, primero buscamos los puntos de equilibrio planteando $\dot{N} = 0$. Uno de los puntos fijos puede obtenerse fácilmente y es $N = 0$. Trabajando un poco el segundo termino de la Ec. 9, se obtiene que los otros dos puntos de equilibrio que son

$$N^*_{1,2} = -n + \frac{a-b}{2k} \pm \sqrt{\left(\frac{b-a}{2k}\right)^2 - a\frac{n}{k}}. \tag{11}$$

Ahora, para erradicar la especie, queremos que el único punto fijo sea $N = 0$. Para esto pedimos que los puntos fijos dados por 11 sean complejos, buscando el valor de n para el cual el radicando se anule

$$\left(\frac{b-a}{2k}\right)^2 - a\frac{n}{k} \;\Rightarrow\; n_c = \frac{(b-a)^2}{4ka} \tag{12}$$

en donde ademas podemos ver que

$$n_c = \frac{(b-a)^2}{4ka} < \frac{1}{4}\underbrace{\frac{a-b}{k}}_{K}\underbrace{\frac{a-b}{a}}_{<1} < \frac{K}{4}. \tag{13}$$

Pasamos ahora a la segunda parte del ejercicio en donde solamente se liberan animales estériles una sola vez con una misma tasa de mortalidad que los fértiles. Considerando entonces una misma tasa de mortalidad b y un termino de competencia análogo al de los insectos fértiles, tenemos que las ecuaciones del sistema son

$$\dot{N} = \left[\frac{aN}{N+n} - b\right] N - kN\,(N+n) = N\left[\frac{aN}{N+n} - b - k\,(N+n)\right] \tag{14}$$

$$\dot{n} = -bn - kn\,(N+n) = n\left[-b - k\,(N+n)\right]. \tag{15}$$

Analicemos entonces los puntos fijos. Planteando $\dot{n} = 0$ obtenemos dos posibles valores de n^*, $n^* = 0$ o $n^* = \frac{-b-kN}{k}$. Dado que n representa una población, solo nos interesan valores positivos, con lo cual descartamos cualquier posible punto fijo donde $n^* = \frac{-b-kN}{k}$. Con $n^* = 0$, reemplazando en la ecuación para $\dot{N} = 0$, obtenemos valores previamente hallados: $N^* = 0$ y $N^* = \frac{a-b}{k}$.

Para ver si es posible o no erradicar la especie, vamos a analizar la estabilidad. Calculando el Jacobiano del sistema y evaluando en los dos puntos de equilibrio que nos interesan, obtenemos

$$J|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} -b & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Acumulación de estables} \tag{16}$$

$$J|_{\left(\frac{a-b}{k},0\right)} = \begin{pmatrix} b-a & b-2a \\ 0 & -a \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Eq. estable} \tag{17}$$

de manera que no es posible erradicar la plaga con una suelta de estériles.

Por ultimo, tenemos el modelo en donde una fracción γ de los insectos nace estéril

$$\dot{N} = \left[\frac{aN}{N+n} - b\right] N - kN\,(N+n) = N\left[\frac{aN}{N+n} - b - k\,(N+n)\right] \tag{18}$$

$$\dot{n} = \gamma N - bn. \tag{19}$$

Analizando los puntos fijos, de $\dot{n} = 0$ primero obtenemos que $n^* = \frac{\gamma}{b}N$. Luego, a partir de $\dot{N} = 0$ obtenemos $(0,0)$ como un primer punto fijo. El segundo es $\left(\frac{\gamma}{b}\left(\frac{a-b-\gamma}{k\left(1+\frac{\gamma}{b}\right)^2}\right), \frac{a-b-\gamma}{k\left(1+\frac{\gamma}{b}\right)^2}\right)$. Para este punto no sea una posibilidad de supervivencia, es suficiente con pedir que $\gamma > a-b$ (de manera que el punto fijo se encuentra en poblaciones negativas y el otro es $(0,0)$), lo cual es posible ya que por el enunciado $a > b$.

Ejercicio 3 - Competencia cíclica

Tenemos el sistema descripto por

$$\dot{n_1} = n_1 (1 - n_1 - \alpha n_2 - \beta n_3) \tag{20}$$

$$\dot{n_2} = n_2 (1 - \beta n_1 - n_2 - \alpha n_3) \tag{21}$$

$$\dot{n_3} = n_3 (1 - \alpha n_1 - \beta n_2 - n_3) \tag{22}$$

$$\tag{23}$$

con $0 < \beta < 1 < \alpha$ y $\alpha + \beta > 2$.

Al buscar los puntos fijos, podemos ver que la ecuación i se anula si $n_i = 0$ o si el termino del paréntesis se anula. De manera que tenemos 8 puntos de equilibrio dadas todas la combinaciones. Ademas, dada la simetría del sistema, sabemos que si obtenemos un punto fijo (a, b, c), entonces las permutaciones (b, c, a) y (c, a, b) también son punto fijo. Esto nos ahorra un poco de cuentas (aunque no todas), de las cuales se obtienen los puntos $(0, 0, 0)$, $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$, $\left(\frac{1}{\alpha+\beta+1}, \frac{1}{\alpha+\beta+1}, \frac{1}{\alpha+\beta+1}\right)$, $\left(\frac{\alpha-1}{\alpha\beta-1}, \frac{\beta-1}{\alpha\beta-1}, 0\right)$, $\left(\frac{\beta-1}{\alpha\beta-1}, 0, \frac{\alpha-1}{\alpha\beta-1}\right)$ y $\left(0, \frac{\alpha-1}{\alpha\beta-1}\right), \frac{\beta-1}{\alpha\beta-1}$. Estas ultimas tres corresponden a poblaciones negativas, ya que $\beta < 1$, con lo cual no serán de importancia.

Irónicamente, el calculo del Jacobiano es menos cuentoso, el cual es

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2n_1 - \alpha n_2 - \beta n_3 & -\beta n_2 & -\alpha n_3 \\ -\alpha n_1 & 1 - \beta n_1 - 2n_2 - \alpha n_3 & -\beta n_3 \\ -\beta n_1 & -\alpha n_2 & 1 - \alpha n_1 - \beta n_2 - 2n_3. \end{pmatrix} \tag{24}$$

que luego evaluando en los puntos fijos obtenemos

$$J|_{(0,0,0)} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Eq. inestable} \tag{25}$$

$$J|_{(1,0,0)} = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ 0 & 1-\beta & 0 \\ 0 & 0 & 1-\alpha \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Saddle node} \tag{26}$$

y dada la simetria del problema, sabemos entonces que $(0, 1, 0)$ y $(0, 0, 1)$ también son saddle. Por ultimo

$$J|_{\left(\frac{1}{\alpha+\beta+1}, \frac{1}{\alpha+\beta+1}, \frac{1}{\alpha+\beta+1}\right)} = \frac{1}{1+\alpha+\beta} \begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{pmatrix} \tag{27}$$

cuyos autovalores son -1 y $\frac{\alpha+\beta-2}{2(1+\alpha+\beta)} \pm i\frac{\sqrt{3}}{2}\frac{\alpha-\beta}{1+\alpha+\beta}$, que como la parte real es positiva (ya que $\alpha+\beta > 2$) es un saddle[1].

Ejercicio 4 - Destrucción del hábitat y coexistencia

Tenemos el modelo de coexistencia competitiva jerarquizado definido por

$$\dot{x} = -c_a xy + e_a y - c_b xz + e_b z \tag{28}$$

$$\dot{y} = c_a xy - e_a y + c_a zy = c_a y (x + z) - e_a y \tag{29}$$

$$\dot{z} = c_b xz - e_b z - c_a zy \tag{30}$$

[1] Creo

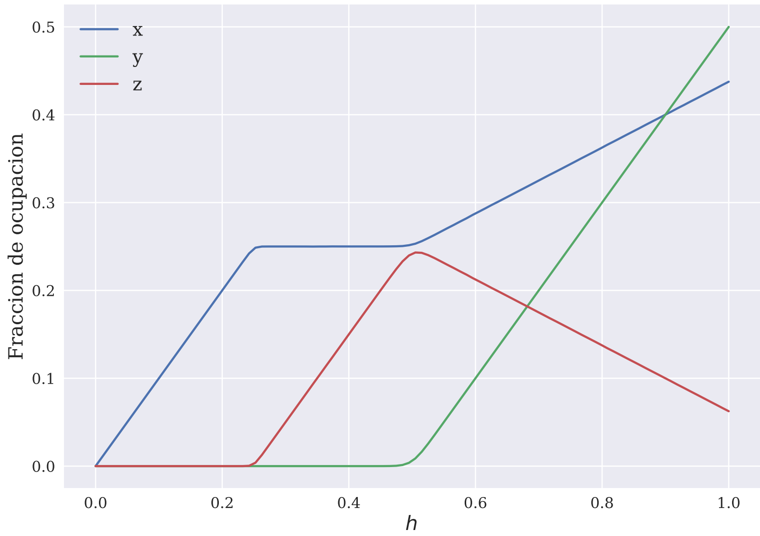


Figura 2: Fracciones en función del valor de h para $c_a = 0{,}3$, $c_b = 0{,}8$, $e_a = 0{,}15$ y $e_b = 0{,}2$.

donde x representa la fracción de zonas vacías, y la de zonas ocupadas por el competidor superior (A) y z la de zonas ocupadas por el competidor inferior (B). Además, c_u son tasas de colonización y e_i son tasas de extinción de cada competidor. Finalmente, $x + y + z = h$, la fracción de zonas habitables.

Podemos reescribir al sistema como un sistema de dos dimensiones debido a que $x + y + z = h$

$$\dot{y} = c_a y\,(h - y) - e_a y \tag{31}$$

$$\dot{z} = c_b z\,(h - y - z) - e_b z - c_a z y \tag{32}$$

y del apunte [1] (pagina 49) se tiene que el equilibrio mas relevante, que es un equilibrio de coexistencia, es

$$y^* = h - \frac{e_a}{c_a} z^* = \frac{e_a}{c_a} + \frac{e_a - e_b}{c_b} - h\frac{c_a}{c_b} \tag{33}$$

en donde vemos que si $h < \frac{e_a}{c_a}$ entonces la población de A se extingue (ya que y^* es negativo). En la Fig. 2 se observan las distintas fracciones en función del valor de h para $c_a = 0{,}3$, $c_b = 0{,}8$, $e_a = 0{,}15$ y $e_b = 0{,}2$.

Ejercicio 5 - Metapoblaciones de presa y depredador

De las diapositivas de clase, tomamos el modelo de dos especies compitiendo, en donde la especie p_1 es mejor colonizadora y desplaza a la especie p_2 (donde p_i es la fracción de parches ocupados). c_i son las tasas de colonización de cada especie y c_i las tasas de extinción o probabilidad de que un parche quede vacio

$$\dot{p_1} = c_1 p_1\,(1 - p_1) - e_1 p_1 \tag{34}$$
$$\dot{p_2} = c_2 p_2\,(1 - p_1 - p_2) - e_2 p_2 - c_1 p_1 p_2 \tag{35}$$

Los puntos fijos del sistema son $(0,0)$, $\left[0, 1 - \frac{e_2}{c_2}\right]$, $\left(1 - \frac{e_1}{c_1}\right)$ y $\left(1 - \frac{e_1}{c_1}, \frac{e_1}{c_1} + \frac{c_1 - e_2 - e_1}{c_2}\right)$. En el punto fijo $(0,0)$ no hay ninguna especie. En $\left[0, 1 - \frac{e_2}{c_2}\right]$ tenemos solo tenemos a la presa como especie sobreviviente y es un caso posible solo si $\frac{e_2}{c_2} < 1$. Por otro lado, $\left(1 - \frac{e_1}{c_1}\right)$ es un equilibrio donde solo hay depredador y es un equilibrio posible si $\frac{e_1}{c_1} < 1$.

Por ultimo, para el equilibrio que existe coexistencia $\left(1 - \frac{e_1}{c_1}, \frac{e_1}{c_1} + \frac{c_1 - e_2 - e_1}{c_2}\right)$, tenemos primero que debe cumplirse $\frac{e_1}{c_1} < 1$ para que haya población de depredador. Por otro lado, si queremos que sea una equilibrio estable, los dos autovalores deben ser negativos, con lo cual calculando el Jacobiano obtenemos la condición

$$c_2 > c_1 \left(\frac{c_1 + e_2 + e_1}{e_1} \right). \tag{36}$$

Referencias

[1] ABRAMSON, G. *Tópicos de Biología Matemática - Notas de clase.* 2018.