

## PROPIEDADES DE ESTABILIDAD DE SOLUCIONES DE EQUILIBRIO DE UN SISTEMA DE PREDADOR-PRESA

SAEL J. ROMERO N. Y MARIO CAVANI R.

*U.D.O. Núcleo de Sucre, Escuela de Ciencias, Departamento de Matemáticas*

**RESUMEN:** Este trabajo tiene que ver con las propiedades de estabilidad de las soluciones estacionarias constantes o soluciones de equilibrio de un sistema de reacción y difusión sujeto a condiciones de frontera de Neumann. Seguimos la teoría dada en Casten y Holland (1977) y la aplicamos a un modelo depredador-presa con difusión propuestas en Cavani (1990); Cavani y Farkas (1994a) Cavani y Farkas (1994b) a una solución de equilibrio dada de coordenadas positivas. El resultado de estabilidad se obtiene para coeficientes de difusión positivos e iguales.

**PALABRAS CLAVES:** Difusión, Estabilidad, Modelo depredador-presa.

**ABSTRACT:** This study deals with stability properties in constant stationary solutions, or equilibrium solutions, in a reaction-diffusion system subject to Neumann boundary conditions. We follow the theory presented in Caste y Cavani (1977) and apply it to a diffusion predator-prey model proposed in Cavani (1990); Cavani and Farkas (1994a); Cavani and Farkas (1994b) that has a given equilibrium solution of positive coordinates. Stability is obtained for positive and equal diffusion coefficients.

**KEY WORDS:** Diffusion, Stability, Predator-prey Model.

### INTRODUCCIÓN

En este trabajo estamos interesados en estudiar y aplicar las propiedades de estabilidad de las soluciones de equilibrio del sistema de reacción y difusión:

$$\begin{cases} \frac{\partial u_i}{\partial t} = D_i \Delta u_i + f_i(u) & i = 1, 2, \dots, k \\ u_i(0, x) = \alpha_i(x) \end{cases} \quad (1.1)$$

donde  $u: [0, +\infty) \times R \rightarrow \mathfrak{R}^k$ ,  $R \subset \mathfrak{R}^k$ ,  $f_i: \mathfrak{R}^k \rightarrow \mathfrak{R}^k$ , con condiciones de frontera de Neumann

$$\left( \frac{\partial u_i}{\partial \eta} \right) (t, x) = 0, \quad (1.2)$$

$\chi \subset \partial R$  (la frontera de  $R$ ),  $0 \leq t < \infty$  y  $\eta$  es unvector en dirección normal a  $\partial R$ .

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + f(u) \quad (1.3)$$

Consideraremos la expresión (1.3) como una ecuación en un espacio de Banach dado por

$$X = \prod_{i=1}^n X_i$$

donde  $X_i = C[0, l]$  y la norma en  $X$  está dada por

$$\|\phi\| = \sum_{i=1}^n \|\phi_i\|$$

Para cada  $i$  el operador  $B_i = d_i \Delta u_i$  definido en el dominio  $D(B_i) \subset X_i$  dado por

$$D(B_i) = \{u_i \in C_0[0, l] \cap C^2[0, l]; B_i u_i \in C_0[0, l]\}$$

Recibido: Julio 1999. Aprobado:

Es conocido que bajo estas condiciones el problema (1.1)-(1.2) posee soluciones blandas, las cuales son de hecho soluciones clásicas del problema. De modo que las formulaciones débiles, blandas y clásicas coinciden cuando existen (Smith, 1995).

Nos ocuparemos de la estabilidad de las soluciones de equilibrio de (1.3) en los casos:

a) Coeficientes de difusión positivos e iguales, es decir;  $D_i > 0$  y  $D_i = D_j$  para todo  $i = 1, 2, \dots, k$ .

b) Coeficientes de difusión positivos y desiguales, esto es;  $D_i > 0$  y  $D_i = D_j$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, k$

A lo largo de todo el trabajo se supondrá que las funciones  $f_i \in C^1(\Omega)$  para todo  $i = 1, 2, \dots, k$ , donde  $\Omega \in \mathfrak{R}^k$ , y además que  $f(0) = 0$ , así la solución cero es una solución de equilibrio del sistema.

Físicamente, la difusión es usualmente considerada como un efecto suavizador; por lo que podríamos esperar que las propiedades de la estabilidad de la solución cero de (1.3) fuesen las mismas propiedades de estabilidad de la solución cero de la correspondiente ecuación sin difusión

$$\frac{du}{dt} = f(u). \quad (1.4)$$

En el caso de coeficientes de difusión iguales se demuestra que esto es parcialmente cierto. En este caso la estabilidad asintótica de la solución cero de (1.4) implica la estabilidad asintótica de la solución cero de (1.3).

Tendremos el siguiente resultado para el caso de coeficientes de difusión positivos desiguales: Consideremos el sistema linealizado de (1.3), con condiciones iniciales y de frontera de Neumann, dado por

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\Delta u + Au \quad (1.5)$$

donde  $A$  es la matriz Jacobiana de  $f$  con respecto a  $u$  evaluada en una solución estacionaria  $\beta = \beta(x)$  de (1.3), es

decir:  $A = \frac{\partial f}{\partial u}(\beta)$ . Con condiciones iniciales y de frontera

de Neumann. Entonces la solución cero de (1.3) es asintóticamente estable si la solución cero de (1.5) es asintóticamente estable.

Para esto seguimos el artículo de Casten-Holland, SIAM (1977), tratando de dar una exposición clara completando todos los detalles.

Aplicamos este resultado al siguiente modelo depredador-presa con difusión introducido por Cavani (1990) y Cavani y Farkas (1994a, b):

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= d_1 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \varepsilon N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\beta NP}{\beta + N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= d_2 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} - \frac{\gamma + \delta P}{1 + P} P - \frac{\beta NP}{\beta + N}, \end{aligned}$$

donde,  $N = N(t, x)$  y  $P = P(t, x)$  representan las densidades de las poblaciones presa y depredadora, en el tiempo  $t$  y lugar  $x$  de  $\Omega = [0, \lambda]$ ,  $\lambda > 0$ ; estas ecuaciones serán consideradas con condiciones de frontera de Neumann. En Cavani y Farkas (1994b) se estudió este modelo y se dedujo la existencia de soluciones estacionarias no constantes. En este trabajo centramos el énfasis en la estabilidad de las soluciones de equilibrio.

La estructura del trabajo es la siguiente: en la siguiente sección tratamos el caso de coeficientes de difusión positivos iguales y desiguales con condiciones de frontera de Neumann. En la sección posterior damos una aplicación.

### Coefficientes de Difusión positivos

Asumiremos que  $D_i > 0$ ,  $i = 1, 2, K, k$ .

Si  $z = z(z_1, z_2, K, z_k)$  entonces  $|z|^2 = z_1^2 + z_2^2 K + z_k^2$ , y si  $g$  es una función definida sobre  $\bar{R}$  entonces

$$\|g(x)\| = \sup_{x \in \bar{R}} |g(x)|.$$

La solución para el sistema lineal (1.5) puede ser escrita de la forma

$$z(t, x) = \sum_{n=0}^{\infty} \phi_n(x) \exp(A_n t) z_{0n} \quad (2.1)$$

donde

$$z_{0n} = \int_R \alpha(x) \phi_n(x) dx$$

es un  $\mathbf{k}$ -vector para la condición inicial  $z(0, x) = \alpha(x)$ , es decir,  $z_{0n}$  define el vector coeficiente de la autofunción  $\phi_n$ , y los  $\phi_n$  son autofunciones normalizadas correspondientes a los autovalores  $\lambda_n$  de la ecuación de Laplace en  $R$ , con condiciones de frontera de Neumann.

La ecuación (2.1) define un semigrupo dado por

$$\begin{aligned} T_t \alpha(x) &= z(t, x), \\ T(t) &= T_t : C^{(1)} \rightarrow C^{(1)}, \end{aligned} \quad (2.2)$$

$C^{(1)}$ : Espacio de funciones  $\alpha : \mathfrak{R}^n \rightarrow \mathfrak{R}$  con primeras derivadas continuas.

Usando las siguientes estimaciones

$$|z_{0n}| \leq \sqrt{V} |\alpha| \quad (2.4)$$

$$|\phi_n(x)| \leq C \lambda_n \quad \text{paratodo } x \text{ en } R \quad (2.5)$$

$$\lambda_n < c'n^s \quad (2.6)$$

y el siguiente lema podemos mostrar el Teorema A.

**Lema:** Sea  $\Omega$  un rectángulo  $(0, T) \times (a, b)$ , dividimos la frontera  $\partial\Omega$  en tres partes

$$\begin{aligned} \partial\Omega^T &= \{(t, x) : t = T; \quad a < x < b\} \\ \partial\Omega^0 &= \{(t, x) : t = 0; \quad a < x < b\} \\ \partial\Omega' &= \{(t, x) : 0 \leq t \leq T; \quad x = a, \quad x = b\}. \end{aligned}$$

Sea  $z(t, x) : \bar{\Omega} \rightarrow \mathfrak{R}$ , tal que  $z \in C^0[0, 1]$  con  $(t, x) \in \Omega$ : consideremos el sistema  $z_t - \alpha z_{xx} = 0$  y sea

$$\begin{aligned} M &= \max\{z(t, x) : (t, x) \in \bar{\Omega}\} \\ m &= \max\{z(t, x) : (t, x) \in \partial\Omega^0 \cup \partial\Omega' \cup \partial\Omega^T\} \end{aligned}$$

entonces,  $M = m$  y además existe un número  $K > 0$  tal que

$$M \leq K \max\{z(t, x) : (t, x) \in \partial\Omega^0\}$$

### Teorema A

(i) La solución cero del sistema lineal (1.5) es **global asintóticamente estable** si para cada entero no negativo  $n$  los autovalores de  $A_n = A - \lambda_n D$  tienen parte real negativa. Además existen constantes positivas  $K, \omega$  tal que para cualquier  $t > 0$ ,

$$\|z(t, x)\| \leq K \exp(-\omega t) \|\alpha(x)\| \quad (2.7)$$

(ii) La solución cero de (1.5) es estable si para cada entero no negativo  $n$  los autovalores de  $A_n$  tienen parte real no positiva y aquellos con parte real cero tienen divisores elementales simples.

(iii) La solución cero de (1.5) es inestable si para algún  $n$  existe un autovalor de  $A - \lambda_n D$  con parte real positiva o parte real cero con divisor elemental no simple.

**Demostración:**

(i) Es suficiente verificar el estimado (2.7).

Sea  $\beta = \min\{D_1, D_2, K, D_k\} > 0$ ; establecemos nuestro primer resultado preliminar  $|\exp(A_n t)| \leq \exp\{|A| - \lambda_n \beta\} t$  donde  $|\exp(A_n t)|$  es difundida por  $\text{Sup}\{\exp(A_n t)z : |z|=1\}$

Consideremos la ecuación diferencial ordinaria

$$x' = A_n x = (-\lambda_n D + A)x = -\lambda_n D x + Ax,$$

la cual tiene solución

$$x(t) = \exp(-\lambda_n D t) x_0 + \int_0^t \exp(-\lambda_n D(t-s)) A x(s) ds.$$

Definamos  $w(t) = \exp(\lambda_n \beta t) |x(t)|$ . Como es una matriz diagonal se tiene que  $|\exp(-\lambda_n D t)| \leq \exp(-\lambda_n \beta t)$

y en consecuencia  $|w(t)| \leq |w(0)| + \int_0^t |A| |w(s)| ds$ .

Usando la desigualdad de Gronwall obtenemos:

$$|e^{\lambda_n \beta t} x(t)| \leq |x_0| e^{A t}$$

por lo tanto,  $|e^{A t}| \leq e^{\|A\| - \lambda_n \beta t}$ .

Usando el Lema tenemos que existe  $K > 0$ ,  $t_0 > 0$  tal que

$$\text{Sup}_{0 \leq t \leq t_0} \|z(t, x)\| \leq K \|z(0, x)\|. \quad (2.8)$$

Ahora sea  $N$  un entero positivo y  $\gamma > 0$  tal que

$$|A| - \lambda_n \beta < -\gamma.$$

Existen constantes positivas  $K_2, \omega$ , tal que

$$|e^{A_n t}| \leq K_2 e^{-\omega t}$$

luego  $\left| \sum_{n=0}^N \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| \leq \sum_{n=0}^N |\phi_n(x)| e^{A_n t} |z_{0n}|$ .

$$\begin{aligned} &\leq \sum_{n=0}^N |\phi_n(x)| K_2 e^{-\omega t} \sqrt{V} \|\alpha(x)\| \\ &\leq C K_2 \sqrt{V} C' \sum_{n=0}^N n^\varepsilon e^{-\omega t} \|\alpha(x)\| \\ &= K_1 e^{-\omega t} \|\alpha(x)\|, \text{ para todo } t \geq 0, \end{aligned}$$

donde  $K_1 C K_2 \sqrt{V} C' M$  y  $M = \sum_{n=0}^N n^\varepsilon$ . Así tenemos que:

$$\left| \sum_{n=0}^N \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| \leq K_1 e^{-\omega t} \|\alpha(x)\| \quad (2.9)$$

para todo  $t \geq 0$ .

Ahora estimamos la cola de la suma (2.1).

$$\begin{aligned} \left| \sum_{n=N+1}^{\infty} \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| &\leq \sum_{n=N+1}^{\infty} |\phi_n(x)| e^{A_n t} |z_{0n}| \\ &\leq \sqrt{V} e^{-\gamma t} \|\alpha(x)\| \sum_{n=N+1}^{\infty} |\phi_n(x)| e^{\|A\| - \lambda_n \beta + \gamma} \\ &\leq C'' e^{-\gamma t} \|\alpha\| \sum_{n=N+1}^{\infty} \lambda_n e^{\|A\| - \lambda_n \beta + \gamma} \end{aligned}$$

para alguna constante  $C''$ .

Sea  $C'''$  su valor para  $t = t_0$ ,  $t_0 \geq 0$ . Entonces

$$\left| \sum_{n=N+1}^{\infty} \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| \leq K_3 e^{-\gamma t} \|\alpha(x)\| \quad (2.10)$$

para todo  $t \geq 0$ , donde  $K_3 = C'' C'''$ . Los estimados (2.9) y (2.10) combinados nos conducen a

$$\begin{aligned} \left| \sum_{n=0}^{\infty} \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| &\leq \left| \sum_{n=0}^N \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| + \left| \sum_{n=N+1}^{\infty} \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| \\ &\leq K_1 e^{-\omega t} \|\alpha(x)\| + K_3 e^{-\gamma t} \|\alpha(x)\| \\ &\leq K e^{-\alpha t} \|\alpha(x)\|, \end{aligned}$$

luego  $|z(t, x)| \leq K e^{-\alpha t}$  para  $t \geq t_0$ , así

$$\|z(t, x)\| \leq K e^{-\alpha t} \|\alpha(x)\| \text{ para } t \geq t_0,$$

concluyendo de esta forma que la solución cero de (1.5) es asintóticamente estable.

(ii) Sean  $N, \gamma$  como en la parte (i) del teorema, es decir,  $N$  es un entero positivo y  $\gamma > 0$  tal que  $|A| - \lambda_n \beta < -\gamma$ .

Para los autovalores con parte real cero. Usando las suposiciones sobre  $A - \lambda_n D$  para  $n=1, 2, \dots, N$ , uno tiene que

existe una constante  $K'$  tal que  $\|\alpha(x)\| < \varepsilon / K'$  y

$$\left| \sum_{n=0}^N \phi_n(x) e^{A_n t} z_{0n} \right| < K' \|\alpha(x)\| < \varepsilon \quad (2.11)$$

El estimado (2.11) conjuntamente con el estimado (2.8) tomando  $\delta < \varepsilon / K$  y (2.9) nos conducen a la estabilidad de la solución cero.

(iii) Sea  $\mu$  tal que un autovalor de  $(A - \lambda_n D)$  tiene parte real positiva o parte real cero. Entonces el problema

$$\frac{dx}{dt} = A_k x$$

es inestable y existe un  $k$ -vector  $\mu$  (arbitrario) tal que la

solución (general)  $\varepsilon U_k(t) \mu$  de  $\frac{dx}{dt} = A_k x$

es no acotada sobre  $[0, +\infty)$  para cualquier escalar  $\varepsilon > 0$ .

consecuencia la solución  $\varepsilon \phi_k(x) U_k(t) \mu$  para el sistema linealizado (1.4) con condición inicial

$$\varepsilon \phi_k(x) U_k(0) \mu = \varepsilon \phi_k(x) \mu, \quad (U_k(0) = I)$$

no será acotada en  $[0, +\infty) \times \bar{R}$ , y como consecuencia la solución cero de (1.5) es inestable. Lo que concluye la demostración del Teorema.

En el caso de coeficientes de difusión positivos iguales, tenemos el siguiente corolario para el teorema A

**Corolario**

Supóngas que  $D_i = D_i > 0$  para  $i=1,2,K, k$ . Entonces la solución cero de (1.5) es global asintóticamente estable o estable si los autovalores de  $A_n$  tienen parte real negativa o parte real no positiva y aquellos con parte real cero tienen divisores elementales simples, respectivamente, y es inestable si existe un autovalor con parte real positiva o un autovalor con parte real cero con un divisor elemental no simple.

**Demostración:**

Si  $D$  es una matriz escalar,  $D = D_1 I$ , entonces la difusión no puede desestabilizar la solución cero del sistema lineal, ya que si  $\mu$  es un autovalor de  $A_n$ , entonces  $\mu_n = \mu - \lambda_n D_1$  es un autovalor de  $A_n$ . Si  $\mu < 0$  con  $\lambda_n D_1 > 0$ , entonces  $\mu - \lambda_n D_1 < 0$  así el auto valor conserva su estructura algebraica. Lo que completa la demostración.

El corolario no es correcto en el caso de coeficientes de difusión desiguales.

**Teorema B**

Si la solución cero del problema linealizado (1.5) es asintóticamente estable, entonces la solución cero de (1.3) es asintóticamente estable con condiciones de frontera de Neumann.

**Demostración:**

Tenemos que  $T(t)$  define un semigrupo dado por

$$T(t)\alpha(x) = \sum_{n=0}^{\infty} \phi_n(x) e^{-\lambda_n t} z_{0n}$$

donde

$$z_{0n} = \int_R \alpha(x) \phi_n(x) dx$$

y la solución del sistema lineal es dada por

$$z(t, x) = T(t)z(0, x) = T(t)\alpha(x)$$

la solución del sistema no lineal satisface

$$z(t, x) = T(t)\alpha(x) + \int_0^t (T(t-s)f(z(s, x))) ds \quad (2.12)$$

existe una constante  $\gamma > 0$  tal que  $|g(z)| < (\omega/2K)|z|$  cuando donde  $|z| < 2\gamma$ , son como en la parte (i) del Teorema A.

Para  $\|z(t, x)\| < 2\gamma$ , existe un tiempo  $T$  tal que  $|z| < 2\gamma$ , para  $0 \leq t \leq T$ .

Entonces en  $[0, T]$  tenemos

$$\begin{aligned} \|z(t, x)\| &\leq K e^{-\omega t} \|\alpha(x)\| + K \int_0^t e^{-\omega(t-s)} \|g(z)\| ds \\ &\leq e^{-\omega t} \|\alpha(x)\| + \int_0^t \frac{\omega}{2} e^{-\omega(t-s)} \|z(s, x)\| ds \end{aligned}$$

Definiendo  $R(t) = \|z(t, x)\| e^{\omega t}$  tenemos

$$R(t) \leq K \|\alpha(x)\| + \int_0^t \frac{\omega}{2} R(s) ds,$$

aplicando la desigualdad de Gronwall se tiene

$$R(t) \leq K \|\alpha(x)\| \exp\left[\frac{\omega}{2} t\right],$$

así

$$R(t) \leq R(0) K \exp\left[\frac{\omega}{2} t\right],$$

luego

$$\|z(t, x)\| e^{\omega t} \leq \|\alpha(x)\| K \exp\left(\frac{\omega}{2} t\right),$$

por lo tanto

$$\|z(t, x)\| \leq \gamma \exp\left(-\frac{\omega}{2} t\right). \quad (2.14)$$

Como el lado derecho es menor que  $2\lambda$  para cualquier  $t > 0$ , entonces (2.14) es válido para cualquier  $t > 1$ . (2.14) conduce a la conclusión deseada.

**APLICACIÓN A UN MODELO DEPREDADOR-PRESA CON DIFUSIÓN**

El modelo viene dado por las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= d_1 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \epsilon N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\beta NP}{\beta + N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= d_2 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} - \frac{\gamma + \delta P}{1 + P} P - \frac{\beta NP}{\beta + N}, \end{aligned} \quad (3.1)$$

donde,  $N = N(t, x)$  y  $P = P(t, x)$  representan las densidades de las poblaciones presa y depredadora, en el tiempo  $t$  y lugar  $x$  de  $\Omega = [0, \lambda]$ ,  $\lambda > 0$ ; las difusividades de  $N$  y de  $P$  se representan respectivamente por  $d_1$  y  $d_2 \geq 0$ .  $\epsilon > 0$  es la tasa específica de crecimiento de la presa en ausencia de depredación y sin limitaciones ambientales; en ausencia de depredadores la población presa crece logísticamente con capacidad de carga (o constante de saturación ambiental)  $K > 0$ .

El efecto de interacción entre depredador y presa se mide por la expresión funcional

$$V(N) = \frac{N}{1 + \frac{1}{\beta} N}$$

en este caso el depredador se "sacia" en el proceso de devoramiento de la presa y ( $\beta > 0$ ; cantidad límite de consumo de presa por unidad de depredador);  $\beta$  es considerada como la tasa de conversión de presa en depredadores. La mortalidad de la población depredadora en ausencia de presa es variable y viene dada por la función:

$$M(P) := \frac{\gamma + \delta P}{1 + P}, \quad (3.2)$$

$\gamma > 0$ : mortalidad inicial o mínima mortalidad de la población,  $\delta > 0$ : mortalidad límite o máxima mortalidad.

Además se asumen las siguientes condiciones de frontera

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial N}{\partial x}(t,\lambda) = 0, \\ \frac{\partial P}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial P}{\partial x}(t,\lambda) = 0. \end{aligned} \quad (3.3)$$

La ecuación de reacción asociada a (3.1) viene dada por:

$$\begin{aligned} \dot{N} &= \varepsilon N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\beta NP}{\beta + N} \\ \dot{P} &= -\frac{\gamma + \delta P}{1 + P} P + \frac{\beta NP}{\beta + N} \end{aligned} \quad (3.4)$$

Esta ecuación ha sido estudiada en detalle en Cavani (1990) y en Lizana y Niño (1997). En la frontera del cuadrante positivo, el sistema tiene dos puntos de equilibrio:  $(0,0)$  que siempre es inestable y  $(K,0)$  que es asintóticamente estable si  $\gamma > \frac{\beta K}{(\beta + K)}$  e inestable si  $\gamma < \frac{\beta K}{(\beta + K)}$ .

Los otros puntos de equilibrio son soluciones  $\bar{U} = \bar{N}, \bar{P}$  del sistema no lineal

$$\begin{aligned} \varepsilon \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\beta P}{\beta + N} = 0 \\ -\frac{\gamma + \delta P}{1 + P} + \frac{\beta P}{\beta + N} = 0. \end{aligned}$$

Es decir, los puntos de equilibrio son puntos de intersección de la parábola

$$P = H_1(N) := \frac{\varepsilon}{\beta K} (K - N)(\beta + N)$$

y la hipérbola

$$P = H_2(N) := \frac{(\beta - \gamma)N - \beta\gamma}{(\delta - \beta)N + \delta\gamma}$$

Queda claramente establecido en Lizana y Niño (1997) las condiciones bajo las cuales ocurre uno, dos o tres soluciones de equilibrio.

Se asegura en Cavani (1990) que las siguientes hipótesis sobre los parámetros

$$\gamma < \beta \leq \delta, \quad (3.5)$$

$$\beta < K, \quad (3.6)$$

$$\gamma < \frac{\beta K}{\beta + K}. \quad (3.7)$$

son razonables y naturales para que el sistema posea un punto de equilibrio de coordenadas positivas.

Denotando por  $(\bar{N}, \bar{P})$  a uno de los puntos de equilibrio con coordenadas positivas, éstas satisfacen la identidad

$$\bar{P} = H_1(\bar{N}) = H_2(\bar{N}).$$

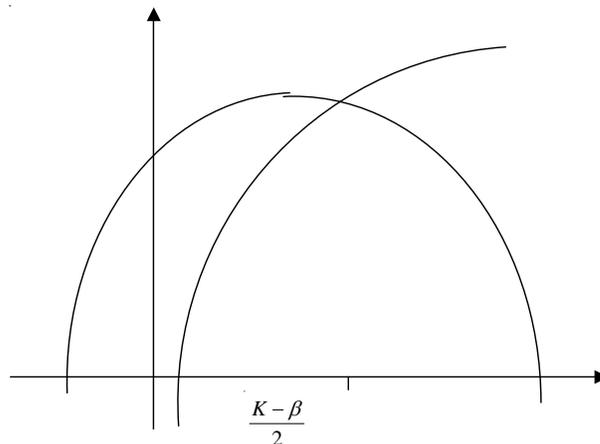


Figura 3.1. Isoclina cero de la presa  $P=H_1(N)$ , e isoclina cero del depredador  $P=H_2(N)$  bajo las hipótesis (3.5)-(3.6). Aquí hay sólo un punto de equilibrio.

La linealización del sistema (3.1) en el punto  $\bar{U}$  toma la forma

$$\frac{\partial V}{\partial t} = D \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} + AV \quad (3.8)$$

donde  $V = col(V_1, V_2) = (N - \bar{N}, P - \bar{P})$  y  $A = \frac{\partial F(\bar{U})}{\partial U}$

viene dada por la expresión

$$A = \begin{bmatrix} \varepsilon \left(1 - 2\frac{\bar{N}}{K}\right) - \frac{\beta^2 \bar{P}}{(\beta + \bar{N})^2} & -\frac{\beta \bar{N}}{(\beta + \bar{N})} \\ \frac{\beta^2 \bar{P}}{(\beta + \bar{N})^2} & -\frac{\gamma + 2\delta \bar{P} + \delta \bar{P}^2}{(1 + \bar{P})^2} + \frac{\beta \bar{N}}{(\beta + \bar{N})} \end{bmatrix}$$

Para el sistema linealizado mantenemos las condiciones de frontera

$$\frac{\partial V}{\partial x}(t,0) = \frac{\partial V}{\partial x}(t,\lambda) = 0. \quad (3.9)$$

Utilizando las notaciones

$$\eta = \varepsilon / K\beta, \quad \theta_1 = \beta \bar{N} / (\beta + \bar{N}), \quad \theta_2 = K - \beta - 2\bar{N},$$

$$\theta_3 = (K - \bar{N}) / (\beta + \bar{N}), \quad \theta_4 = ((\delta - \beta)\bar{N} + \beta\delta)^2 / (\delta - \gamma),$$

puede comprobarse fácilmente que

$$A = \begin{bmatrix} \eta\theta_1\theta_2 & -\theta_1 \\ \eta\beta^2\theta_3 & -\eta\theta_3\theta_4 \end{bmatrix}$$

La solución del problema de frontera (3.8) y (3.9) es:

$$V(t, x) = \sum (a_{1j}y_{1j} + a_{2j}y_{2j}) \cos(j\pi x / \lambda) \quad (3.10)$$

donde  $a_{ij}$  ( $i=1,2; j=0,1,2,K$ ) están determinados por la condición inicial  $V(0, x)$  del problema. Así, por ejemplo, si  $y_{1j}(0) = \text{col}(1,0)$ ,  $y_{2j}(0) = \text{col}(0,1)$  para  $j=0,1,2,K$  entonces

$$\begin{bmatrix} a_{10} \\ a_{20} \end{bmatrix} = \frac{1}{\lambda} \int_0^\lambda V(0, x) dx, \quad \begin{bmatrix} a_{1k} \\ a_{2k} \end{bmatrix} = \frac{2}{\lambda} \int_0^\lambda V(0, x) \cos(k\pi x / \lambda) dx,$$

En lo que sigue utilizaremos las siguientes notaciones

$$B(\lambda) = A - \lambda D, \quad B_j = B(\lambda_j) = A - \lambda_j D. \quad (3.11)$$

Para los valores fijos de los parámetros determinados los autovalores de la matriz  $B(\lambda) = A - \lambda D$ , donde

$$D = \begin{bmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{bmatrix}$$

$$B(\lambda) = \begin{bmatrix} \eta\theta_1\theta_2 - \lambda d_1 & -\theta_1 \\ \eta\beta^2\theta_3 & -\eta\theta_3\theta_4 - \lambda d_2 \end{bmatrix}$$

Entonces

$$P(\mu) = \det(\mu I - \beta(\lambda)) = \begin{vmatrix} \mu - \eta\theta_1\theta_2 + \lambda d_1 & \theta_1 \\ -\eta\beta^2\theta_3 & \mu + \eta\theta_3\theta_4 + \lambda d_2 \end{vmatrix}$$

luego

$$P(\mu) = \mu^2 + (\text{Tr}(A) + \lambda(d_1 + d_2))\mu + \lambda d_1 d_2 + \lambda \eta \theta_3 \theta_4 d_1 - \theta_1 \theta_2 d_2 + \det(A)$$

donde  $\text{Tr}(A)$ : Traza de la matriz  $A$ .

### OBSERVACIONES:

1. Si  $\bar{N} > \frac{k-\beta}{2}$  entonces  $\theta_2 < 0$  y por lo tanto  $\text{Tr}(A) > 0$  y  $\det(A) > 0$ .

2. Si  $\lambda = \lambda_0 = 0$ , entonces  $P_0(\mu) = \det(\mu I - B(0)) = \det(\mu I - A)$  y en este caso se sabe de Cavani (1990) y Cavani y Farkas (1994a, b) que  $\text{Re}(\mu_0) < 0$ ,  $j=1,2$ .

3. Si  $\lambda = \lambda_i$ ,  $i=1,2,K$ ,  $P_j(\mu) = \det(\lambda I - B(\lambda_i))$  tiene raíces dadas por

$$\mu_{1,2} = \frac{-\text{Tr}(A) - \lambda(d_1 + d_2) \pm \sqrt{(\text{Tr}(A) + \lambda(d_1 + d_2))^2 - 4C}}{2} \quad (R)$$

donde  $C = \lambda^2 d_1 d_2 + \lambda \eta (\theta_3 \theta_4 d_1 - \theta_1 \theta_2 d_2) + \det(A)$ . Como el término independiente de término independiente de  $P$ , es positivo, ambas raíces tienen el mismo signo, de la fórmula, (R) se deduce que ambas son negativas. Así  $\mu_{ij} < 0$  ( $i=1,2,K$ ,  $j=1,2$ ).

De estas observaciones se desprende el siguiente teorema:

### Teorema C

Si los parámetros del sistema no lineal son tales que sean válidas las desigualdades (3.5), (3.6) y (3.7) y además  $\bar{N} > \frac{k-\beta}{2}$ , entonces el equilibrio de coordenadas positivas  $(\bar{N}, \bar{P})$  es asintóticamente estable para la ecuación linealizada (3.8).

### Corolario 2

Con las condiciones dadas en el teorema 3.1 la solución de equilibrio  $(\bar{N}, \bar{P})$  es asintóticamente estable para el problema no lineal (3.1).

**Demostración:** Se desprende del Teorema C

### Observación

Si  $\bar{N} < \frac{k-\beta}{2}$ , la solución de equilibrio se ubica en la región del efecto Allee, esta es una región ubicada a la izquierda del vértice de la parábola  $P = H_1(N) := \frac{\epsilon}{\beta K} (K - N)(\beta + N)$ .

Esta región se caracteriza porque un incremento de la población depredadora resulta beneficiosa para la presa ver Cavani y Farkas (1994b). En esta región tenemos  $\theta_2 > 0$ . En este caso, es posible encontrar valores de  $d_1$  y  $d_2$ ,  $d_3$  suficientemente grande tal que para algún  $\lambda$ .

$$\lambda_i^2 d_1 d_2 + \lambda_i \eta (\theta_3 \theta_4 d_1 - \theta_1 \theta_2 d_2) + \eta \theta_1 \theta_3 (\beta^2 - \eta \theta_2 \theta_4) < 0.$$

En tal caso la raíz del polinomio  $P_j(\mu)$  tendrá parte real positiva y se produce la inestabilidad del equilibrio  $(\bar{N}, \bar{P})$ . Este fenómeno se conoce como **la difusión conduce a inestabilidad**. Esta idea fue originalmente introducida por Turing (1952) por tal razón se le llama inestabilidad de Turing.

### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

CASTEN, R. Y HOLLAND, CH. J. 1977. Stability Properties of Solutions to Systems of Reaction-Diffusions. SIAM J. Appl. Math. 33:353-364.

- CAVANI, M. 1990. Tesis doctoral, Universidad Central de Venezuela.
- CAVANI, M. Y FARKAS, M. 1994a. Bifurcation in Predator-prey Model With Memory and Diffusion. I: Andronov-Hopf Bifurcation, Acta Math. Hungar., 63(3):213-229.
- CAVANI, M. Y FARKAS, M. 1994b. Bifurcation in Predator-prey Model With Memory and Diffusion. II: Andronov-Hopf Bifurcation, Acta Math. Hungar., 63(4):375-393.
- LIZANA, M. Y NIÑO, L. 1997. Homoclinic bifurcation in a predator-prey model. Acta Math. Hungar. 77(1-2), 155-169.
- SMITH, H, L. 1995. Monotone Dynamical Systems. An introduction to the theory of competitive and cooperative systems. AMS 41.
- TURING, A, M. 1952. The Chemical Basis of Morphogenesis, Phil. Trans. Of the Royal Society, B 237:37-72.