



UNIVERSIDAD DE ORIENTE
NÚCLEO DE SUCRE
ESCUELA DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICAS

MODELO DE CADENA ALIMENTARIA EN EL QUIMIOSTATO
CON RETARDO DISTRIBUIDO

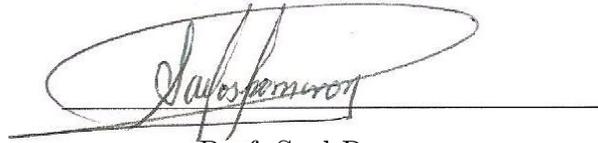
(Modalidad: Tesis de Grado)

JOHAN RAFAEL ANTÓN ISAVA

TRABAJO DE GRADO PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIADO EN MATEMÁTICA

CUMANÁ, 2012

MODELO DE CADENA ALIMENTARIA EN EL QUIMIOSTATO
CON RETARDO DISTRIBUIDO APROBADO POR:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Sael Romero', is written over a horizontal line.

Prof. Sael Romero

Asesor Académico

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Julio J. Marín V.', is written over a horizontal line.

Prof. Julio Marín

Jurado Principal

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Jesmaro Rodríguez', is written over a horizontal line.

Prof. Jesmaro Rodríguez

Jurado Principal

DEDICATORIA

A Dios Todopoderoso, creador de todas las cosas.

A Cristo Jesus, mi Señor y Salvador.

A mi hija Daysi Sofía, lo mas bello que me a dado Dios.

A mis padres: Rafael Antón y Yonni Isava.

A mi esposa Daisy Vasquez.

A mi hermana Johanny Antón.

A mis abuelas: Silvia de Antón y Rosa Patiño.

AGRADECIMIENTO

A Dios, por las bendiciones que me ha dado y por haberme permitido seguir adelante hasta culminar mi carrera.

A mis padres Rafael Antón y Yonni Isava, quienes siempre me han guiado y apoyado en todo momento.

A mi tía Isabel Antón, mi segunda madre por haberme brindado su atención y hospitalidad.

A mis amigos y compañeros , especialmente a Maria Malave, Franklin Astudillo, Renny Malave, Ines Amundarain , quienes siempre me ayudaron y me apoyaron en los momentos más difíciles.

Al profesor Sael Romero por su ayuda y colaboración los cuales me permitieron llevar a cabo este trabajo.

A la Asociación de Estudiantes de Matemáticas.

ÍNDICE

ÍNDICE	VI
LISTA DE FIGURAS	VII
RESUMEN	VIII
INTRODUCCIÓN	1
1 PRELIMINARES	8
1.1 Teorema de existencia y unicidad	8
1.2 Principio de Comparación	9
1.3 Teoría de estabilidad	10
1.4 Sistemas dinámicos.	10
1.5 Teorema de estabilidad para sistemas lineales.	13
1.6 Criterio de estabilidad de Routh-Hurwitz.	14
1.7 El Teorema de Poincaré-Bendixson	15
1.8 Criterios negativos	16
1.9 Ecuaciones Diferenciales con Retardo	17
1.10 Tipos de retardo	18
2 TEORÍA DEL QUIMIOSTATO	23
2.1 Puntos de equilibrio.	30
2.2 Estabilidad de los puntos de equilibrio E_0 y E^*	31
3 MODELO DE CADENA ALIMENTARIA EN EL QUIMIOSTATO CON RESPUESTA FUNCIONAL TIPO HOLLING II Y RETARDO DISTRIBUIDO	34
3.1 Descripción del modelo.	34

3.2	Puntos de equilibrio del sistema (3.9).	41
3.3	Extinción de poblaciones	43
3.4	Estabilidad de los puntos de equilibrio E_1 y E_{μ_1} .	44
3.5	Reducción a la variedad Δ	49
3.6	Estabilidad de los puntos de equilibrio en la frontera del primer octante	50
3.7	Estabilidad del punto de equilibrio E_α	54
3.8	Análisis global en la frontera del primer octante	58
3.9	Soluciones periódicas y simulaciones	60
CONCLUSIONES		68
BIBLIOGRAFÍA		70

LISTA DE FIGURAS

1.1	Función de Retardo con Decaimiento Exponencial.	20
1.2	Función de Retardo con Joroba.	20
2.1	Esquema del quimiostato simple.	24
2.2	Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y parámetros: $m = 0.25$ y $a = 5, 7, 9, 11$	29
2.3	Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y parámetros: $m = 5$ y $a = 5, 7, 9, 11$	30
2.4	Localización de los puntos de equilibrio E_0 y E^*	31
2.5	Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y valores de los parámetros $m = 10$ y $a = 3$	33
3.1	Primera simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 3.4$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$	65
3.2	Segunda simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 3.9$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$	66
3.3	Tercera simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 4.5$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$	67

RESUMEN

En esta tesis, primeramente se analizó un modelo de cadena alimentaria simple en el quimiostato, a través de un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias; el cual está compuesto por una fuente primaria de nutrientes $S(t)$, para una población presa $P(t)$. Se obtienen condiciones suficientes para la estabilidad asintótica local y global del sistema. Luego al añadir un organismo depredador $Q(t)$, que se alimenta de la población presa $P(t)$ se obtiene un modelo de cadena alimentaria de tres eslabones, modelado por un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias, estudiado en [13]. Adicionalmente, siguiendo las ideas en [24], suponemos que la dinámica de la población depredadora depende de la historia pasada de la presa por medio de un retardo distribuido, que toma un promedio de la respuesta funcional de Michaelis-Menten de la presa. Se realizó un estudio local y global de los puntos de equilibrio ubicados en los ejes coordenados y un estudio local del punto de equilibrio de coordenadas positivas, así como también algunas simulaciones que muestran que el punto de equilibrio de coordenadas positivas pierde estabilidad, la cual es aprovechada por órbitas periódicas.

INTRODUCCIÓN

La ecología matemática funciona como muchas otras ciencias, toma herramientas de las matemáticas para abordar situaciones o problemas de su área, es decir, ella se dedica a la aplicación de técnicas, métodos y teoremas matemáticos a los problemas inherentes a la relación de los seres vivos entre sí, y con su medio [21].

La técnica generalmente usada consiste en transformar un modelo biológico en un sistema de ecuaciones, de algún tipo, y las soluciones de este sistema de ecuaciones, bien sea obtenida por medios analíticos o numéricos, describen como se comporta el sistema biológico a lo largo del tiempo. Ejemplos de estas técnicas son: procesos determinísticos, ecuaciones diferenciales ordinarias, ecuaciones en derivadas parciales, entre otros.

Los sistemas que describen la interacción entre comunidades biológicas están recibiendo un considerable interés, en un mundo cada vez más comprometido en la conservación y defensa del medio ambiente y los recursos naturales (ver [7], [8] y [12]). Las perturbaciones que actúan sobre dichas comunidades y los efectos que llevan a la extinción de algunas especies son de máximo interés, tanto desde el punto de vista práctico como teórico y su estudio requiere cada vez más de la implementación de modelos matemáticos. Esto queda patente en la literatura sobre el tema de la biomatemática tal como puede verse, por ejemplo, en [5], [10], [11], [9] y [23].

En este contexto, en la actualidad, el tema de investigación sobre la dinámica de modelos de cadenas alimentarias, de modelos de retardos distribuidos, etc. han motivado un especial interés y se están construyendo los aspectos teóricos relevantes que permitan comprender y predecir los comportamientos futuros de las especies que intervienen en estos sistemas biológicos.

El caso más sencillo de una cadena alimentaria se puede describir por medio de tres eslabones. El primer eslabón es un suplemento alimenticio o nutriente de crecimiento que frecuentemente se encuentra en proporciones limitadas en la na-

turaliza, en el nivel intermedio de la cadena alimentaria se encuentra la población presa que crece a expensas del nutriente y una población depredadora en el último eslabón que se nutre de la población presa.

Experimentalmente este proceso se puede desarrollar en un ensayo de laboratorio denominado quimiostato (sistema abierto), el cual consiste de tres botellas, una botella alimentaria, otra botella donde ocurre todo el experimento llamada botella de cultivo y una botella colectora o de desperdicio. Este aparato es importante en estudios ecológicos porque la matemática es manejable y los experimentos relevantes son posibles de realizar (aunque no necesariamente fáciles), su lugar en la ecología está bien documentado en libros y artículos tales como: [23], [15] y [16].

El quimiostato viene a representar el punto inicial para modelos biológicos más reales, los cuales conducen a problemas matemáticos interesantes.

En esta tesis se propone investigar la dinámica del modelo de cadena alimentaria en el quimiostato, que citamos a continuación:

1- Un modelo descrito en el quimiostato que involucra un microorganismo y un suplemento alimenticio o nutriente, el cual sirve de alimento al microorganismo.

2- Un modelo de cadena alimentaria simple con respuesta funcional tipo Holling II (o Michaelis-Menten) con retardo distribuido.

Los modelos específicos de cadenas alimentarias de tres eslabones están compuestos por un suplemento alimenticio o nutriente en el primer eslabón cuya concentración es denotada por $S(t)$ el cual se supone distribuido de manera uniforme en el quimiostato, en el nivel intermedio, la población presa $P(t)$, que crece a expensas del nutriente y en el último eslabón la población depredadora $Q(t)$ que se alimenta de la presa. Estas notaciones representan las densidades del nutriente y de las especies presa y depredador en el instante del tiempo t , respectivamente.

La interacción local entre las especies y el nutriente dentro del quimiostato la representamos por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias o por medio de un sistema de ecuaciones integrodiferenciales.

En primer lugar, se deducen las ecuaciones que modelan el desarrollo del

quimiostato, donde se colocan microorganismos y se van introduciendo nutrientes necesarios para la subsistencia. Estas están dadas de la siguiente manera.

$$S'(t) = \text{tasa de entrada} - \text{tasa de salida} - \text{tasa de consumida},$$

$$P'(t) = \text{tasa de reproducción} - \text{tasa de salida}.$$

$$\begin{aligned} S'(t) &= S^0 \frac{F}{V} - \frac{FS}{V} - \frac{1}{\gamma} f(S)P \\ P'(t) &= f(S)P - \frac{FP}{V}, \end{aligned} \quad (1)$$

donde S^0 representa la concentración inicial del nutriente, $\frac{F}{V} = D$ la tasa de dilución (o de desperdicios), $f(S)$ la tasa en la que cada microorganismo consume el nutriente y γ representa el factor de producción que refleja la conversión de nutriente al microorganismo.

El modelo (1) fue deducido por Monod entre los años (1942) y (1950), para describir el crecimiento de microorganismos en el quimiostato. Monod mostró empíricamente que la tasa de crecimiento del microorganismo, $f(S)$, se ajusta a la relación

$$f(S) = \frac{mS}{a + S};$$

donde “ m ” representa la tasa máxima de crecimiento de nutrientes en unidades de $1/t$ y “ a ” representa la constante de semisaturación o constante de Michaelis-Menten. Para estudiar modelos matemáticos que involucran muchos parámetros, se debe adimensionar, para minimizar el número de parámetros y hacer mas manejable el estudio de la dinámica del modelo. De esta manera, en las ecuaciones del sistema (1) hacemos las siguientes sustituciones :

$$\bar{S} = \frac{S}{S^0}, \bar{P} = \frac{P}{\gamma S^0}, \bar{a} = \frac{a}{S^0}, \bar{m} = \frac{m}{D}, \bar{t} = tD.$$

Omitiendo barras obtenemos

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S - \frac{mSP}{a + S} \\ P'(t) &= \frac{mSP}{a + S} - P \end{aligned} \quad (2)$$

con $S(0) \geq 0$, $P(0) \geq 0$, donde $S(t)$ denota la concentración de un nutriente en el tiempo t y $P(t)$ la concentración en el tiempo t de un microorganismo que crece a expensas del nutriente; “ m ” y “ a ” son parámetros positivos que representan lo mismo que en el sistema (1).

Luego al añadir un organismo depredador de la especie $P(t)$, denotada por $Q(t)$, se asume que tanto el nutriente absorbido e incorporado al organismo $P(t)$ como el producto de la depredación por $Q(t)$ sigue también la respuesta funcional tipo Holling II o de Michaelis-Menten, resultando el modelo de cadena alimentaria de tres eslabones. Esta cadena alimentaria se representa a través del sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\begin{aligned} S'(t) &= (S^0 - S(t))D - \frac{m_1 S(t)P(t)}{\gamma_1(a_1 + S(t))} \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - \bar{D}_1 - \frac{m_2 Q(t)}{\gamma_2(a_2 + P(t))} \right) \\ Q'(t) &= P(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - \bar{D}_2 \right), \\ S(0) &= S_0 \geq 0, P(0) = P_0 > 0, Q(0) = Q_0 > 0, t \geq 0; \end{aligned} \quad (3)$$

donde $S(0) = S_0 \geq 0$, $P(0) = P_0(t) \geq 0$, $Q(0) = Q_0(t)$, $t \geq 0$ se supone que existe una fuente primaria de nutrientes, $S(t)$, para una población $P(t)$, que a su vez sirve de nutriente para otra población $Q(t)$ (depredadora) ubicada en el último eslabón de la cadena. S^0 denota la concentración inicial del nutriente, γ_1 y γ_2 representan las constantes de rendimiento de crecimiento de los microorganismos $P(t)$ y $Q(t)$ respectivamente, D es la tasa de desperdicio del quimiostato; cada $\bar{D}_i = D + \epsilon_i$, $i = 1, 2$, donde ϵ_1 y ϵ_2 denotan las tasas de mortalidad específicas de los organismos P y Q respectivamente, a_1 y a_2 representan las tasas de saturación media, esto es, las densidades del nutriente y de la población presa para las cuales la cantidad de alimento ingerido por la presa y el depredador es igual a la mitad del máximo respectivo. En este caso que las tasas de mortalidad de la población presa P y la población depredadora Q sean despreciables (lo cual ocurre en el quimiostato)

entonces se tiene que $\bar{D}_1 = \bar{D}_2 = D$.

Para obtener un sistema sin dimensiones, en la ecuaciones del sistema (3) medimos las concentraciones de nutrientes en unidades de S^0 , el tiempo en unidades de $1/D$, P en unidades de $\gamma_1 S^0$, y Q en unidades de $\gamma_1 \gamma_2 S^0$, se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t) P(t)}{a_1 + S(t)} \\ P'(t) &= P \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - D_1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right) \\ Q'(t) &= Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - D_2 \right). \end{aligned} \quad (4)$$

Con $S(0) > 0, P(0) > 0, Q(0) > 0, t \geq 0$, donde $D_i = \bar{D}_i/D, i = 1, 2$. Las respuestas funcionales son de la forma Michaelis-Menten (o de tipo Holling II) y en este trabajo asumiremos que $D_1 = D_2 = 1$, así el sistema (3.2) se transforma en el siguiente

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t) P(t)}{a_1 + S(t)} \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right) \\ Q'(t) &= Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 \right) \end{aligned} \quad (5)$$

el cual ha sido estudiado por Y. Kuang en [13].

La aceptación de la existencia de tiempos de retardo en la respuesta a los cambios de crecimiento de una población en el medio ambiente ha conducido a un extenso estudio experimental, pero hubo poco énfasis en el uso de retardos distribuidos en los modelos basados en el quimiostato. Ver [24].

El objetivo principal de esta tesis consiste en introducir un retardo distribuido para mejorar la modelación de una cadena alimentaria que se desarrolla en el quimiostato, tomando como punto de partida el modelo (5) y siguiendo las ideas de Wolkowics G, Xia H y Ruan S [24].

Como en el modelo anterior, se supone que existe una fuente primaria de nutrientes, S , para una población P , que a su vez sirve de nutriente (presa) para otra

población Q (depredadora) ubicada en el último eslabón de la cadena. Suponemos que el nutriente S y la población P tiene una dinámica de crecimiento instantáneo, mientras que la población Q tiene una dinámica que depende del pasado.

Las ecuaciones en cuestión están dadas por el siguiente sistema integro-diferencial

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + s(t)} \\ P'(t) &= \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} - P(t) - \frac{m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} \\ Q'(t) &= \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau)Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} (\alpha e^{-\alpha(t-\tau)}) d\tau - Q(t), \end{aligned} \quad (6)$$

donde $S(0) = S_0 \geq 0$, $P(0) = P_0(t) \geq 0$, $Q(0) = Q_0(t) = \varphi(t) \geq 0 (t \leq 0)$ y todos los parámetros involucrados en las ecuaciones que describen el modelo se consideran positivos y tienen el mismo significado que en el modelo sin retardo (5).

Como puede verse, para la ecuación de crecimiento Q , la parte derecha depende de un promedio en el pasado, lo que distingue esta formulación es que incluye el factor de desecho en el promedio de la función de peso del tipo Michaelis-Menten o función de Monod de la función Q , dado por la siguiente expresión

$$R(t) = \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau)Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} (\alpha e^{-\alpha(t-\tau)}) d\tau. \quad (7)$$

Esta formulación también ha sido adoptada por Wolkowics G, Xia H y Ruan S [24].

Hemos utilizado el retardo distribuido con función de peso de la forma

$$K(u) = \alpha e^{-\alpha u}$$

el cual recibe comúnmente el nombre de núcleo de retardo débil. Este núcleo se ha usado frecuentemente en la modelación de sistemas biológicos, su implementación claramente implica que la influencia en el pasado decae exponencialmente. El núcleo representa la distribución del tiempo de retardo involucrado en la conversión de la presa a nuevos microorganismos. El núcleo posee la propiedad siguiente

$$Z(t) = \int_{-\infty}^t \alpha \exp(-\alpha(t - \tau)) d\tau = \int_0^{\infty} \alpha \exp(-\alpha s) ds = 1.$$

En este trabajo se realizó un análisis local del comportamiento asintótico del sistema (5), se mostró la disipatividad originando así la existencia de un atractor global.

Esta tesis está estructurada de la siguiente manera: en el capítulo 1, se resumen los resultados más importantes que se utilizan a lo largo de este trabajo.

En el capítulo 2, se determina y se analiza la estabilidad local de los puntos de equilibrio del modelo (2) y la estabilidad global del punto de coordenadas positivas, así como también se verificó que las soluciones del sistema cumplen con las condiciones de acotamiento y de disipatividad para condiciones iniciales positivas.

En el capítulo 3, extendemos los resultados del modelo (5) presentado en [13]; introduciendo un retardo distribuido, se obtuvo el modelo (6); se verificó que las soluciones del sistema cumplen con las condiciones de acotamiento y disipatividad, se realizó un análisis local de sus puntos de equilibrio y un estudio global de los puntos de equilibrio en la frontera del primer octante haciendo una restricción a un sistema tridimensional. También se hicieron varias simulaciones.

CAPÍTULO 1

PRELIMINARES

En este capítulo, se presentan algunas definiciones y teoremas necesarios que se emplean en el desarrollo de este trabajo. Para los teoremas, que aparecen sin demostración, daremos una referencia pertinente.

1.1 Teorema de existencia y unicidad

La forma de un problema de valor inicial (P.V.I) para un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden es

$$x' = F(t, x), \quad (1.1)$$

$$x(t_0) = x_0, \quad (1.2)$$

donde x , x_0 y F son vectores en \mathbb{R}^n .

Teorema 1.1. *Considere el P.V.I (1.1)-(1.2) donde $F : J \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$, $J = (a, b)$, con $-\infty \leq a < b < \infty$, $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$, abierto y conexo; las funciones F_i y $\frac{\partial F_i}{\partial x_j}$ ($i, j = 1, \dots, n$) son continuas en el conjunto $J \times \Omega$ del espacio tx , F satisface una condición de Lipschitz con respecto a $x \in \Omega$, (t_0, x_0) es un punto interior a $J \times \Omega$.*

Entonces existe $h > 0$ tal que el P.V.I (1.1)-(1.2) tiene una única solución definida en el intervalo $[t_0 - h, t_0 + h]$.

Demostración. *Ver [1].*

Observación 1.1. *Recuerde que:*

- x_0 es un punto interior del conjunto A si existe un conjunto abierto U tal que $x_0 \in U \subset A$.
- Un conjunto de puntos Ω es conexo si no existen conjuntos A y B tales que $A \cap B \cap \Omega = \emptyset$, $\Omega \cap A \neq \emptyset$, $\Omega \cap B \neq \emptyset$ y $\Omega \subset A \cup B$.

- Un conjunto de puntos Ω es convexo si cualquier segmento de recta que una dos puntos que pertenezcan a él, también pertenece al conjunto.
- Un subconjunto Ω de \mathbb{R}^n es un dominio si es un conjunto abierto y conexo.
- Una función $F : J \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$, donde J un intervalo y $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$; se dice que es globalmente lipschitziana, respecto a $x \in \Omega$, uniformemente en $t \in J$, sobre $J \times \Omega$, si existe una constante $L > 0$ tal que $|F(t, x) - F(t, y)| \leq L|x - y|$, para todo $x, y \in \Omega, t \in J$. A la constante L se le llama constante de Lipschitz para F .
- Se dice que F es una función localmente Lipschitz sobre $J \times D$, si para todo punto $p \in J \times D$, existe un entorno V_p del punto p , tal que la restricción de F a V_p es globalmente Lipschitz.

1.2 Principio de Comparación

El principio de comparación sirve para obtener cotas de las solución (1.1)-(1.2) sin necesidad de calcular la solución. Se aplica a las desigualdades diferenciales de la forma $v' \leq F(t, v(t))$ con la de la ecuación diferencial $u' = F(t, u)$.

Lema 1.1. (*Principio de Comparación*) Considere la ecuación diferencial escalar

$$u' = F(t, u), \quad u(t_0) = u_0,$$

donde $F(t, u)$ es continua en t y localmente Lipschitz en u , para todo $t \geq 0$ y todo $u \in J \subset \mathbb{R}$. Sea $[t_0, T]$ (T puede ser infinito) el máximo intervalo de existencia de la solución $u(t)$ y supongamos que $u(t) \in J$ para todo $t \in [t_0, T)$. Sea $v(t)$ una función diferenciable que satisface la desigualdad diferencial

$$v' \leq F(t, v(t)), \quad v(t_0) \leq u_0$$

con $v(t) \in J$ para todo $T \in [t_0, T]$. Entonces

$$v(t) \leq u(t)$$

para todo $t \in [t_0, T]$.

Demostración. Ver [22].

1.3 Teoría de estabilidad

Considere el sistema (1.1) donde F es Lipschitz, $F \in C[J \times \Omega, \mathbb{R}^n]$, $J = (a, b)$, con $-\infty \leq a < b < \infty$, Ω un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n y $x(t)$ una solución del sistema.

Definición 1.1. La solución $x(t)$ es llamada **estable** si para cada $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que cada solución \bar{x} con $|\bar{x}(0) - x(0)| < \delta$, existe para todo $t \geq 0$ y satisface la desigualdad

$$|\bar{x}(0) - x(0)| < \epsilon \quad 0 \leq t < \infty.$$

Si la solución no es estable se dice que es **inestable**.

Definición 1.2. Una solución es llamada **asintóticamente estable** si es estable y si existe $\beta > 0$ tal que cada solución \bar{x} con $|\bar{x}(0) - x(0)| < \beta$ satisface

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |\bar{x}(t) - x(t)| = 0.$$

1.4 Sistemas dinámicos.

En esta sección consideraremos algunas de las propiedades que presentan los sistemas dinámicos, generados por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de la forma

$$\frac{dx}{dt} \equiv x' = f(x), x \in \mathbb{R}^n \tag{1.3}$$

donde, $n \geq 1$, $f : D \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, f localmente Lipschitz. Se sabe que dada la condición inicial $x(0) = x_0$, el sistema (1.3) tiene una única solución, la cual denotamos por $x(t) = \varphi(t, x_0)$.

En la siguiente definición, denotaremos el intervalo maximal de existencia (α, β) de la solución $\varphi(t, x_0)$ del problema de valor inicial

$$x' = f(x) \tag{1.4}$$

$$x(0) = x_0,$$

por $I(x_0)$; puesto que los puntos extremos α y β del intervalo maximal generalmente dependen de x_0 ver [10].

Definición 1.3. *Sea D un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n y sea $f \in C^1(D)$. Para $x_0 \in D$, sea $\varphi(t, x_0)$ la solución del problema del valor inicial definida sobre el intervalo maximal de existencia $I(x_0)$. Entonces para $t \in I(x_0)$, la aplicación $\varphi_t: D \rightarrow D$ definida por $\varphi_t(x_0) = \varphi(t, x_0)$, es llamada el flujo de la ecuación diferencial (1.3) o el flujo definido por la ecuación diferencial (1.3); φ_t también es referido como el flujo del campo vectorial $f(x)$.*

El flujo generado por la ecuación diferencial (1.3), tiene las siguientes propiedades:

- (i) $\varphi_0(x) = x$.
- (ii) $\varphi_t(\varphi_s(x)) = \varphi_{s+t}(x)$.
- (iii) $\varphi_{-t}(\varphi_t(x)) = \varphi_t(\varphi_{-t}(x))$ para todo $t \in \mathbb{R}$.

Definición 1.4. *Diremos que el punto $x_0 \in \mathbb{R}^n$ es un punto de equilibrio (o punto fijo) del sistema (1.3) si*

$$f(x_0) = 0. \tag{1.5}$$

Un punto de equilibrio x_0 es llamado un punto de equilibrio hiperbólico del sistema (1.3) si ninguno de los autovalores de la matriz jacobiana $Df(x_0)$ tiene parte real nula.

Podemos caracterizar el comportamiento de las soluciones del sistema (1.3), cerca de los puntos de equilibrio, linealizando la ecuación (1.3) en x_0 , es decir, analizando la ecuación

$$x' = Ax, x \in \mathbb{R}^n \tag{1.6}$$

donde $A = Df(x_0)$ es la matriz jacobiana de la función $f(x)$.

Definición 1.5. Diremos que un conjunto $A \subset \mathbb{R}^n$, tiene la propiedad de ser positivamente invariante bajo el flujo de la ecuación (1.3), si $\varphi(t, x_0) \in A$, para todo $x_0 \in A$ y todo $t \geq 0$. Es decir; $\varphi(t, A) \subset A$. Similarmente diremos que $A \subset \mathbb{R}^n$ es negativamente invariante bajo el flujo de la ecuación (1.3), si $\varphi(t, x_0) \in A$ para todo $x_0 \in A$ y todo $t \leq 0$. Es decir; $\varphi(t, A) \subset A$, para todo $t \leq 0$. Finalmente, diremos que $A \subset \mathbb{R}^n$ es invariante bajo el flujo de la ecuación (1.3) si $\varphi(t, A) \subset A$, para todo $x_0 \in A$ y todo $t \in I(x_0)$. Es decir; $\varphi(t, A) \subset A$, para todo $t \in I(x_0)$.

Definición 1.6. Un punto $p \in \mathbb{R}^n$, se dice que es un punto ω -límite de la solución $\varphi_t(x_0)$ si existe una sucesión $\{t_n\} \subset \mathbb{R}^n$ con la propiedad que $\lim_{n \rightarrow \infty} t_n = \infty$ y tal que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi_{t_n} = p.$$

Denotaremos por $\omega(x_0)$ al conjunto de todos los puntos ω -límites de la solución $\varphi_t(x_0)$. Es decir,

$$\omega(x_0) = \{p \in \mathbb{R}^n \mid \exists t_n \subset \mathbb{R}, t_n \rightarrow \infty, \varphi_{t_n}(x_0) \rightarrow p\}.$$

Definición 1.7. Una variedad diferencial de dimensión n , M (o una variedad de clase C^k), es un espacio métrico conexo con un cubrimiento abierto $\{U_\alpha\}$, es decir, $M = \bigcup U_\alpha$, tal que

1. Para todo α , U_α es homeomorfo a la bola unitaria abierta en \mathbb{R}^n , $B = \{x \in \mathbb{R}^n \mid |x| < 1\}$, es decir, para todo α existe un homeomorfismo de U_α en B , $h_\alpha : U_\alpha \rightarrow B$, y
2. Si $U_\alpha \cap U_\beta = \emptyset$ y $h_\alpha : U_\alpha \rightarrow B$, $h_\beta : U_\beta \rightarrow B$ son homeomorfismos, entonces $h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$ y $h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$ son subconjuntos de \mathbb{R}^n y la aplicación

$$h = h_\alpha \circ h_\beta^{-1} : h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta) \rightarrow h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$$

es diferenciable (o de clase C^k) y para $x \in h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$, el determinante Jacobiano $\det Dh(x) \neq 0$. La variedad M se dice analítica si la aplicación $h_\alpha \circ h_\beta^{-1}$ es analítica.

Definición 1.8. Sea U una vecindad de un punto de equilibrio \bar{x} . Entonces la variedad estable local E^s , y la variedad inestable local E^u son definidas, respectivamente, por los siguientes subconjuntos de U

$$E^s = W^s(\bar{x}) \equiv \{x_0 \in U : \varphi(t, x_0) \in U \text{ para } t \geq 0 \text{ y } \varphi(t, x_0) \rightarrow \bar{x}, t \rightarrow \infty\},$$

$$E^u = W^u(\bar{x}) \equiv \{x_0 \in U : \varphi(t, x_0) \in U \text{ para } t \leq 0 \text{ y } \varphi(t, x_0) \rightarrow \bar{x}, t \rightarrow -\infty\}.$$

Definición 1.9. Sea φ_t el flujo del sistema no lineal (1.1). Las variedades globales estable e inestable de (1.1) en $x = 0$ son definidas respectivamente por

$$W^s(0) = \bigcup_{t \leq 0} \varphi_t(S)$$

y

$$W^u(0) = \bigcup_{t \geq 0} \varphi_t(U).$$

$W^s(0)$ y $W^u(0)$ son referidas también como las variedades estable e inestable globales del origen.

Las variedades estables e inestables globales $W^s(0)$ y $W^u(0)$ son únicas e invariantes con respecto al flujo φ_t . Además, $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi_t(x) = 0$ para todo $x \in W^s(0)$ y $\lim_{t \rightarrow -\infty} \varphi_t(x) = 0$ para todo $x \in W^u(0)$.

1.5 Teorema de estabilidad para sistemas lineales.

Teorema 1.2. Considere el sistema lineal

$$x' = Ax. \tag{1.7}$$

(a) Toda solución $x(t)$ es asintóticamente estable si todos los valores de la ecuación característica de A tienen parte real negativa.

(b) Toda solución $x(t)$ de (1.7) es inestable si al menos un valor de la ecuación característica de A tienen parte real positiva.

(c) Suponga que $n-l$ valores de la ecuación característica de A tienen parte real ≤ 0 y l tiene parte real 0; es decir, $\lambda_1 = i\sigma_1, \dots, \lambda_l = i\sigma_l$. Suponga además que $\lambda_j = i\sigma_j$,

tiene multiplicidad k_j . Eso significa que el polinomio característico de A se puede factorizar como

$$p(\lambda) = (\lambda - i\sigma_1)^{k_1} \dots (\lambda - i\sigma_l)^{k_l} q(\lambda)$$

donde todas las raíces de $q(\lambda)$ tienen parte real negativa. Entonces toda solución $x(t)$ de (1.7) es estable si A tiene k_j vectores característicos, linealmente independientes para cada valor característico $\lambda_j = i\sigma_j$. De otro modo, todas las soluciones son inestables.

Demostración. . Ver [2]

1.6 Criterio de estabilidad de Routh-Hurwitz.

Definición 1.10. Se dice que

$$P_n(z) = z^n + a_1 z^{n-1} + \dots + a_{n-1} z + a_n, \quad (1.8)$$

con $a_i \in \mathbb{R}$, es un polinomio de Hurwitz si todas sus raíces tienen parte real negativa. Las demostraciones de los siguientes resultados se pueden obtener en [14].

Lema 1.2. Si $P_n(z)$ es un polinomio de Hurwitz, entonces $a_i > 0$, $\forall i = 1, \dots, n$.

Corolario 1.1. En el caso de $n \leq 2$ la condición anterior es suficiente; es decir, todo polinomio de segundo grado es de Hurwitz si y sólo si $a_i > 0$, $i = 1, 2$.

Denote por H_n al conjunto de todos los polinomios de Hurwitz de grado n .

Definición 1.11. Se dice que $S(z)$ es un polinomio asociado a $P_n(z)$ si existe $\alpha > 0$ tal que $S(z) = (1 + \alpha z)P_n(z) + P_n(-z)$.

Lema 1.3. Sea $P_n(z) \in H_n$, entonces su asociado $S(z) \in H_{n+1}$.

Lema 1.4. Sea $S(z) \in H_{n+1}$, entonces existe $\alpha > 0$ y $P_n(z) \in H_n$ tal que S es el asociado de P_n .

Considere el polinomio $P_n(z)$ y suponga que los $a_i > 0, \forall i = 1 \dots, n$. Forme la matriz

$$\begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 & \cdot & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 & \cdot & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_n \end{pmatrix}$$

y sean

$$\Delta_1 = a_1, \quad \Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix}, \dots, \Delta_n = a_n \Delta_{n-1}$$

los sucesivos menores principales de la matriz.

Teorema 1.3. (*Criterio de Routh-Hurwitz*) Las raíces de $P_n(z)$ poseen parte real negativa si y sólo si $\Delta_i > 0, i = \dots, n$.

1.7 El Teorema de Poincaré-Bendixson

En esta sección abordaremos el estudio de algunos resultados, los cuales son únicamente válidos para sistemas de ecuaciones diferenciales en \mathbb{R}^2 . Estos resultados permiten obtener información parcial y global acerca de las órbitas de los sistemas mencionados en una gran cantidad de casos.

Sean $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^2, g : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^2, D \subset \mathbb{R}^2$, dos funciones continuas y globalmente lipschizianas en Ω y consideremos el sistema bidimensional

$$\begin{aligned} x' &= f(x, y) \\ y' &= g(x, y) \end{aligned} \tag{1.9}$$

$(x, y) \in \Omega$.

Antes de presentar el Teorema de Poincaré-Bendixson introduciremos las siguientes definiciones.

Definición 1.12. Una solución $\phi(t)$ de (1.9) es periódica si existe $\omega > 0$ tal que $\phi(t + \omega) = \phi(t)$, para todo t .

Definición 1.13. Una solución es llamada no trivial si no es un equilibrio.

A continuación presentamos el Teorema de Poincare-Bendixson. La demostración de este teorema se puede ver en ([4],[20]).

Teorema 1.4. (Poincaré-Bendixson) Supongamos que M es un conjunto compacto y positivamente invariante con respecto al sistema (1.9). Si $y \in M$ es tal que $\omega(y)$ no contiene puntos de equilibrio, entonces:

(i) $O^+(y) = \omega(y)$ es una órbita cerrada ($O^+(y)$ la semi órbita positiva a través de y)
ó

(ii) $\omega(y)$ es una órbita cerrada o un ciclo límite.

En ambos casos el conjunto ω -límite es una órbita cerrada (o periódica).

1.8 Criterios negativos

En esta sección estudiaremos dos criterios cuyas demostraciones se pueden obtener en [4], los cuales son únicamente válidos para sistemas de ecuaciones diferenciales autónomos en \mathbb{R}^2 . Estos nos permiten descartar (o negar) la existencia de órbitas o soluciones periódicas.

Teorema 1.5. (Criterio Negativo de Bendixson) Sean $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ dos funciones diferenciables y consideremos el sistema de ecuaciones diferenciales (1.9). Sea D un subconjunto abierto de \mathbb{R}^2 , simplemente conexo si la expresión

$$\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$$

no es idénticamente cero y no cambia de signo en D , entonces el sistema dado no puede tener una órbita cerrada completamente contenida en D .

Observación 1.2. *Recuerde que $D \subset \mathbb{R}^2$ es simplemente conexo si para toda curva simple cerrada contenida en D el recinto encerrado por dicha curva también está contenido en D .*

1.9 Ecuaciones Diferenciales con Retardo

La mayoría de los modelos biológicos que estudian el crecimiento de una población N cualquiera, en un tiempo t , han sido estudiados mediante la suposición de que la razón o tasa de crecimiento con la cual crece dicha población depende sólo de la cantidad o magnitud de la densidad de población, $N(t)$, en ese mismo instante de tiempo. Muchos o casi todos los modelos en Biología de poblaciones se sintetizan por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de la forma

$$N'_i = N_i f_i, \quad i = 1, \dots, n, n \geq 1$$

donde, N_i representa la densidad de la especie i y se supone de gran magnitud.

$$N'_i = \frac{dN_i}{dt}.$$

Este tipo de ecuación describe un crecimiento instantáneo, en el cual f_i es la parte esencial de modelo y describe su dinámica. Así por ejemplo si f_i es una constante para cada i se obtiene un crecimiento Malthusiano o exponencial cuando $f_i > 0$ o bien un decaimiento si $f_i < 0$. Esta situación no es interesante desde el punto de vista matemático y lógicamente no es real. Una situación mas real se obtiene cuando las f_i se consideran funciones de las cantidades N_1, \dots, N_n . En tal caso, surge un sistema de ecuaciones diferenciales del tipo autónomo (independiente del tiempo t), es decir

$$N'_i = N_i f_i(N_1, N_2, \dots, N_n).$$

Al modelar un sistema biológico, por los sistemas descritos anteriormente, por lo general se ignoran factores que introducen complicaciones, como por ejemplo, la

estructura de las edades, distribución espacial, difusión, canibalismo, el tiempo que tarda el individuo en alcanzar su madurez, el tiempo de gestación. Algunas de las complicaciones mencionadas antes quedan reflejadas en el sistema si se introduce retardo.

1.10 Tipos de retardo

Considere una ecuación de la forma

$$N' = Nf(N, Z). \quad (1.10)$$

i) Tomando $Z = N$ se obtiene una ecuación instantánea

$$N' = Nf(N, N) = N\tilde{f}(N) \quad (1.11)$$

en la cual la razón de cambio depende sólo del valor actual o instantáneo N .

Para obtener una solución particular de (1.11) para $t > 0$ sólo se requiere especificar el valor inicial $N(0)$. En el caso que $N \in \mathbb{R}^n$, $N(0)$ determina una base para \mathbb{R}^n y esto da al problema (1.11) un problema finito dimensional.

ii) Tomando $Z = N(t - \tau)$ se introduce un retardo discreto y la ecuación

$$N'(t) = N(t)f(N(t), N(t - \tau)) \quad (1.12)$$

recibe el nombre de Ecuación Diferencial con Retardo Discreto.

Para especificar una solución particular de la ecuación (1.12), $t > 0$, se requiere especificar el valor $N(t)$ sobre todo el intervalo $[-\tau, 0]$. El espacio de las funciones iniciales puede por ejemplo tomarse como $C[-\tau, 0]$ que tiene dimensión infinita. Razón por la cual, el problema (1.12) involucra un problema infinito-dimensional.

iii) Por otro lado, si

$$Z = \int_{-\infty}^t N(\tau)G(t - \tau)d\tau$$

se introduce un Retardo Distribuido y la ecuación (1.10) se transforma en una ecuación integro-diferencial

$$N' = Nf\left(N, \int_{-\infty}^t N(\tau)G(t - \tau)d\tau\right) \quad (1.13)$$

para obtener una solución particular de (1.13) para $t > 0$ se requiere especificar una función inicial $N(t)$ sobre todo el intervalo $(-\infty, t]$, y por tanto, nuevamente estamos frente a un problema de carácter infinito dimensional.

La diferencia sustancial entre las ecuaciones (1.12) y (1.13) es que: mientras la dinámica en (1.12) influenciada en el instante t por la densidad de N en el instante $t - \tau$, en la ecuación (1.13) la dinámica en el instante t está influenciada por todos los instantes anteriores a t a través de un promedio ponderado por la función $G(S)$.

La función $G(S)$ se llama núcleo de retardo o función de memoria. Para realizar el análisis de estos sistemas es conveniente, en muchas ocasiones, el uso de las llamadas Funciones de Memoria normalizadas la cual satisfacen la siguiente condición

$$\int_{-\infty}^t G(t - \tau) d\tau = \int_{-\infty}^t G(u) du = 1.$$

Las funciones de memoria que más frecuentemente se emplean en la definición de un retardo distribuido son:

Memoria que decae en el pasado

En este caso se trata de una función dada por la expresión:

$$G(s) = ae^{-as}, a > 0$$

y recibe el nombre de Núcleo de Retardo Débil. Este núcleo se ha utilizado en muchos estudios relacionados con la modelación de sistemas biológicos, su implementación claramente implica que la influencia del pasado decae exponencialmente. Al número $\frac{1}{a}$ se le suele interpretar como la medida de la influencia en el pasado.

Ahora bien, si se “regresa” al pasado una cantidad τ de unidades de tiempo y se evalúa la función $G(s)$ en ese preciso instante se tiene

$$G(t - \tau) = ae^{-a(t-\tau)}, a > 0$$

y su gráfica para $\tau \leq t$ es la siguiente

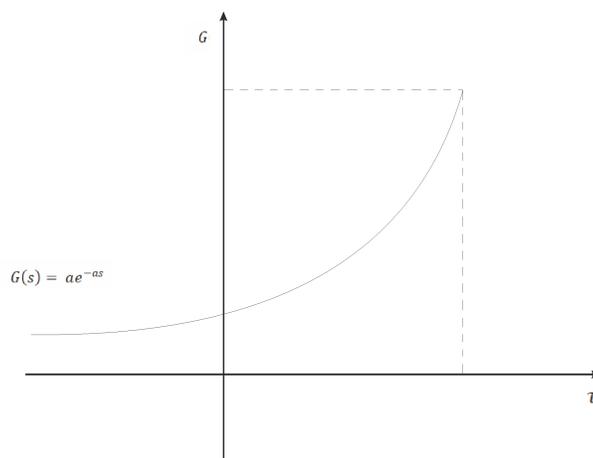


Figura 1.1: Función de Retardo con Decaimiento Exponencial.

Memoria con joroba

Esta función viene dada por

$$G(s) = a^2 s e^{-as} \quad a > 0,$$

en este caso, el momento más importante en el pasado es $\mu = \frac{1}{a}$ unidades antes del tiempo presente, t (la función de peso tiene un salto en $\tau = t - \frac{1}{a}$, y decae de manera exponencial a medida que va más atrás en el tiempo). Su gráfica para $s = t - \tau$ y $\tau \leq t$ es

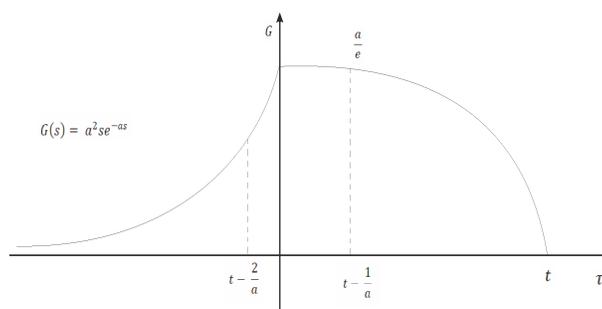


Figura 1.2: Función de Retardo con Joroba.

En presencia de una función de memoria normalizada, si $N = N_0$ satisface

$$f(N_0) = f(N_0, N_0),$$

es decir, N_0 es un punto de equilibrio tanto de la ecuación instantánea (1.20) como de la ecuación con retardo discreto (1.21), permanecerá como equilibrio para la ecuación con retardo distribuido (1.22), pues

$$f\left(N_0, \int_{-\infty}^t N_0(\tau)G(t-\tau)d\tau\right) = f\left(N_0, N_0 \int_{-\infty}^t N_0(\tau)G(t-\tau)d\tau\right) = f(N_0, N_0).$$

Resulta de interés el hecho de que en cualquiera de los tres casos, para que puedan tener interés desde el punto de vista biológico, la ecuación debe garantizar soluciones positivas para condiciones iniciales positivas.

Dado el sistema instantáneo,

$$N'_i = N_i f_i(N_1, \dots, N_i, \dots, N_n)$$

Si $N_i(0) > 0$ entonces la solución que en algún instante de tiempo t^* satisfaga con $N_i(t^*) = 0$, $i = 1, \dots, n$ debe satisfacer que $N_i(t) \equiv 0$ para todo t , pues $N_i = 0$ es solución para cada i . La solución se obtiene de la unicidad de las soluciones.

En el caso de un retardo, bien sea discreto o distribuido, la positividad de las soluciones se establecen mediante el siguiente teorema:

Teorema 1.6. *Si $N_i(t)$ es solución de la ecuación con retardo*

$$N'_i = N_i f_i(N_1, \dots, \bar{N}_i, N_n)$$

en el intervalo $[t_0, t_0 + \delta)$, $0 < \delta \leq +\infty$ con la condición inicial $N_i^0 > 0$ para $t \leq t_0$, $i = 1, \dots, n$ entonces $N_i(t)$ es una solución positiva en el intervalo $[t_0, t_0 + \delta)$.

Demostración. *Sea $f_i^*(t) = f_i(N_1(t), \dots, \bar{N}_i(t), \dots, N_n(t))$, con $t \in (-\infty, t_0 + \delta)$ y considere la ecuación diferencial dada con valor inicial*

$$\begin{aligned} N_i^{*'} &= N_i^* f_i^*(t) \\ N_i^*(t_0) &= N_i(t_0). \end{aligned}$$

Se tiene que $N_i^ = N_i(t)$ satisface esta ecuación. Por otra parte*

$$\frac{N_i^*}{N_i^*} = f_i^*(t)$$

$$\ln \left(\frac{N_i^*(t)}{N_i^*(t_0)} \right) = \int_{t_0}^t f_i^*(\tau) d\tau$$

de aquí que, $N_i^*(t) = N_i^*(t_0) e^{\int_{t_0}^t f_i^*(\tau) d\tau} > 0$.

CAPÍTULO 2

TEORÍA DEL QUIMIOSTATO

El Quimiostato consiste de tres vasos conectados como se muestra en el esquema de la figura (2.1). Una botella llamada alimentaria que contiene todos los nutrientes necesarios para el crecimiento de un microorganismo en exceso, excepto uno, el cual es dado a conocer como nutriente límite. El segundo vaso es llamado vaso de cultivo, y es aquí donde la acción tiene lugar, el tercer vaso es el vaso de desperdicio o vaso colector, en este vaso es donde se recogen los productos del vaso de cultivo. Este contendrá nutrientes, organismos, y quizás productos de estos organismos. Nótese que las medidas pueden ser realizadas sobre la materia del vaso colector sin perturbar la acción en el vaso de cultivo. Como algún nutriente siempre va a estar alimentado de forma restringida, el estudio estará centrado en el nutriente limitante, llamado de ahora en adelante simplemente el nutriente, y se ignoran los otros que están presentes en cantidades sobrantes.

El contenido de la botella es bombeado a una razón constante dentro del vaso de cultivo; el contenido de éste es a su vez bombeado a la misma razón constante al vaso colector.

Denotemos por V el volumen del vaso de cultivo (V tiene unidades de l^3 , donde l es una medida de longitud), y denotemos por F el promedio de flujo volumétrico (F es dado en unidades de l^3/t , donde t es el tiempo). La concentración del nutriente de entrada, denotado por $S^{(0)}$ se mantiene constante, y tiene unidades de masa/ l^3 .

El vaso de cultivo se carga con una variedad de microorganismos, de modo que contiene una mezcla de nutrientes y organismos. El contenido del vaso de cultivo se considera bien agitado, es decir, la mezcla es homogénea y todos los demás parámetros significativos (como por ejemplo la temperatura) que afectan el crecimiento se consideran constantes. Como la salida es continua, el quimiostato es a menudo referido como un cultivo “continuo” en contraste al que se produce por

hornadas.

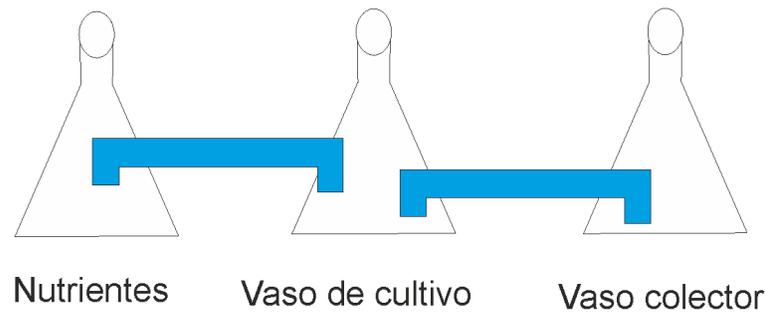


Figura 2.1: Esquema del quimiostato simple.

Para explicar la obtención de las ecuaciones diferenciales ordinarias que se desprenden de este modelo, empezamos considerando el desarrollo de un sólo organismo en el quimióstato. La razón de cambio del nutriente y del organismo pueden ser expresada como:

tasa de cambio del nutriente=tasa de ingreso-tasa de desperdicio - tasa de consumo,
 razón de cambio del organismo=tasa de crecimiento-tasa de desperdicio.

Denotemos por $S(t)$ la concentración de nutriente en el vaso de cultivo en el tiempo t , $VS(t)$ será la cantidad de nutriente en el vaso el tiempo t . La tasa de cambio es la diferencia entre la cantidad de nutriente que ha sido bombeado dentro del vaso por unidad de tiempo y la cantidad de nutriente que sale del vaso por unidad de tiempo. Si no hubo ningún microorganismo y en consecuencia ningún consumo, entonces la ecuación para el nutriente sería

$$(VS)'(t) = S^{(0)}F - S(t)F$$

Es de observar que las unidades de cada lado son expresadas en términos masa/tiempo. Como V es constante, la cantidad en el lado izquierdo se puede escribir como $VS'(t)$ y ambos lados lo podemos dividir por V . La cantidad F/V llamada la tasa de dilución (o desperdicios), es denotada por D y tiene unidades de tiempo recíproco $1/t$. Entonces la ecuación se transforma en:

$$S'(t) = S^{(0)}D - S(t)D.$$

La formulación del término consumo, basada en evidencias experimentales, se remonta a lo hecho por Monod J. (1942) y (1950). El término es proporcional a

$$\frac{mSP}{a + S},$$

donde P es la concentración del organismo (en unidades de masa/ l^3), " m " es la tasa máxima de crecimiento (en unidades $1/t$), y a es la constante de Michaelis Menten (o constante de saturación media) con unidades de concentración, es decir a es el valor de S para el cual la respuesta funcional alcanza la mitad de su máximo. De esta forma la ecuación diferencial para S toma la forma

$$S(t)' = (S^{(0)} - S(t))D - \frac{mS(t)}{a + S(t)} \frac{P(t)}{\gamma}, \quad (2.1)$$

mientras que la ecuación correspondiente a los microorganismos, asumiendo que el crecimiento es proporcional al consumo, es

$$P(t)' = P(t) \left(\frac{mS(t)}{a + S(t)} - D \right) \quad (2.2)$$

donde γ es una constante de "productividad" que refleja la conversión del nutriente en nuevos organismos. La constante γ se puede determinar (en cultivos por hornadas) por medio del cociente

$$\frac{\text{masa del organismo formado}}{\text{masa del sustrato}},$$

de aquí que γ no tiene dimensiones.

Las condiciones iniciales son $S(0) \geq 0$ y $P(0) \geq 0$. Se puede observar que el número de parámetros en el sistema es excesivo, por tanto conviene realizar algunos cambios de escala.

Primero que nada, note que $S^{(0)}$ y D (la concentración entrante y la tasa de desperdicio) están bajo el control de los experimentos. El término $S^{(0)}$ tiene unidades de concentración y D tiene unidades de tiempo recíproco. las ecuaciones (2.1) y (2.2) pueden ser escrita como:

$$\begin{aligned}\frac{S'(t)}{S^{(0)}} &= \left(1 - \frac{S(t)}{S^{(0)}}\right) D - \frac{mS(t)/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S(t)/S^{(0)}} \frac{P(t)}{S^{(0)}\gamma}; \\ \frac{P'(t)}{S^{(0)}\gamma} &= \frac{P(t)}{S^{(0)}\gamma} \left(\frac{mS(t)/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S(t)/S^{(0)} - D} \right).\end{aligned}$$

Midiendo S, a y P/γ en unidades de $S^{(0)}$ y el tiempo en unidades de D^{-1} y haciendo el siguiente cambio de variables

$$\begin{aligned}\bar{S} &= \frac{S}{S^{(0)}}, & \bar{P} &= \frac{P}{\gamma S^{(0)}} \\ \bar{a} &= \frac{a}{S^{(0)}}, & \bar{m} &= \frac{m}{D}, & \bar{t} &= Dt,\end{aligned}$$

además sustituyendo en las ecuaciones previas y eliminando las barras sobre las variables y parámetros, uno obtiene las siguientes ecuaciones diferenciales sin dimensiones

$$\begin{aligned}S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{mS(t)P(t)}{a + S(t)}, & (2.3) \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{mS(t)}{a + S(t)} - 1 \right), \\ S(0) &\geq 0, P(0) > 0.\end{aligned}$$

El siguiente lema muestra que el modelo desde el punto biológico es bien planteado.

Lema 2.1. *El cuadrante positivo, \mathbb{R}_+^2 , es positivamente invariante con respecto a las soluciones del sistema (2.3); es decir, toda solución con condiciones iniciales en \mathbb{R}_+^2 , permanecen en \mathbb{R}_+^2 .*

Demostración. *Si $S(\xi) = 0$, para algún $\xi \geq 0$, de la primera ecuación del sistema (2.3), se obtiene*

$$S'(\xi) = 1 - S(\xi) - \frac{mS(\xi)P(\xi)}{a + S(\xi)} > 0,$$

por lo que $S(t) > 0$, para todo $t > 0$, mientras exista la solución.

Ahora veamos que $P(t) > 0$. Para $P(t) \neq 0$, de la segunda ecuación del sistema (2.3), se obtiene

$$\frac{P'(t)}{P(t)} = \frac{mS(t)}{a + S(t)} - 1,$$

de donde

$$P(t) = P(0) \exp\left(\int_0^t \left[\frac{m_1 S(\tau)}{a_1 + S(\tau)} - 1\right] d\tau\right).$$

como $P(0) > 0$, entonces $P(t) > 0$, para todo $t > 0$, mientras exista la solución.

Lema 2.2. *Todas las soluciones del sistema (2.3) son acotadas para $t > 0$.*

Demostración. *Consideremos la función definida por*

$$R(t) = S(t) + P(t).$$

Derivando esta ecuación, la igualdad anterior se puede escribir como

$$R'(t) = S'(t) + P'(t).$$

Ahora tomando en cuenta las ecuaciones del sistema (2.3), obtenemos

$$R'(t) + R(t) = 1.$$

Esta es una ecuación diferencial lineal, con condición inicial

$$R(0) = S(0) + P(0),$$

su solución viene dada por

$$R(t) = 1 + (R(0) - 1) e^{-t} = 1 + \psi(t)$$

donde $\psi(t)$ es una función continua y además $\psi \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$.

De lo cual podemos concluir que $R(t) \rightarrow 1$ cuando $t \rightarrow \infty$, es decir para cualquier $\epsilon > 0$ existe un $T(\epsilon) > 0$ tal que $|R(t) - 1| < \epsilon$, para todo $t > T(\epsilon)$.

Ahora , tomando $M_0 = \text{máx}\{R(0), R(T(\epsilon))\}$, para $0 \leq t \leq T(\epsilon)$ y como $0 < R(t) - 1 < \epsilon$, para $t > T(\epsilon)$, tomemos $M = \text{máx}\{M_0, \epsilon + 1\}$ de donde resulta que

$$R(t) \leq M, \forall t \geq 0$$

lo cual demuestra el lema.

Lema 2.3. *El conjunto ω -límite de cualquier solución del problema (2.3) está contenido en el conjunto*

$$\Sigma = \{(S, P)/S + P = 1, S \geq 0, P \geq 0\}. \quad (2.4)$$

Demostración. *Es suficiente probar que Σ es invariante con respecto a las soluciones del sistema. Sea $(S^*(0), P^*(0)) \in \Sigma$, entonces*

$$S^*(0) + P^*(0) = 1.$$

Tomando este punto como condición inicial para la solución del sistema (2.3) tendremos la solución

$$(S^*(t), P^*(t)).$$

Ahora si definimos la función,

$$M(t) = S(t) + P(t), \text{ con } t \geq 0$$

por el lema anterior tenemos que $M'(t) + M(t) = 1$, por lo tanto

$$M(t) = 1 + (W(0) - 1) e^{-t} = 1 + \psi(t),$$

y así $M(t) \rightarrow 1$ cuando $t \rightarrow \infty$, por lo tanto

$$(S^*(t), P^*(t)) \in \Sigma, \text{ para todo } t \geq 0$$

lo que significa que la solución que se inicia en Σ permanece en Σ , es decir Σ es invariante.

Lema 2.4. *Si $m \leq 1$ ó $\mu = \frac{a}{m-1} \geq 1$, entonces la especie P se extingue, es decir $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0$.*

Demostración. Consideremos la expresión del lema anterior

$$S(t) + P(t) = 1$$

entonces

$$S(t) = 1 - P(t) < 1$$

luego como $f(S) = \frac{mS}{a+S}$ es una función creciente

$$P(t)' < P \left(\frac{m}{a+1} - 1 \right),$$

y como $m \leq 1$, se tiene que

$$\frac{m}{a+1} - 1 < 0,$$

de donde se deduce que $P'(t) < 0$, lo cual implica que la función $P(t)$ es decreciente y como $P(t)$ es positiva para todo t , se concluye que $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0$. Supongamos ahora que $\mu = \frac{a}{m-1} \geq 1$. Entonces, $a \geq m-1$ y así $m - (a+1) \leq 0$, por lo tanto $\frac{m}{a+1} - 1 \leq 0$, de donde se obtiene el mismo resultado que el caso anterior. \square

A continuación se presentan dos simulaciones que muestran que la especie P se extingue.

Ejemplo 2.1. Simulación gráfica hecha para los valores de los parámetros: $m = 0.25$, $a = 5, 7, 9, 11$.

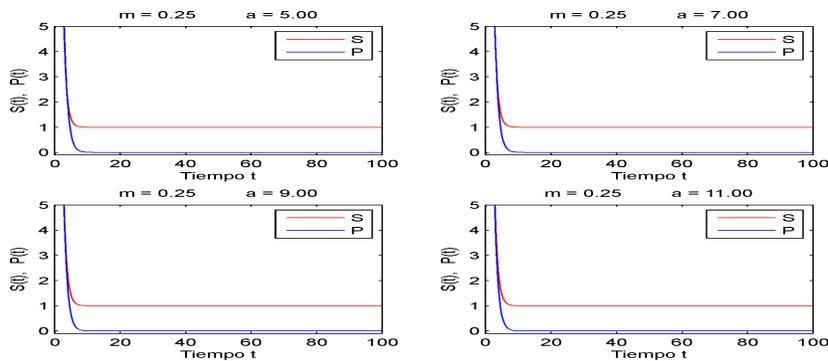


Figura 2.2: Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y parámetros: $m = 0.25$ y $a = 5, 7, 9, 11$.

Ejemplo 2.2. Simulación gráfica hecha para los valores de los parámetros: $m = 5$, $a = 5, 7, 9, 11$.

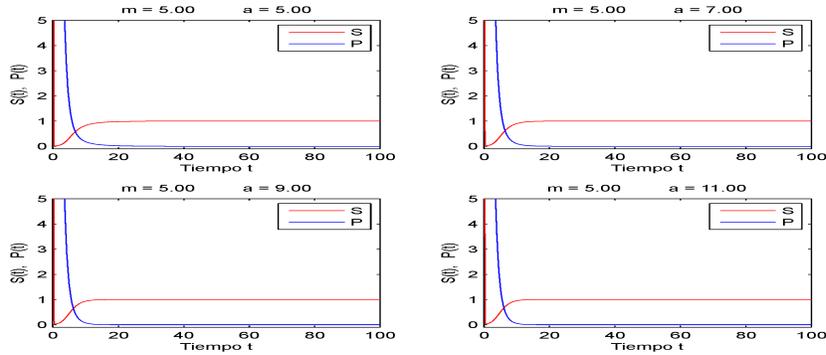


Figura 2.3: Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y parámetros: $m = 5$ y $a = 5, 7, 9, 11$.

2.1 Puntos de equilibrio.

Los puntos de equilibrio del sistema (2.3) se obtienen haciendo el lado derecho de (2.3) igual a cero, es decir;

$$1 - S(t) - \frac{mS(t)P(t)}{a + S(t)} = 0 \quad (2.5)$$

$$P(t) \left[\frac{mS(t)}{a + S(t)} - 1 \right] = 0.$$

Supongamos que $P = 0$ y $S \neq 0$ de la primera ecuación de (2.5) se tiene que $S = 1$, por lo que $E_0 = (1, 0)$ es un punto de equilibrio.

Supongamos que $S \neq 0$ $P \neq 0$, entonces de la segunda ecuación de (2.5) se tiene que

$$\frac{mS}{a + S} - 1 = 0,$$

esto implica que

$$S^* = \frac{a}{m - 1}$$

luego sustituyendo este valor en la primera ecuación de (2.5) se tiene que

$$1 - \frac{a}{m - 1} - \frac{m\left(\frac{a}{m-1}\right)P^*}{a + \left(\frac{a}{m-1}\right)} = 0$$

de lo cual se deduce que $P^* = 1 - \frac{a}{m-1}$.

Por lo que $E^* = (S^*, 1 - S^*) = (\mu, 1 - \mu)$ es un punto de equilibrio, donde $\mu = \frac{a}{m-1}$.

En la siguiente figura se muestra la localización de los puntos de equilibrio E_0 y E^*

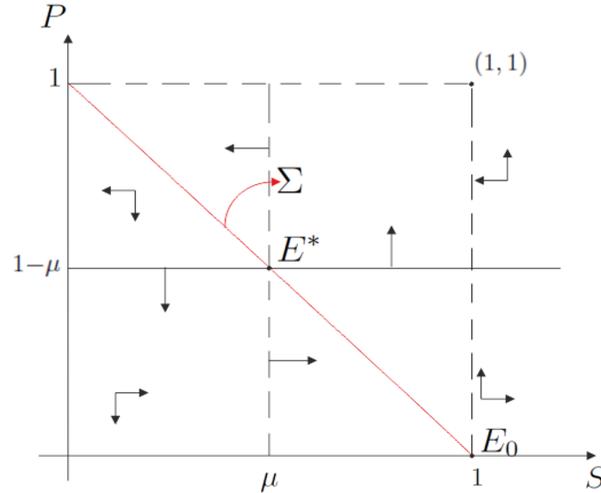


Figura 2.4: Localización de los puntos de equilibrio E_0 y E^* .

Observación 2.1. *El punto de equilibrio E^* existe si $m > 1$.*

2.2 Estabilidad de los puntos de equilibrio E_0 y E^*

Para el análisis de la estabilidad local de los puntos de equilibrio del sistema (2.4), consideramos la matriz jacobiana correspondiente a cada punto de equilibrio.

La matriz jacobiana del sistema (2.4) está dada por

$$\hat{J} = \begin{pmatrix} -1 - \frac{maP}{(a+S)^2} & \frac{-mS}{a+s} \\ \frac{maP}{(a+S)^2} & \frac{mS}{a+S} - 1 \end{pmatrix}$$

Lema 2.5. *El punto $E_0(1, 0)$ es un punto silla, si $m > a + 1$.*

Demostración. *Al ser evaluada la matriz \hat{J} en las coordenadas del punto de equilibrio E_0 , ésta toma la forma*

$$\hat{J}(E_0) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{m}{a+1} \\ 0 & \frac{m-a-1}{a+1} \end{pmatrix}$$

Los autovalores son los elementos de la diagonal principal, es decir, -1 y $\frac{m-a-1}{a+1}$.

Así tenemos que hay un autovalor negativo y uno positivo ya que $m > a + 1$, de modo que E_0 es un punto silla, y por lo tanto inestable. Note que para $m < a + 1$, $E_0 = (1, 0)$ es localmente asintóticamente estable.

Lema 2.6. Si $m > 1$ y $0 < \mu = \frac{a}{m-1} < 1$ entonces el punto E^* es localmente asintóticamente estable.

Demostración. Sustituyendo E^* en la matriz jacobiana tenemos

$$\widehat{J}(E^*) = \begin{pmatrix} -1 - \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2} & \frac{-m\mu}{a+\mu} \\ \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2} & \frac{m\mu}{a+\mu} - 1 \end{pmatrix}$$

pero $\frac{m\mu}{a+\mu} = 1$; así se tiene que

$$\widehat{J}(E^*) = \begin{pmatrix} -1 - \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2} & -1 \\ \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

cuyo polinomio característico es $P(\lambda) = \lambda^2 + \left(1 + \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2}\right)\lambda + \frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2}$.

Las raíces están dadas por $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = -\frac{ma(1-\mu)}{(a+\mu)^2}$, se tiene que hay dos autovalores negativos por lo tanto E_* es localmente asintóticamente estable. \square

Ejemplo 2.3. En la siguiente figura se muestra que el punto de coordenadas positivas del sistema (2.3), E^* es localmente asintóticamente estable para los valores de los parametros: $m = 10$, $a = 3$ y condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$.

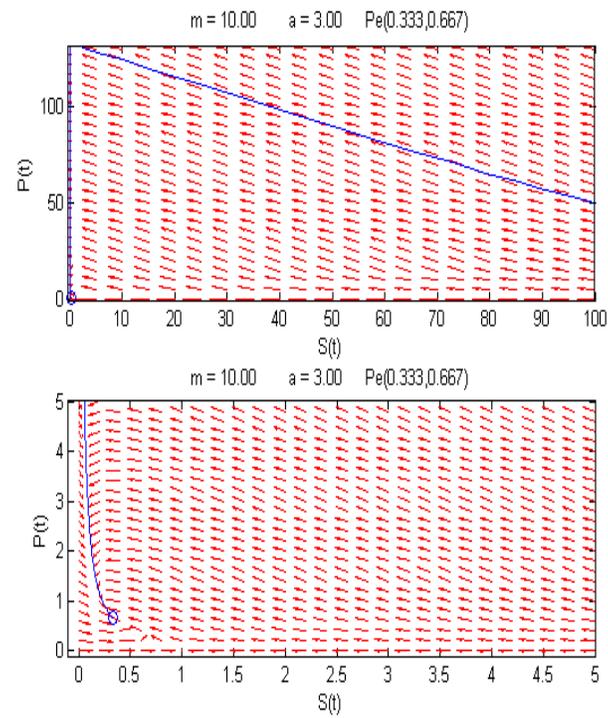


Figura 2.5: Simulación con condiciones iniciales $S(0) = 100$ y $P(0) = 50$ y valores de los parámetros $m = 10$ y $a = 3$.

CAPÍTULO 3
MODELO DE CADENA ALIMENTARIA EN EL QUIMIOSTATO
CON RESPUESTA FUNCIONAL TIPO HOLLING II Y RETARDO
DISTRIBUIDO

En este capítulo tomando como punto de partida el modelo estudiado por Y. Kuang en [13] se y siguiendo las ideas de Wolkowicz. G, Xia. H y Ruan. S en [24], proponemos la utilización de un retardo distribuido para mejorar la modelación de una cadena alimentaria que se desarrolla en el quimiostato.

3.1 Descripción del modelo.

El modelo de cadena alimentaria a considerar en su presentación original tiene la forma

$$\begin{aligned}
 S'(t) &= (S^0 - S(t))D - \frac{m_1 S(t)P(t)}{\gamma_1(a_1 + S(t))} \\
 P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - \bar{D}_1 - \frac{m_2 Q(t)}{\gamma_2(a_2 + P(t))} \right) \\
 Q'(t) &= P(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - \bar{D}_2 \right),
 \end{aligned} \tag{3.1}$$

donde $S(0) = S_0 \geq 0$, $P(0) = P_0 \geq 0$, $Q(0) = Q_0$, $t \geq 0$ se supone que existe una fuente primaria de nutrientes, $S(t)$, para una población $P(t)$, que a su vez sirve de nutriente para otra población $Q(t)$ (depredadora) ubicada en el último eslabón de la cadena. S^0 denota la concentración inicial del nutriente, γ_1 y γ_2 representan las constantes de rendimiento de crecimiento de los microorganismos $P(t)$ y $Q(t)$ respectivamente, D es la tasa de desperdicio del quimiostato; cada $\bar{D}_i = D + \epsilon_i$, $i = 1, 2$, donde ϵ_1 y ϵ_2 denotan las tasas de mortalidad específicas de los organismos P y Q respectivamente, m_1 y m_2 denotan las tasas máxima de crecimientos para las poblaciones presa y depredadora respectivamente, a_1 y a_2 representan las tasas de saturación media, esto es, las densidades del nutriente y de la población presa

para las cuales la cantidad de alimento ingerido por la presa y el depredador es igual a la mitad del máximo respectivo. En caso que las tasas de mortalidad de la población presa P y la población depredadora Q sean despreciables (lo cual ocurre en el quimiostato) entonces se tiene que $\bar{D}_1 = \bar{D}_2 = D$.

Midiendo las concentraciones de nutrientes en unidades de S^0 , el tiempo en unidades de $1/D$, P en unidades de $\gamma_1 S^0$, y Q en unidades de $\gamma_1 \gamma_2 S^0$, se reduce el número de parámetros y se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} \\ P'(t) &= P \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - D_1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 P(t)} \right) \\ Q'(t) &= Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - D_2 \right). \end{aligned} \quad (3.2)$$

Con $S(0) > 0, P(0) > 0, Q(0) > 0, t \geq 0$, donde $D_i = \bar{D}_i/D, i = 1, 2$.

Las respuestas funcionales son de la forma Michaelis-Menten (o de tipo Holling II) y en este trabajo asumiremos que $D_1 = D_2 = 1$, así el sistema (3.2) se transforma en el siguiente

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right) \\ Q'(t) &= Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 \right) \end{aligned} \quad (3.3)$$

el cual ha sido estudiado por Y. Kuang en [13].

Nuestro objetivo es estudiar este sistema en el caso que ocurran efectos de retardo, particularmente modelamos el retardo por medio de una forma distribuida, lo cual nos conduce al siguiente sistema de ecuaciones integro-diferenciales:

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + s(t)} \\ P'(t) &= \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} - P(t) - \frac{m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} \\ Q'(t) &= \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau)Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} (\alpha e^{-\alpha(t-\tau)}) d\tau - Q(t), \end{aligned} \quad (3.4)$$

donde $S(0) = S_0 \geq 0$, $P(0) = P_0(t) \geq 0$, $Q(0) = Q_0(t) = \varphi(t) \geq 0 (t \leq 0)$ y todos los parámetros involucrados en las ecuaciones que describen el modelo se consideran positivos y tienen el mismo significado que en el modelo sin retardo (3.3); ahora, como puede verse, para la ecuación de crecimiento para la especie Q , la parte derecha depende de un promedio en el pasado, lo que distingue esta formulación es que incluye el factor de desecho en el promedio de la función de peso del tipo Michaelis-Menten o función del tipo Monod de la función desconocida Q , dado por la siguiente integral

$$R(t) = \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} (\alpha e^{-\alpha(t-\tau)}) d\tau. \quad (3.5)$$

Esta formulación del modelo sigue los lineamientos dados por Wolkowics G., Xia H. y Ruan S.

Hemos utilizado el retardo distribuido con función de peso de la forma

$$K(u) = \alpha e^{-\alpha u}, \quad (3.6)$$

el cual recibe comúnmente el nombre de núcleo de retardo débil. Este núcleo se ha usado frecuentemente en la modelación de sistemas biológicos, su implementación claramente implica que la influencia en el pasado decae exponencialmente. El núcleo representa la distribución del tiempo de retardo involucrado en la conversión de la presa a nuevos microorganismos. El núcleo posee la propiedad siguiente

$$Z(t) = \int_{-\infty}^t \alpha \exp(-\alpha(t-\tau)) d\tau = \int_0^{\infty} \alpha \exp(-\alpha s) ds = 1. \quad (3.7)$$

En este trabajo se realiza un análisis local del comportamiento asintótico del sistema (3.4). Para ello utilizaremos el llamado “truco de cadena lineal” cuya fórmula está dada por

$$\frac{d}{dt} \int_{a(t)}^{b(t)} f(t, \tau) = b'(t) f(t, b(t)) - a'(t) f(t, a(t)) + \frac{d}{dt} \int_{a(t)}^{b(t)} \frac{\partial}{\partial t} f(t, \tau) d\tau \quad (3.8)$$

y permite escribir la derivada de la función $R(t)$, con respecto al tiempo t en forma lineal, lo que da como resultado el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales or-

dinarias

$$\begin{aligned}
S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} \\
P'(t) &= \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} - P(t) - \frac{m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} \\
Q'(t) &= R(t) - Q(t) \\
R'(t) &= \frac{\alpha m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} - (\alpha + 1)R(t),
\end{aligned} \tag{3.9}$$

que como puede verse contiene una ecuación lineal. De esta manera el sistema (3.4) es “equivalente” al sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias cuatri-dimensional (3.9).

Entenderemos esta relación de equivalencia como sigue : si $(S, P, Q) : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}_+^3$ es solución de (3.4) que corresponde a las funciones iniciales, continuas y acotadas $\tilde{K} = (\tilde{S}, \tilde{P}, \tilde{Q}) : (-\infty, 0] \rightarrow \mathbb{R}_+^3$, entonces para $R(t)$ definida en (3.5), (S, P, Q, R) es solución de (3.9) con condiciones iniciales

$$\begin{aligned}
S(0) &= \tilde{S}(0), P(0) = \tilde{P}(0), Q(0) = \tilde{Q}(0) \\
R(0) &= R_0 = \int_{-\infty}^0 \frac{\alpha m_2 \tilde{P}(\tau) \tilde{Q}(\tau)}{a_2 + \tilde{P}(\tau)} e^{(\alpha+1)\tau} d\tau,
\end{aligned} \tag{3.10}$$

de lo que se deduce que a toda solución del sistema (3.4) le corresponde una solución de (3.9) definida en toda la recta real y tal que $R(-\infty) = 0$ entonces R está dada por (3.10), de modo que (S, P, Q) satisface (3.4).

El problema (3.4) requiere del espacio BC_+^3 (espacio de todas las funciones continuas y acotadas de $(-\infty, 0]$ en \mathbb{R}_+^3) para tomar condiciones iniciales. Estas condiciones iniciales deben ser funciones continuas de $(-\infty, 0]$ en \mathbb{R}_+^3 . De la teoría general de las ecuaciones integro-diferenciales (ver [3] y [17]), para cualquier dato inicial

$$\phi = (S, P, Q) \in BC_+^3$$

existe una única solución

$$\varphi(\phi, t) := (S(\phi, t), P(\phi, t), Q(\phi, t)),$$

para $t \geq 0$, que satisface,

$$\varphi(\phi, 0)|_{(-\infty, 0]} = \phi.$$

Usaremos $(S(t), P(t), Q(t))$ para denotar la solución $\varphi(\phi, t)$ con $\phi \in BC_+^3$ cuando no surja confusión en el contexto.

A continuación, se dan dos resultados acerca del sistema (3.4). El primero de ellos nos indica que el modelo se comporta bien biológicamente, esto es, para condiciones iniciales positivas las soluciones siguen siendo positiva para $t \geq 0$.

Lema 3.1. *Para cualquier $\phi \in BC_+^3$ con $\tilde{S}(0) \geq 0, \tilde{P}(0) \geq 0, \tilde{Q}(0) \geq 0$, la solución $\varphi(\phi, t) = (S(t), P(t), Q(t))$ permanece positiva para todo $t > 0$.*

Demostración. Si $S(\xi) = 0$ para algún $\xi \geq 0$, la primera ecuación de (3.4) da

$$S'(\xi) = 1 - S(\xi) - \frac{m_1 S(\xi) P(\xi)}{a_1 + S(\xi)} \geq 0.$$

Esto implica que

$$S(t) > 0$$

para todo $t > 0$, mientras exista la solución.

Veamos que $P(t) > 0$; de la segunda ecuación de (3.4), para $P(t) \neq 0$ tenemos

$$\frac{P'(t)}{P(t)} = \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)},$$

de donde

$$P(t) = P(0) \exp \left(\int_0^t \left[\frac{m_1 S(\tau)}{a_1 + S(\tau)} - 1 - \frac{m_2 Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} \right] d\tau \right).$$

Como $P(0) > 0$, entonces $P(t)$ es positiva para $t > 0$ mientras exista la solución.

Para demostrar que $Q(t) > 0$ para todo $t > 0$, supongamos lo contrario, es decir, que no es cierto.

Sea

$$\tilde{t} = \inf\{t > 0; Q(t) = 0, y Q(\tau) > 0 \text{ para } 0 \leq \tau < t\} < \infty.$$

Entonces $Q(\tilde{t}) = 0$ y $Q'(\tilde{t}) \leq 0$. Pero de (3.4), tenemos

$$\begin{aligned} Q'(\tilde{t}) &= \int_{-\infty}^{\tilde{t}} \frac{\alpha m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} \exp(-(\alpha + 1)(\tilde{t} - t)) d\tau - Q(\tilde{t}) \\ &= \int_{-\infty}^{\tilde{t}} \frac{\alpha m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} \exp(-(\alpha + 1)(\tilde{t} - t)) d\tau > 0 \end{aligned}$$

lo cual es una contradicción. Así, $Q(t) > 0$. \square

El siguiente lema dice que el sistema (3.4) es disipativo en el sentido que cada solución positiva es acotada.

Lema 3.2. *Todas las soluciones del sistema (3.4) son acotadas.*

Demostración. *Consideremos la función definida por*

$$W(t) = S(t) + P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}$$

tomando en cuenta las ecuaciones del sistema (3.4), la igualdad anterior se puede escribir como

$$W'(t) + W(t) - 1 = 0.$$

Esta es una ecuación diferencial lineal de primer orden y con la condición inicial

$$W(0) = S_0 + P_0 + Q_0 + R_0,$$

su solución viene dada por

$$W(t) = 1 + (W(0) - 1) e^{-t} = 1 + \rho(t)$$

donde $\rho(t)$ es una función continua y además $\rho \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$. De lo cual podemos concluir que $W(t) \rightarrow 1$ cuando $t \rightarrow \infty$, es decir para cualquier $\epsilon > 0$ existe un $T(\epsilon) > 0$ tal que $|W(t) - 1| < \epsilon$, para todo $t > T(\epsilon)$.

Ahora, tomando $M_0 = \max\{W(0), W(T(\epsilon))\}$, para $0 \leq t \leq T(\epsilon)$ y como $0 < W(t) - 1 < \epsilon$, para $t > T(\epsilon)$, tomemos $M = \max\{M_0, \epsilon + 1\}$ de donde resulta que

$$W(t) \leq M, \forall t \geq 0$$

lo cual demuestra el lema. □

Lema 3.3. *El conjunto ω -límite de cualquier solución del problema (3.9) está contenido en el conjunto*

$$\Delta = \{(S, P, Q, R)/S + P + Q + \frac{R}{\alpha} = 1, S \geq 0, P \geq 0, Q \geq 0, R \geq 0\} \quad (3.11)$$

Demostración. *Es suficiente probar que Δ es invariante con respecto a las soluciones del sistema*

Sea $(S^(0), P^*(0), Q^*(0), R^*(0)) \in \Delta$, entonces*

$$S^*(0) + P^*(0) + Q^*(0) + R^*(0) = 1.$$

Tomando este punto como condición inicial para la solución del sistema (3.9) tendremos la solución

$$(S^*(t), P^*(t), Q^*(t), R^*(t)).$$

Ahora si definimos la función

$$M(t) = S(t) + P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}, \text{ con } t \geq 0$$

por el lema anterior tenemos que $M'(t) + M(t) = 1$, por lo tanto

$$M(t) = 1 + (W(0) - 1) e^{-t} = 1 + \rho(t),$$

y así $M(t) \rightarrow 1$ cuando $t \rightarrow \infty$, por lo tanto

$$(S^*(t), P^*(t), Q^*(t), R^*(t)) \in \Delta, \text{ para todo } t \geq 0$$

lo que significa que la solución que se inicia en Δ permanece en Δ , es decir Δ es invariante. □

Corolario 3.1. *Todo atractor de las soluciones del sistema (3.9) está contenido en Δ .*

Demostración. *Es consecuencia inmediata del lema anterior. □*

3.2 Puntos de equilibrio del sistema (3.9).

Para hallar los puntos de equilibrio resolvemos el sistema

$$\begin{aligned}
 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + s(t)} &= 0 \\
 \frac{m_1 S(t)P(t)}{a_1 + S(t)} - P(t) - \frac{m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} &= 0 \\
 R(t) - Q(t) &= 0 \\
 \frac{\alpha m_2 P(t)Q(t)}{a_2 + P(t)} - (\alpha + 1)R(t) &= 0
 \end{aligned} \tag{3.12}$$

Supongamos que $S(t) \neq 0$ y $R(t) = Q(t) = 0, P(t) = 0$, entonces de la primera ecuación de (3.9) $1 - S(t) = 0$, entonces $S(t) = 1$ así

$$E_1 = (1, 0, 0, 0)$$

es un punto de equilibrio.

Supongamos ahora que $S(t) \neq 0$, $P(t) \neq 0$ y $R(t) = Q(t) = 0$, luego de la segunda ecuación del sistema (3.12), tenemos que $P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 \right) = 0$, de donde

$$S^* = \frac{a_1}{m_1 - 1},$$

sustituyendo en la primera ecuación de (3.12), tenemos que $1 - \frac{a_1}{m_1 - 1} - P^* = 0$, de donde

$$P^* = 1 - \frac{a_1}{m_1 - 1}$$

así el punto de coordenadas $E_2 = (\mu_1, 1 - \mu_1, 0, 0)$ es un punto de equilibrio, donde $\mu_1 = \frac{a_1}{m_1 - 1}, m_1 > 0$ y $0 < \mu_1 < 1$.

Ahora hallaremos el punto de equilibrio con todas sus coordenadas positivas.

Supongamos que existe un punto de equilibrio $E_\alpha = (S_\alpha, P_\alpha, Q_\alpha, R_\alpha)$ en el interior de Δ , entonces de la tercera ecuación de (3.12) tenemos que $R_\alpha = Q_\alpha$; de la cuarta ecuación de (3.12) obtenemos

$$\frac{\alpha m_2 P_\alpha Q_\alpha}{a_2 + P_\alpha} - (\alpha + 1)Q_\alpha = 0$$

$$Q_\alpha \left(\frac{\alpha m_2 P_\alpha}{a_2 + P_\alpha} - (\alpha + 1) \right) = 0,$$

luego se obtiene

$$P_\alpha \left(m_2 - \frac{(\alpha + 1)}{\alpha} \right) = a_2 \frac{(\alpha + 1)}{\alpha},$$

así

$$P_\alpha = \frac{a_2 A(\alpha)}{m_2 - A(\alpha)}$$

donde $P_\alpha > 0$ si $m_2 > \frac{\alpha + 1}{\alpha} \Rightarrow m_2 > 1$ ya que $\frac{\alpha + 1}{\alpha} > 1$ y $A(\alpha) = \frac{\alpha + 1}{\alpha}$.

Por otro lado sustituyendo en la primera ecuación de (3.12) tenemos

$$1 - S_\alpha - \frac{m_1 S_\alpha P_\alpha}{a_1 + S_\alpha} = 0$$

esto implica que

$$S_\alpha^2 + S_\alpha(m_1 P_\alpha + a_1 - 1) - a_1 = 0,$$

cuya solución es $S_\alpha = \frac{(m_1 P_\alpha + a_1 - 1) + \sqrt{(m_1 P_\alpha + a_1 - 1)^2 + 4a_1}}{2}$

sea $\delta = m_1 + P_\alpha + a_1 - 1$, entonces

$$S_\alpha = \frac{-\delta + \sqrt{\delta^2 + 4a_1}}{2}.$$

Por otro lado tenemos que $S_\alpha + P_\alpha + Q_\alpha + \frac{Q_\alpha}{\alpha} = 1$ esto implica que

$$Q_\alpha \left(\frac{\alpha + 1}{\alpha} \right) = (1 - S_\alpha - P_\alpha)$$

lo cual se obtiene

$$Q_\alpha = \frac{\alpha}{\alpha + 1} (1 - S_\alpha - P_\alpha).$$

A los efectos de simplificar algunas notaciones definamos los nuevos parámetros μ_1 , μ_2 y μ_α así:

$$\mu_1 = \frac{a_1}{m_1 - 1}, \mu_2 = \frac{a_2}{m_2 - 1} \quad \text{y} \quad \mu_\alpha = \frac{a_2}{\frac{\alpha}{\alpha+1} m_2 - 1}$$

3.3 Extinción de poblaciones

Vamos a demostrar algunos resultados que desde el punto de vista matemático reflejan el comportamiento de la poblaciones, conforme sea el rango de valores en el que se ubique las tasa de crecimiento de la población presa y la población depredadora.

Lema 3.4. *Si $m_1 \leq 1$ ó $\mu_1 \geq 1$, entonces la especie P se extingue.*

Demostración. *Como todas las soluciones están en la región Δ podemos sustituir $S = 1 - \left(P + Q + \frac{R}{\alpha}\right)$, de esta forma tenemos que si $m_1 \leq 1$ y suponiendo $P(0) > 0$, tenemos que de la segunda ecuación (3.12)*

$$\begin{aligned} P'(t) &= \left(\frac{m_1 \left(1 - \left(P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}\right)\right)}{a_1 + 1 - \left(P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}\right)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right) P(t) \\ &\leq \left(\frac{m_1 \left(1 - \left(P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}\right)\right)}{a_1 + 1 - \left(P(t) + Q(t) + \frac{R(t)}{\alpha}\right)} - 1 \right) \\ &< \left(\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1 \right) P(t), \end{aligned}$$

y como $m_1 \leq 1$, se tiene que

$$\mu_1 = \frac{a_1}{m_1 - 1} \geq 1$$

de donde se deduce que $P'(t) < 0$, lo cual implica que la función $P(t)$ es decreciente y como $P(t)$ es positiva para todo t , se concluye $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0$.

Supongamos ahora que $\mu_1 = \frac{a_1}{m_1 - 1} \geq 1$. Entonces, $a_1 \geq m_1 - 1$, y así $m_1 - (a_1 + 1) \leq 0$; por lo tanto, $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1 \leq 0$, de donde se obtiene el mismo resultado que el caso anterior. \square

Lema 3.5. *Si $m_2 \leq \frac{\alpha+1}{\alpha}$, entonces las especies $Q(t)$ y $R(t)$ se extinguen.*

Demostración. De la cuarta ecuación de (3.9) tenemos

$$\begin{aligned}\frac{R'(t)}{\alpha} &= \frac{m_2 P(t) Q(t)}{a_2 + P(t)} - \frac{(\alpha + 1)}{\alpha} R(t) \\ &< \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q(t) - \frac{(\alpha + 1)}{\alpha} R(t),\end{aligned}$$

por lo tanto,

$$\frac{R'(t)}{\alpha + 1} < Q(t) - R(t) = -Q'(t)$$

$$\frac{R'(t)}{\alpha + 1} + Q'(t) < 0$$

lo cual significa que la función $\frac{R(t)}{\alpha + 1} + Q(t)$ es siempre decreciente y por lo tanto tiende a cero cuando t crece sin límite. Como $R(t)$ y $Q(t)$ son funciones positivas se deduce que cada una de ellas tiende a cero cuando t tiende al infinito. \square

En vista de los lemas previos, se establecen las siguientes condiciones necesarias para la supervivencia de las especies P, Q y R :

$$m_1 > 1, m_2 > \frac{\alpha + 1}{\alpha} \text{ y } 0 < \mu_1 < 1. \quad (3.13)$$

3.4 Estabilidad de los puntos de equilibrio E_1 y E_{μ_1} .

El estudio de la estabilidad asintótica de los puntos de equilibrio en los sistemas biológicos adquiere relevancia porque nos permite establecer interesantes predicciones ecológicas.

Para el análisis de la estabilidad local de los puntos de equilibrio del sistema (3.9), consideramos la matriz jacobiana correspondiente a cada punto de equilibrio. A tal efecto, la matriz jacobiana del sistema (3.9) esta dada por

$$J = \begin{pmatrix} -1 - \frac{a_1 m_1 P}{(a_1 + S)^2} & \frac{-m_1 S}{a_1 + S} & 0 & 0 \\ \frac{a_1 m_1 P}{(a_1 + S)^2} & b_{22} & \frac{-m_2 P}{a_2 + P} & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 1 \\ 0 & \frac{\alpha a_2 m_2 Q}{(a_2 + P)^2} & \frac{\alpha m_2 P}{a_2 + P} & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

donde $b_{22} = \frac{m_1 S}{a_1 + S} - 1 - \frac{a_2 m_2 Q}{(a_2 + P)^2}$.

Lema 3.6. Si $0 < \frac{a_1}{m_1 - 1} < 1$, entonces

$$\frac{m_1}{a_1 + 1} > 1.$$

Demostración. Supongamos que $\frac{m_1}{a_1 + 1} \leq 1$, entonces $0 < m_1 - 1 \leq a_1$, lo cual contradice la hipótesis.

Lema 3.7. Si $0 < \frac{a_1}{m_1 - 1} < 1$, entonces el punto E_1 es un punto silla.

Demostración. Al ser evaluada la matriz J en las coordenadas del punto de equilibrio E_1 , toma la forma

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{m_1}{a_1+1} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{m_1}{a_1+1} - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

Los autovalores son los elementos de la diagonal, es decir, $\lambda_{1,2} = -1$, $\lambda_3 = \frac{m_1}{a_1 + 1} - 1$ y $\lambda_4 = -(\alpha + 1)$.

Así, tenemos que hay tres autovalores negativos $\lambda_{1,2} = -1$ y $\lambda_4 = -(\alpha + 1)$ y del lema 3.6 sabemos que el autovalor $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1$ es positivo, de modo que E_1 es un punto silla, y por lo tanto inestable. \square

Lema 3.8. Supongamos que $m_2 > 1$ y $m_2 \frac{(1 - \mu_1)}{a_2 + 1 - \mu_1} > 1$, entonces:

a) Si $\alpha < \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$, el punto de equilibrio E_{μ_1} es localmente asintóticamente estable.

b) Si $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$, el punto de equilibrio E_{μ_1} es inestable.

Demostración. Evaluando el punto E_{μ_1} en la matriz jacobiana, tenemos

$$J(E_{\mu_1}) = \begin{pmatrix} -1 - \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} & \frac{-m_1 \mu_1}{a_1 + \mu_1} & 0 & 0 \\ \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} & \frac{m_1 \mu_1}{a_1 + \mu_1} - 1 & -\frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

cuyo polinomio característico es $P(\lambda) = \det(\lambda I - J(E_{\mu_1}))$

$$P(\lambda) = \begin{vmatrix} \lambda + \left(1 + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2}\right) & \frac{-m_1 \mu_1}{a_1 + \mu_1} & 0 & 0 \\ \frac{-a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} & \lambda + 1 - \frac{m_1 \mu_1}{a_1 + \mu_1} & -\frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & 0 \\ 0 & 0 & \lambda + 1 & 1 \\ 0 & 0 & \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & \lambda + (\alpha + 1) \end{vmatrix}$$

pero $\frac{m_1 \mu_1}{a_1 + \mu_1} = 1$ así,

$$P(\lambda) = \begin{vmatrix} \lambda + \left(1 + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2}\right) & 1 & 0 & 0 \\ \frac{-a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} & \lambda & -\frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & 0 \\ 0 & 0 & \lambda + 1 & 1 \\ 0 & 0 & \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} & \lambda + (\alpha + 1) \end{vmatrix}$$

es decir,

$$P(\lambda) = \left[\left(\lambda + 1 + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) \lambda + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right] \cdot \left[(\lambda + 1)(\lambda + (\alpha + 1)) - \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right]. \quad (3.14)$$

Las raíces del polinomio característico son las raíces de los polinomios

$$P_1(\lambda) = \left(\lambda + 1 + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) \lambda + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2}$$

$$P_2(\lambda) = (\lambda + 1)(\lambda + (\alpha + 1)) - \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)}.$$

Luego, $P_1(\lambda) = 0$, si y sólo si

$$\left(\lambda + 1 + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) \lambda + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} = 0$$

o equivalentemente

$$(\lambda + 1) \left(\lambda + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) = 0,$$

lo que implica que $\lambda = -1$ o $\lambda = -\left(\frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) < 0$,

por lo tanto sus dos raíces son negativas. Por otro lado, $P_2(\lambda) = 0$, si y sólo si

$$P_2(\lambda) = (\lambda + 1)(\lambda + (\alpha + 1)) - \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} = 0$$

o equivalentemente

$$P_2(\lambda) = \lambda^2 + (\alpha + 2)\lambda + \alpha \left(1 - \frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) + 1 = 0$$

a) cuando $\alpha < \frac{a_2 + (1 - \mu_1)}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$, entonces

$$\alpha < \frac{a_2 + (1 - \mu_1)}{m_2 (1 - \mu_1) - (a_2 + (1 - \mu_1))} \quad (3.15)$$

teniendo en cuenta que

$$1 - \frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} = \frac{a_2 + (1 - \mu_1) - m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)}$$

tenemos que

$$\frac{m_2 (1 - \mu_1) - (a_2 + (1 - \mu_1))}{a_2 + (1 - \mu_1)} > 0$$

multiplicando cada lado de (3.15) por este factor tenemos que

$$\alpha \left(\frac{m_2 (1 - \mu_1) - (a_2 + (1 - \mu_1))}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) < 1$$

lo cual conduce a

$$\alpha \left(\frac{a_2 (1 - \mu_1) - m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) > -1$$

por tanto

$$\alpha \left(1 - \frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) + 1 > 0.$$

Así el término independiente del polinomio $P_2(\alpha)$ es positivo, luego éste tiene todos sus coeficientes positivos lo que implica que tiene sus dos raíces con parte real negativa.

Como $P_1(\lambda)$ y $P_2(\lambda)$ tienen sus raíces con parte real negativa respectivamente entonces el polinomio $P(\lambda)$ tiene sus raíces con parte real negativa, por lo tanto, el punto E_{μ_1} es localmente asintóticamente estable.

b) cuando $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$, procediendo de manera similar que el caso anterior, tenemos

$$\alpha \left(1 - \frac{m_2(1 - \mu - 1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) + 1 < 0,$$

con lo que el polinomio $P_2(\lambda)$ tiene dos raíces cuyo producto es negativo, de modo que tiene una raíz positiva y otra negativa, en consecuencia el polinomio $P(\lambda)$ tiene tres raíces con parte real negativa y una con parte real positiva. por lo tanto el punto de equilibrio E_{μ_1} es inestable. \square

Lema 3.9. Si $m_2 > 1$ y $\frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} < 1$, entonces el punto de equilibrio E_{μ_1} es localmente asintóticamente estable.

Demostración. Procediendo de la misma manera que el lema anterior tenemos que si $\frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} < 1$, entonces

$$0 < 1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)}$$

como $\alpha > 0$ se tiene que

$$0 < \alpha \left(1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right)$$

por lo tanto,

$$0 < \alpha \left(1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) + 1$$

con lo que el polinomio $P(\lambda)$ de la ecuación tiene todas sus raíces con parte real negativa, por lo tanto el punto E_{μ_1} es localmente asintóticamente estable. \square

Lema 3.10. Si $m_2 > 1$ y $\alpha = \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$ entonces el punto E_{μ_1} es localmente estable.

Demostración. Procediendo de manera similar al lema 3.8 se tiene que si

$\alpha = \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2}$, entonces

$$\alpha \left(1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \right) + 1 = 0$$

Por lo tanto el polinomio $P(\lambda)$ toma la forma

$$P_2(\lambda) = \lambda^2 + (\alpha + 2)\lambda$$

así las raíces son $\lambda_1 = 0$ y $\lambda_2 = (\alpha + 2)$. Con lo que $P(\lambda)$ tiene tres autovalores negativos y uno nulo, así E_{μ_1} es localmente estable. \square

3.5 Reducción a la variedad Δ

Como cada trayectoria tiende a su conjunto ω -límite cuando $t \rightarrow \infty$. Es suficiente con reducir el estudio de las soluciones del sistema de ecuaciones diferenciales (3.9) a la variedad Δ definida en (3.11). De modo que haciendo

$$S(t) = 1 - Q(t) - P(t) - \frac{R(t)}{\alpha}$$

el sistema (3.9) se restringe a la variedad Δ y se expresa por las ecuaciones

$$\begin{aligned} P'(t) &= \left[\frac{m_1 \left(1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha} \right)}{a_1 + 1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha}} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right] P(t) \\ Q'(t) &= R(t) - Q(t) \\ R'(t) &= \frac{\alpha m_2 P(t) Q(t)}{a_2 + P(t)} - (\alpha + 1) R(t). \end{aligned} \tag{3.16}$$

Como $S(t) > 0$ para $S(0) > 0$, entonces el estudio del sistema (3.16) se limitará a la región

$$\Gamma = \{(P, Q, R) / P \geq 0, Q \geq 0, R \geq 0, P + Q + \frac{R}{\alpha} \leq 1\} \tag{3.17}$$

Lema 3.11. *Las soluciones del sistema (3.16) tiene la siguiente propiedad:*

$\lim_{t \rightarrow \infty} R(t) = 0$ si y sólo si $\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0$.

Demostración. *Supongamos que $R(t)$ tiende a 0, cuando t tiende a ∞ , luego de la segunda ecuación del sistema (3.16) se tiene que $Q'(t) < \frac{\epsilon}{2} - Q(t)$, para todo $t \geq T$ y para todo $\epsilon > 0$. Utilizando la ecuación de comparación*

$$u'(t) = \frac{\epsilon}{2} - u(t) \quad (3.18)$$

es fácil chequear que $u(t) = (u(0) - \frac{\epsilon}{2})e^{-t} + \frac{\epsilon}{2}$, lo cual implica que $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = 0$ con condición inicial no negativa $0 < Q(0) \leq u(0)$. Como $u(t)$ es solución de (3.16) condición inicial $u(0)$, por teorema de comparación tenemos que $Q(t) \leq u(t)$ para todo $t > 0$. En consecuencia $\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0$. Lo que termina la primera parte de la prueba.

Por otra parte, si $Q(t)$ tiende a cero, cuando t tiende a infinito. De la tercera ecuación de (3.16), como $P(t)$ es acotada para todo $t \geq T > 0$, se tiene que $R'(t) < \frac{\alpha m_2 \epsilon}{a_2 + \epsilon} - (\alpha + 1)R(t)$ para todo $t \geq T$ y para todo $\epsilon > 0$. Al igual que en el primer caso, utilizando una ecuación de comparación adecuada, llegamos a la conclusión que $\lim_{t \rightarrow \infty} R(t) = 0$. Completando así la prueba del lema. \square

El estudio restringido a la variedad Δ simplifica el análisis, puesto que se ha reducido en una dimensión.

3.6 Estabilidad de los puntos de equilibrio en la frontera del primer octante

Para hallar los puntos de equilibrio resolvemos el sistema

$$\begin{aligned} \left[\frac{m_1 \left(1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha} \right)}{a_1 + 1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha}} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right] P(t) &= 0 \\ R(t) - Q(t) &= 0 \\ \frac{\alpha m_2 P(t) Q(t)}{a_2 + P(t)} - (\alpha + 1)R(t) &= 0 \end{aligned} \quad (3.19)$$

De las ecuaciones del sistema (3.19) se observa claramente que $E_1 = (0, 0, 0)$ es un punto de equilibrio. Si $Q = R = 0$, pero $P \neq 0$, de la primera ecuación tenemos que $1 - \frac{a_1}{m_1 - 1} = 1 - \mu_1$, por lo tanto otro punto de equilibrio es $E_{\mu_1}^* = (1 - \mu_1, 0, 0)$ el cual está en la frontera del primer octante.

Para el análisis de la estabilidad local de los puntos de equilibrio E_1 y $E_{\mu_1}^*$, consideremos la matriz jacobiana del sistema (3.16) la cual viene dada por

$$\hat{J} = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ 0 & -1 & 1 \\ m_{31} & \frac{\alpha m_2 P}{a_2 + P} & -(\alpha + 1) \end{pmatrix} \quad (3.20)$$

donde

$$\begin{aligned} m_{11} &= \frac{m_1(1 - P - Q - \frac{R}{\alpha})}{a_1 + 1 - P - Q - \frac{R}{\alpha}} - \frac{m_2 Q}{a_2 + P} - 1 + P \left(\frac{m_2 Q}{(a_2 + P)^2} - \frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - P - Q - \frac{R}{\alpha})^2} \right) \\ m_{12} &= \frac{a_1 m_1 P}{(a_1 + 1 - P - Q - \frac{R}{\alpha})^2} - \frac{m_2 P}{a_2 + P}, \\ m_{13} &= -\frac{a_1 m_1 P}{(a_1 + 1 - P - Q - \frac{R}{\alpha})^2}, \quad m_{31} = \frac{\alpha a_2 m_2 Q}{(a_2 + P)^2}. \end{aligned}$$

Lema 3.12. Si $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1 > 0$ entonces el punto de equilibrio $E_1 = (0, 0, 0)$ del sistema (3.16) es un punto silla.

Demostración. Al ser evaluada la matriz \hat{J} en las coordenadas del punto de equilibrio E_1 , esta toma la forma

$$\hat{J} = \begin{pmatrix} \frac{m_1}{a_1 + 1} - 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

Los autovalores son los elementos de la diagonal, es decir, $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1$, -1 y $-(\alpha + 1)$ y del lema 3.6 sabemos que el autovalor $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1$ es positivo, de modo que E_1 es un punto silla, y por lo tanto inestable. Note que si $\frac{m_1}{a_1 + 1} - 1 < 0$; E_1 es localmente asintóticamente estable. \square

Lema 3.13. *Supongamos que $m_1 > 1$ y $m_2 > \frac{\alpha + 1}{\alpha}$ y $0 < \mu_1 < 1$, entonces:*

a) *Si $\mu_1 + \mu_2 \geq 1$, entonces el punto de equilibrio $E_{\mu_1}^*$ es localmente asintóticamente estable.*

b) *Si $\mu_1 + \mu_2 < 1$*

b1) *Para $\alpha < \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$, el punto de equilibrio $E_{\mu_1}^*$ es localmente asintóticamente estable.*

b2) *Para $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$, el punto de equilibrio es inestable.*

Demostración. *La hipótesis sobre m_2 implica que $m_2 > 1$. Ahora evaluando la matriz jacobiana en el punto $E_{\mu_1}^*$, tenemos*

$$\hat{J} = \begin{pmatrix} -(1 - \mu_1) \left(\frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) & -\frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} & -\frac{m_2 (1 - \mu_1)}{a_2 + 1 - \mu_1} & -\frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{\alpha ((a_1 + \mu_1 - 1)^2)} \\ 0 & -1 & & 1 \\ 0 & \frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{1 + a_2 - \mu_1} & & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

cuyo polinomio característico es $P(\lambda) = \det(\lambda I - \hat{J}(E_{\mu_1}^))$*

$$P(\lambda) = \begin{vmatrix} \lambda + (1 - \mu_1) \left(\frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) & \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{(a_1 + \mu_1)^2} + \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{\alpha ((a_1 + \mu_1 - 1)^2)} & \frac{a_1 m_1 (1 - \mu_1)}{\alpha ((a_1 + \mu_1)^2)} \\ 0 & \lambda + 1 & -1 \\ 0 & -\frac{\alpha m_2 (1 - \mu_1)}{1 + a_2 - \mu_1} & \lambda + (\alpha + 1) \end{vmatrix}$$

es decir,

$$P(\lambda) = \left(\lambda + (1 - \mu_1) \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} \right) \left(\lambda^2 + (\alpha + 2)\lambda + \alpha \left(1 - \frac{m_2 (1 - \mu_1)}{1 + a_2 - \mu_1} \right) + 1 \right).$$

Luego, $P(\lambda) = 0$ si y sólo si, $\lambda = -(1 - \mu_1) \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} < 0$ o

$$\left(\lambda^2 + (\alpha + 2)\lambda + \alpha \left(1 - \frac{m_2 (1 - \mu_1)}{1 + a_2 - \mu_1} \right) + 1 \right) = 0 \quad (3.21)$$

a) *Por hipótesis $\mu_1 + \mu_2 \geq 1$, lo que significa que, $\mu_1 + \frac{a_2}{m_2 - 1} - 1 \geq 0$, luego*

$$\mu_1 m_2 - \mu_1 + a_2 - m_2 + 1 \geq 0$$

$$a_2 + 1 - \mu_1 - m_2 (1 - \mu_1) \geq 0$$

lo que implica que, $1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} \geq 0$ y como $\alpha > 0$, entonces el término independiente en (3.21) es positivo, por lo tanto, el polinomio cuadrático tiene sus raíces con parte real negativa, concluyendo de esta forma que $P(\lambda)$ tiene todas sus raíces con parte real negativa y así el punto $E_{\mu_1}^*$ es localmente asintóticamente estable.

b) Si $\mu_1 + \mu_2 < 1$, entonces $1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} < 0$.

b1) Cuando

$$\alpha < \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)} \quad (3.22)$$

teniendo en cuenta

$$1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + (1 - \mu_1)} = \frac{(m_2 - 1)(\mu_1 + \mu_2 - 1)}{a_2 + 1 - \mu_1} < 0$$

tenemos

$$\frac{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}{a_2 + 1 - \mu_1} > 0.$$

Multiplicando cada lado de (3.22) por este factor, tenemos

$$\alpha \left(\frac{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}{a_2 + 1 - \mu_1} \right) < 1$$

lo cual conduce a

$$\alpha \left(\frac{(m_2 - 1)(\mu_1 + \mu_2 - 1)}{a_2 + 1 - \mu_1} \right) > -1$$

por lo tanto,

$$\alpha \left(1 - \frac{m_2(1 - \mu_1)}{a_2 + 1 - \mu_1} \right) + 1 > 0.$$

Así el término independiente en (3.21) es positivo, luego éste tiene todos sus coeficientes positivos lo que implica que (3.21) tiene sus dos raíces con parte real negativa.

Consecuentemente $P(\lambda)$ tiene todas sus raíces con parte real negativa, por lo tanto, el punto $E_{\mu_1}^*$, es localmente asintóticamente estable.

b2) Cuando $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$, procediendo de manera similar que en el caso anterior se concluye que el término independiente en (3.21) es negativo. Por lo tanto, el polinomio cuadrático tiene dos raíces cuyo producto es negativo, de modo que una de las raíces tiene signo positivo. En consecuencia el punto $E_{\mu_1}^*$ es inestable.

3.7 Estabilidad del punto de equilibrio E_α

En esta sección se estudia la estabilidad del punto de equilibrio con todas sus coordenadas positivas.

Supongamos que existe un equilibrio $E_\alpha = (P_\alpha, Q_\alpha, R_\alpha)$ en el interior de Γ , entonces, de la segunda ecuación de (3.19) tenemos que $R_\alpha = Q_\alpha$; de la tercera ecuación de (3.19) obtenemos

$$\begin{aligned} \frac{\alpha m_2 P_\alpha Q_\alpha}{a_2 + P_\alpha} - (\alpha + 1)Q_\alpha &= 0 \\ m_2 P_\alpha &= \frac{\alpha + 1}{\alpha} a_2 + \frac{\alpha + 1}{\alpha} P_\alpha \\ \left(m_2 - \frac{\alpha + 1}{\alpha} \right) P_\alpha &= \frac{\alpha + 1}{\alpha} a_2. \end{aligned}$$

Como $m_2 > \frac{\alpha + 1}{\alpha}$, vemos que P_α es dado por

$$P_\alpha = \mu_\alpha = \frac{a_2}{\left(\frac{\alpha}{\alpha + 1} m_2 - 1 \right)} > 0.$$

Por otro lado, de la primera ecuación del sistema (3.19)

$$\frac{m_1 \left(1 - P_\alpha - Q_\alpha - \frac{Q_\alpha}{\alpha} \right)}{a_1 + 1 - P_\alpha - Q_\alpha - \frac{Q_\alpha}{\alpha}} - \frac{m_2 Q_\alpha}{a_2 + P_\alpha} - 1 = 0,$$

así sustituyendo el valor de P_α tenemos

$$\frac{m_1 \left(1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha \right)}{1 + a_1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha} - \frac{m_2 Q_\alpha}{a_2 + \mu_\alpha} = 1 \quad (3.23)$$

lo cual conduce a la igualdad

$$\frac{(m_1 - 1) \left(1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha \right)}{1 + a_1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha} = \frac{m_2 Q_\alpha}{a_2 + \mu_\alpha},$$

lo cual (usando el hecho que $a_2 + \mu_\alpha = \frac{\alpha}{\alpha + 1} m_2 \mu_\alpha$) simplifica a la forma

$$\frac{(m_1 - 1) \left(1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha \right)}{1 + a_1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha + 1}{\alpha} Q_\alpha} = \frac{\alpha + 1}{\alpha} \frac{Q_\alpha}{\mu_\alpha}.$$

De esto se deduce que Q_α cumple con la siguiente relación de igualdad

$$(m-1) \left(1 - \mu_1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha} Q_\alpha \right) = \frac{\alpha+1}{\alpha} \frac{Q_\alpha}{\mu_\alpha} \left(1 + a_1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha} Q_\alpha \right). \quad (3.24)$$

El siguiente lema da condiciones para la existencia del punto de coordenadas positivas $E_\alpha = (P_\alpha, Q_\alpha, Q_\alpha)$.

Lema 3.14. *i) Si $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$, entonces no hay equilibrio en el primer octante.*

ii) Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, entonces para α -fijo existe un único punto de equilibrio E_α en el interior del primer octante.

Demostración. i) Supongamos que $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$. Si $E_\alpha = (P_\alpha, Q_\alpha, Q_\alpha)$ es un punto de equilibrio entonces debe satisfacer la relación (3.24). Puesto que el estudio está restringido a la región Γ dada por (3.17), es claro que $\mu_\alpha + \frac{\alpha+1}{\alpha} Q_\alpha$ debe ser menor que 1 y de la relación (3.24) puede verse que si $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$ entonces no puede existir Q_α que cumpla la relación (3.24), pues el lado de la izquierda sería negativo y el de la derecha positivo.

ii) Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, entonces tenemos que la parte izquierda de la relación (3.24) es una línea recta que tiene intersección positiva con el eje y y un cero en $\frac{\alpha}{\alpha+1}(1 + a_1 - \mu_\alpha)$. El lado derecho de (3.24) es una parábola con ceros en 0 y en $\frac{\alpha}{\alpha+1}(1 + a_1 - \mu_\alpha)$. Como $\frac{\alpha}{\alpha+1}(1 - \mu_1 - \mu_\alpha) < \frac{\alpha}{\alpha+1}(1 + a_1 - \mu_\alpha)$ existe un único de Q_α , $0 < Q_\alpha < \frac{\alpha}{\alpha+1}(1 - \mu_1 - \mu_\alpha)$, que satisface la relación (3.24). El valor de P_α ya es único, por lo tanto, para $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, existe único punto interior E_α . \square

En el siguiente corolario damos una condición necesaria para la supervivencia de las especies Q y R .

Corolario 3.2. *Si $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$, las especies Q y R se extinguen.*

Demostración. *La demostración se desprende del lema 3.14.* \square

Los siguientes dos lemas nos dan condiciones para garantizar que el punto de equilibrio de coordenadas positivas E_α aparece cuando el punto de equilibrio E_{μ_1} es inestable.

Lema 3.15. *Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, entonces $\mu_1 + \mu_2 < 1$.*

Demostración. Como $\mu_\alpha = \frac{a_2}{\frac{\alpha}{\alpha+1}m_2 - 1} = \frac{\frac{\alpha}{\alpha+1}a_2}{m_2 - \frac{\alpha+1}{\alpha}} > \frac{\alpha+1}{\alpha}\mu_2$, luego $\mu_1 + \mu_2 < \mu_1 + \frac{\alpha+1}{\alpha}\mu_2 < \mu_1 + \mu_\alpha < 1$. Lo que culmina la prueba.

Lema 3.16. *Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, entonces $E_{\mu_1}^*$ es inestable.*

Demostración. Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, entonces $\mu_1 + \frac{\frac{\alpha+1}{\alpha}a_2}{m_2 - \frac{\alpha+1}{\alpha}} < 1$, lo que implica que $\frac{\alpha+1}{\alpha}(a_2 + 1 - \mu_1) < (1 - \mu_1)m_2$, de lo que se deduce la relación

$$\frac{\alpha}{\alpha+1} > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)m_2}. \quad (3.25)$$

De (3.25) se tiene que

$$\alpha((1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2) > a_2 + 1 - \mu_1, \quad (3.26)$$

y tomando en cuenta que

$$(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2 = (m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)$$

del lema previo $(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2) > 0$. Por lo tanto, (3.26) conduce a

$$\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}.$$

Del lema (3.13) se concluye que el punto $E_{\mu_1}^*$ es inestable. \square

Para el estudio de la estabilidad local del punto de equilibrio de coordenadas positivas $E_\alpha = (P_\alpha, Q_\alpha, Q_\alpha)$, evaluamos la matriz jacobiana del sistema (3.16) dada por (3.20), en éste punto de equilibrio, obteniendo así

$$J(\widehat{E}_\alpha) = \begin{pmatrix} a - b & -(\frac{\alpha+1}{\alpha} + b) & -\frac{b}{a} \\ 0 & -1 & 1 \\ c & \alpha + 1 & -(\alpha + 1) \end{pmatrix}$$

donde

$$a = \frac{m_2\mu_\alpha Q_\alpha}{(a_2 + \mu_\alpha)^2}, b = \frac{a_1 + 1 - \mu_\alpha}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2}, c = \frac{\alpha a_2 m_2 Q_\alpha}{(a_2 + \mu_\alpha)^2}.$$

El polinomio característico de esta matriz es $\lambda^3 + p_2\lambda^2 + p_1\lambda + p_0 = 0$, donde $p_2 = ((b - a) + (2 + a))$, $p_1 = ((\alpha + 2)(b - a) + \frac{cb}{\alpha})$ y $p_0 = c(\frac{\alpha+1}{\alpha}(b + 1))$.

El siguiente resultado da condiciones para que el punto de equilibrio de coordenadas positivas E_α sea localmente asintóticamente estable.

Teorema 3.1. *Sea $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$ y supongamos que*

$$\frac{Q_\alpha}{m_2\mu_\alpha^2} < \left(\frac{\alpha}{\alpha+1}\right)^2 \frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2} \quad (3.27)$$

entonces el punto de equilibrio E_α es asintóticamente estable si y sólo si

$$\frac{1}{\mu_\alpha} < \frac{1}{\alpha+1} \frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2}. \quad (3.28)$$

Demostración. *Por el lema(3.14) es claro que el punto E_α existe y es único si y sólo si, $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$. El criterio de Routh-Hurwitz nos garantiza que el punto de equilibrio de coordenadas positivas E_α es localmente asintóticamente estable si y sólo si, p_2 , p_1 , p_0 cumplen las condiciones siguientes: $p_2 > 0$, $p_1 > 0$, $p_0 > 0$ y $p_2 p_1 - p_0 > 0$. Como a, b y c en la matriz jacobiana $\hat{J}(E_\alpha)$ son positivas, p_0 es positivo, tenemos claramente que p_1, p_2 son positivos si y sólo si, $b - a > 0$.*

Haciendo algunos cálculos y teniendo en cuenta que $\mu_\alpha = \frac{a_2}{\frac{\alpha}{\alpha+1}m_2 - 1} > 0$ tenemos que

$$\begin{aligned} a - b &= \frac{m_2\mu_\alpha Q_\alpha}{(a_2 + \mu_\alpha)^2} - \frac{a_1 m_1 \mu_\alpha}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2} \\ &= \mu_\alpha \left[\left(\frac{\alpha+1}{\alpha}\right)^2 \frac{Q_\alpha}{m_2\mu_\alpha^2} - \frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2} \right] \\ &= \mu_\alpha \left[\frac{Q_\alpha}{m_2\mu_\alpha^2} - \left(\frac{\alpha+1}{\alpha}\right)^2 \frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2} \right], \end{aligned}$$

así, de la desigualdad (3.27) se tiene que, $b - a > 0$. Por otro lado,

$$\begin{aligned} p_2 p_1 - p_0 &= ((b - a) + (2 + \alpha)) \left((2 + \alpha)(b - a) + \frac{cb}{\alpha} \right) - c \left(\frac{\alpha + 1}{\alpha} (b + 1) \right) \\ &= (2 + \alpha)(b - a)^2 + \left(c \frac{b}{\alpha} + 4\alpha + \alpha^2 + 4 \right) (b - a) - \frac{c}{\alpha} + c \frac{b}{\alpha} - c \end{aligned}$$

observe que, como $b > 0$, entonces $p_2 p_1 - p_0$ será positivo si y sólo si, $b - (\alpha + 1) > 0$, pero

$$\begin{aligned} b - (\alpha + 1) &= \frac{a_1 m_1 \mu - \alpha}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha} Q_\alpha)^2} - (\alpha + 1) \\ &= \mu_\alpha \left(\frac{a_1 m_1}{(a_1 + 1 - \mu_\alpha - \frac{\alpha+1}{\alpha} Q_\alpha)^2} - \frac{\alpha + 1}{\alpha} \right), \end{aligned}$$

luego utilizando la hipótesis (3.28) se obtiene que la expresión del último paréntesis es positiva. Por lo tanto $p_2 p_1 - p_0 > 0$. Así, el punto de coordenadas positivas E_α es localmente asintóticamente estable. \square

3.8 Análisis global en la frontera del primer octante

El siguiente teorema declara que el punto de equilibrio E_0 es un atractor global si éste es el único equilibrio (es decir, $\mu_1 > 1$).

Teorema 3.2. *Si $\mu_1 > 1$ y $m_2 \leq \frac{\alpha+1}{\alpha}$ entonces todas las soluciones de (3.16) satisfacen*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (P(t), Q(t), R(t)) = (0, 0, 0)$$

Demostración. *Es una conclusión inmediata de los lemas (3.4) y (3.5).*

En caso que el punto E_{μ_1} exista en el primer octante, éste será el atractor global en ausencia del punto de coordenadas positivas.

Teorema 3.3. *Si $\mu_1 < 1$ y $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$, entonces todas las soluciones del sistema (3.16) satisfacen*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (P(t), Q(t), R(t)) = (1 - \mu_1, 0, 0).$$

Demostración. Para demostrar la estabilidad global de $E_{\mu_1}^*$, en primer lugar demostraremos que para cualquier solución del sistema $\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0$ y $\lim_{t \rightarrow \infty} R(t) = 0$. En efecto por hipótesis, $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$, de donde $1 - \mu_1 < \mu_\alpha$. De la primera ecuación del sistema(3.16), tenemos

$$\begin{aligned}
P' &= \left[\frac{m_1 \left(1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha} \right)}{a_1 + 1 - P(t) - Q(t) - \frac{R(t)}{\alpha}} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right] P(t) \\
&< \left(\frac{m_1 (1 - P(t))}{a_1 + 1 - P(t)} - 1 \right) P(t) \\
&= \frac{(m_1 - 1 - a_1)P(t) - (m_1 - 1)P^2(t)}{a_1 + 1 - P(t)} \\
&< \frac{(m_1 - 1 - a_1)P(t) - (m_1 - 1)P^2(t)}{a_1} \\
&= \left(\frac{m_1 - 1}{a_1} - 1 \right) P(t) - \frac{m_1 - 1}{a_1} P^2(t) \\
&= \left(\frac{m_1 - 1}{a_1} - 1 - \frac{m_1 - 1}{a_1} P(t) \right) P(t) \\
&= (1 - \mu_1 - P(t))P(t)
\end{aligned}$$

luego

$$P'(t) < \frac{1 - \mu_1}{\mu_1} P(t) - \frac{1}{\mu_1} P^2(t),$$

como $P(t) > 0$, para todo $t \geq 0$, podemos multiplicar por $P^{-2}(t)$ y luego, haciendo el cambio $v = P^{-1}(t)$, y utilizando la ecuación de comparación

$$v'(t) + \frac{1 - \mu_1}{\mu_1} v(t) = \frac{1}{\mu}, \quad (3.29)$$

es fácil mostrar que para cualquier solución de (3.29) con condición inicial no negativa tenemos que $\lim_{t \rightarrow \infty} v(t) = \frac{1}{1 - \mu_1}$. En consecuencia, utilizando argumentos de comparación, se tiene que $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) < 1 - \mu_1$, entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = p > 0$.

Como $P(t) < 1 - \mu_1 < \mu_\alpha$, existe $T > 0$ tal que $P(t) < \frac{a_2}{\frac{\alpha}{\alpha+1} m_2 - 1}$, para todo $t \geq T$, por lo tanto, $(\frac{\alpha}{\alpha+1} m_2 - 1)P(t) - a_2 < 0$, para todo $t \geq T$. Ahora bien de la

segunda y tercera ecuación del sistema (3.16), tenemos

$$\begin{aligned} \frac{1}{\alpha+1}R'(t) + Q'(t) &= \left(\frac{\alpha}{\alpha+1} \frac{m_2 P'(t)}{a_2 + P(t)} \right) Q(t) \\ &= \frac{Q(t)}{a_2 + P(t)} \left(\left(\frac{\alpha}{\alpha+1} m_2 - 1 \right) P(t) - a_2 \right) \\ &< 0, \quad \text{para todo } t \geq T. \end{aligned}$$

Si $\frac{1}{\alpha+1}R(t) + Q(t)$ tiende a un valor $c > 0$, tenemos entonces por lema (3.11), $R(t)$ converge a un valor $c_1 > 0$ e $Q(t)$ lo hace a un número $c_2 > 0$, lo cual implicaría que las soluciones convergerían al punto de coordenadas positivas (p, c_1, c_2) que es una contradicción a nuestra hipótesis, por lo tanto, $c_1 = c_2 = 0$, de esta manera tenemos que las soluciones convergen al punto $(p, 0, 0)$. Esto implica que el conjunto ω -límite de cualquier solución del sistema (3.16) está contenido en el intervalo $[0, 1 - \mu_1]$ en el eje P . Por otro lado, de las ecuaciones del sistema (3.16) se deduce, que dicho intervalo es invariante, o sea, toda solución con punto inicial en ese intervalo permanece en el intervalo. Ahora bien los únicos puntos ω -límite en el intervalo $[0, 1 - \mu_1]$ son el punto $(0, 0, 0)$ y el punto $(1 - \mu_1, 0, 0)$. Pero se sabe, de las hipótesis dadas, que el punto de equilibrio $(0, 0, 0)$ es un punto silla, y el eje P es una órbita con dirección que se aleja de $(0, 0, 0)$ y, así, éste punto no pertenece al conjunto ω -límite. Por lo tanto, se concluye que el único punto que pertenece al conjunto ω -límite es $(1 - \mu_1, 0, 0)$, lo que implica que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = p = 1 - \mu_1.$$

Esto completa la prueba, es decir, que el punto $E_{\mu_1}^*$ es globalmente asintóticamente estable. \square

3.9 Soluciones periódicas y simulaciones

Uno de los problemas básicos en los modelos con retardo, es precisamente la búsqueda de soluciones periódicas, las cuales en este caso pueden aparecer cuando

Tabla 3.1: Resultados establecidos en términos de los parámetros

$\mu_1, \mu_2, \mu_\alpha, a_1, a_2, m_1, m_2.$	
Condiciones	Resultados
Si $\mu_1 \geq 1$	E_1 es globalmente asintóticamente estable
Si $0 < \mu_1 < 1$	E_1 es inestable y aparece $E_{\mu_1}^*$
Si $\mu_1 + \mu_2 \geq 1$	$E_{\mu_1}^*$ es localmente asintóticamente estable
Si $\mu_1 < 1, \mu_1 + \mu_2 < 1$ y $\alpha < \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$	$E_{\mu_1}^*$ es localmente asintóticamente estable
Si $\mu_1 < 1, \mu_1 + \mu_2 < 1$ y $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$	$E_{\mu_1}^*$ es inestable
Si $\mu_1 + \mu_\alpha \geq 1$	$E_{\mu_1}^*$ es globalmente asintóticamente estable
Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$	aparece E_α y E_{μ_1} es inestable
Si $\mu_1 + \mu_\alpha < 1,$ $\frac{Q_\alpha}{m_2 \mu_\alpha^2} < \frac{\alpha^2 a_1 m_1}{((\alpha+1)(a_1+1-\mu_\alpha-\frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha))^2},$ y $\frac{\alpha+1}{\mu_\alpha} < \frac{a_1 m_1}{(a_1+1-\mu_\alpha-\frac{\alpha+1}{\alpha}Q_\alpha)^2}$	E_α es localmente asintóticamente estable y los puntos E_0 y $E_{\mu_1}^*$ son inestables

la desigualdad (3.28) se invierte, haciendo que el punto de equilibrio de coordenadas positivas E_α ocurra una bifurcación de Hopf, lo que implicaría la aparición de soluciones periódicas.

Para realizar las simulaciones debemos seleccionar de manera precisa valores de los parámetros que nos permitan entrar en una configuración razonable para el comportamiento que buscamos. En tal sentido hemos tomado en cuenta las propiedades de los parámetros que se desprenden de los siguientes lemas:

Lema 3.17. *Sea $m_2 > 1$, entonces $\frac{m_2(1-\mu_1)}{a_2+1-\mu_1} > 1$, si y sólo si $a_2 < (m_2-1)(1-\mu_1)$. Además, la relación $a_2 < (m_2-1)(1-\mu_1)$ implica que $a_2 < m_2 - 1$.*

Demostración. $\frac{m_2(1-\mu_1)}{a_2+1-\mu_1} > 1$, si y sólo si $m_2(1-\mu_1) > a_2+1-\mu_1$, lo que implica que $a_2 < (m_2-1)(1-\mu_1)$, demostrándose de esta manera la primera parte del lema.

Como $a_2 < (m_2-1)(1-\mu_1)$ esto implica que $\frac{a_2}{(m_2-1)} < (1-\mu_1)$ y como $1-\mu_1 < 1$, entonces se tiene que $a_2 < (m_2-1)$, demostrándose la segunda parte del lema. \square

Lema 3.18. *Si $\frac{m_2(1-\mu_1)}{a_2+1-\mu_1} > 1$, entonces $\frac{1}{m_2-1} < \frac{a_2+1-\mu_1}{(m_2-1)(1-\mu_1-\mu_2)}$.*

Demostración. *Supongamos que $\frac{m_2(1-\mu_1)}{a_2+1-\mu_1} > 1$, entonces*

$$\begin{aligned} m_2(1-\mu_1) &> a_2+1-\mu_1 \\ (1-\mu_1)(m_2-1) - a_2 &> 0. \end{aligned}$$

luego,

$$0 < (1-\mu_1)(m_2-1) - a_2 < (1-\mu_1)(m_2-1). \quad (3.30)$$

Ya que, $a_2 > 0$, invirtiendo (3.30) se tiene

$$\frac{1}{(1-\mu_1)(m_2-1) - a_2} > \frac{1}{(1-\mu_1)(m_2-1)} > 0. \quad (3.31)$$

Por otro lado,

$$a_2 + 1 - \mu_1 > 1 - \mu_1 > 0. \quad (3.32)$$

de (3.31) y (3.32) tenemos que

$$\frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1) - a_2} > \frac{1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)(m_2 - 1)} = \frac{1}{m_2 - 1}.$$

Por lo tanto,

$$\frac{1}{m_2 - 1} < \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}.$$

□

Lema 3.19. Si $m_2 > 1$ y $\alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$, entonces $\alpha > \frac{1 + a_2}{m_2 - 1 - a_2}$, y esta última desigualdad, implica que $\alpha > \frac{1}{m_2 - 1}$.

Demostración. Para la primera parte del lema, consideremos la función

$$f(\mu_1) = \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)},$$

derivando tenemos

$$f'(\mu_1) = \frac{a_2 m_2}{((m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2))^2} > 0,$$

lo que implica que $f(\mu_1)$ es creciente, por lo tanto, $0 < \mu_1 < 1$, implica

$$\frac{1 + a_2}{m_2 - 1 - a_2} = f(0) < f(\mu_1) = \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$$

luego, de la hipótesis se tiene que $\alpha > \frac{1 + a_2}{m_2 - 1 - a_2}$.

Para la segunda parte del lema, definamos $g(a_2) = \frac{1 + a_2}{m_2 - 1 - a_2}$, derivando tenemos

$$g'(a_2) = \frac{m_2}{(m_2 - 1 - a_2)^2} > 0,$$

lo que implica que $g(a_2)$ es creciente. Por lo tanto, $0 < a_2$, implica

$$\frac{1}{m_2 - 1} = g(0) < g(a_2) = \frac{1 + a_2}{m_2 - 1 - a_2},$$

de lo que se concluye que en la hipótesis señalada se tiene que $\alpha > \frac{1}{m_2 - 1}$. \square

La condición establecida en el lema 2 implica que el equilibrio $E_{\mu_1}^*$ es inestable. Para las simulaciones nos remitiremos a esta condición con el objeto de buscar evidenciar atractores en el interior de Δ (a saber, E_α o supuestamente alguna órbita periódica).

Trabajaremos en el siguiente caso,

$$0 < \mu_1 < 1, m_1 > 1, m_2 > \frac{\alpha + 1}{\alpha},$$

$$\mu_1 + \mu_\alpha < 1, a_2 < (m_2 - 1)(1 - \mu_1)$$

y el parámetro α es tal, que

$$\frac{\alpha + 1}{\alpha} > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(1 - \mu_1)m_2} \Rightarrow \alpha > \frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}.$$

En este caso, el punto E_α existe y punto $E_{\mu_1}^*$ es inestable.

Mostraremos gráficas de P vs Q vs R , con los valores de los parámetros y las condiciones iniciales dadas en cada caso. Estas tienen como objetivo mostrar el comportamiento de las soluciones con respecto al punto de equilibrio E_α .

- **La primera simulación gráfica** es hecha para los siguientes valores de los parámetros.

Parámetros:

$$m_1 = 8.5, a_1 = 0.6, m_2 = 6, a_2 = 0.6, \alpha = 3.4$$

Datos iniciales:

$$P(0) = 0.1, Q(0) = 0.7, R(0) = 0.8.$$

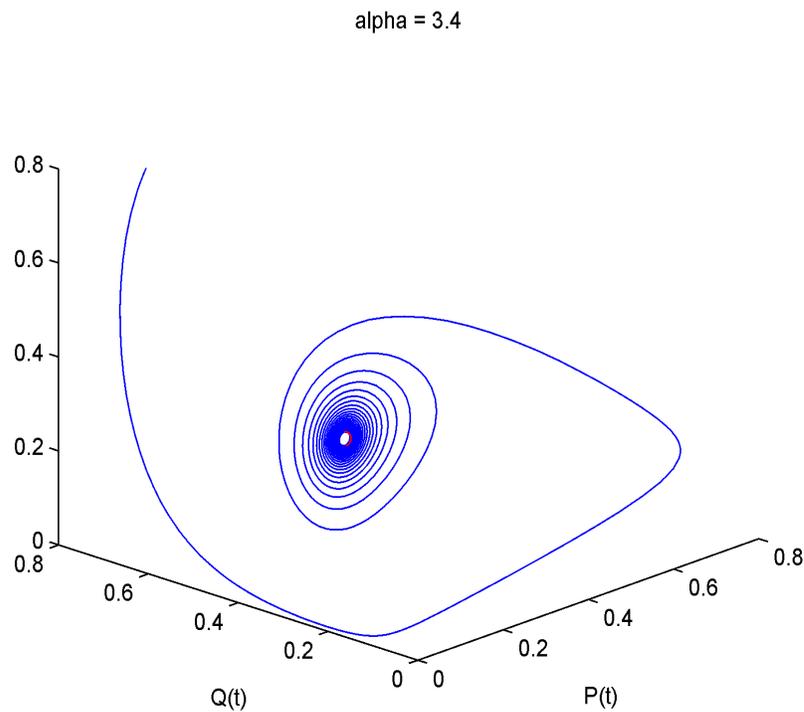


Figura 3.1: Primera simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 3.4$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$.

De la gráfica se observa que las soluciones se dirigen al punto de equilibrio de coordenadas positivas $E_\alpha = (0.165, 0.32, 0.32)$.

- **La segunda simulación gráfica** es hecha para los siguientes valores de los parámetros.

Parámetros:

$$m_1 = 8.5, a_1 = 0.6, m_2 = 6, a_2 = 0.6, \alpha = 3.9$$

Datos iniciales:

$$P(0) = 0.1, Q(0) = 0.7, R(0) = 0.8.$$

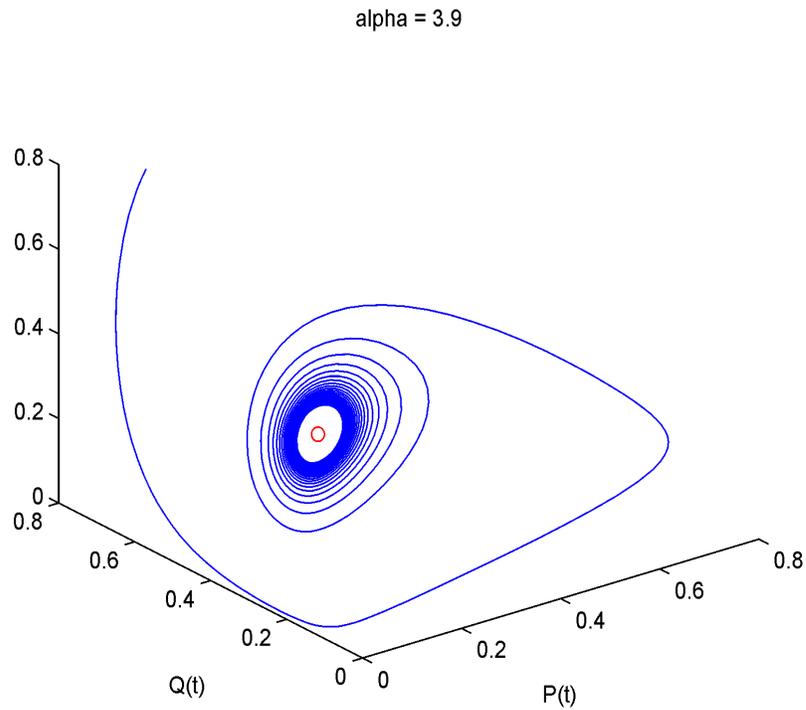


Figura 3.2: Segunda simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 3.9$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$.

En este caso empiezan a aparecer posibles orbitas periódicas y las soluciones empiezan a retirarse del punto de equilibrio $E_\alpha = (0.15892, 0.32445, 0.32445)$.

- **La tercera simulación gráfica** es hecha para los siguientes valores de los parámetros.

Parámetros:

$$m_1 = 8.5, a_1 = 0.6, m_2 = 6, a_2 = 0.6, \alpha = 4.5$$

Datos iniciales:

$$P(0) = 0.1, Q(0) = 0.7, R(0) = 0.8.$$

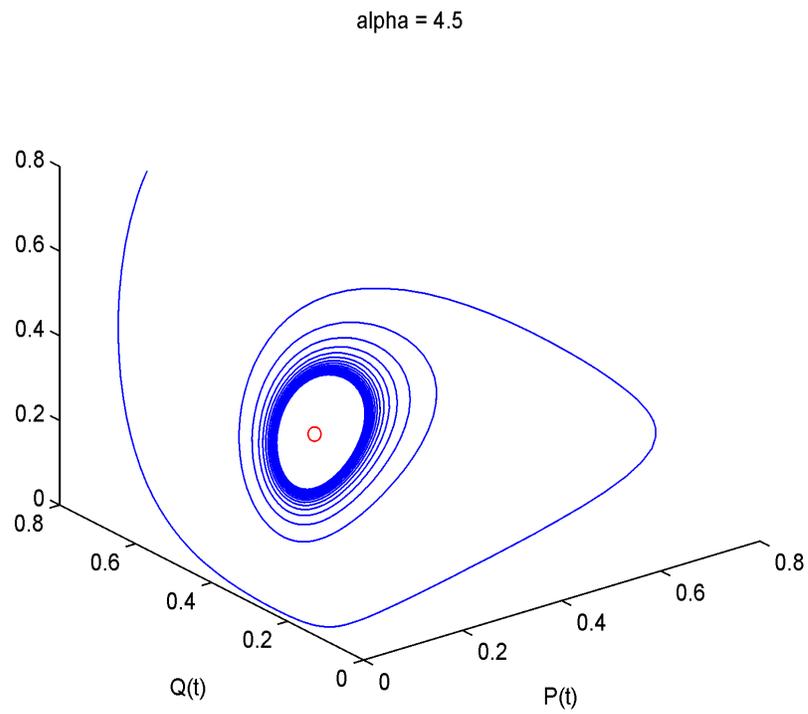


Figura 3.3: Tercera simulación del sistema (3.16) para los valores de los parámetros: $\alpha = 4.5$, $m_1 = 8.5$, $a_1 = 0.6$, $a_2 = 0.6$.

Aquí las soluciones ya se alejan del punto $E_\alpha = (0.15349, 0.32939, 0.32939)$ y se observan posibles soluciones periódicas.

CONCLUSIONES

En esta tesis se extienden los resultados obtenidos por Yan Kuang en su modelo de cadena alimenticia presentado en [13] al caso en que aparecen efectos de memoria en el sistema, obteniendo un modelo de cadena alimentaria con retardo distribuido, en el cual los organismos del último eslabón de la cadena presentan un retardo en su crecimiento que depende de la historia pasada del consumo de su presa, de acuerdo a un promedio de la respuesta funcional de Michaelis - Menten tipo Hollin II ponderado por una función que decae exponencialmente en el pasado.

Se demuestra que el sistema con retardo distribuido es biológicamente bien planteado en el sentido que para datos iniciales positivos, las soluciones del sistema son positivas y permanecen acotadas. Más aún el sistema se puede hacer “equivalente” a un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de dimensión cuatro cuyas soluciones tienden a su atractor global, el cual está delimitado en una variedad acotada y tridimensional. De los puntos de equilibrio ubicados en la frontera de esta variedad, uno de ellos el punto $E_0 = (0, 0, 0)$ es siempre inestable para $0 < \mu_1 < 1$, mientras que el otro, $E_{\mu_1}^*$ pierde estabilidad cuando el parámetro asociado α pasa por el valor $\frac{a_2 + 1 - \mu_1}{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}$ y $\mu_1 + \mu_\alpha < 1$, en tal caso aparece el punto de coordenadas positivas E_α , que es localmente asintóticamente estable y a través de una serie de simulaciones, podemos observar la aparición de orbitas periódicas de amplitud pequeña en el sistema.

Los resultados y predicciones planteados en este modelo nos permiten inferir que la introducción del retardo distribuido en la cadena alimentaria, permite obtener de manera más precisa los resultados que se esperan desde el punto de vista biológico en relación a la coexistencia de las tres especies del ecosistema, puesto que para retardos “grandes” la coexistencia se manifiesta por medio de un punto de equilibrio de coordenadas estrictamente positivas, mientras que para retardos “pequeños” la coexistencia se manifiesta por medio de una órbita periódica. La estabilidad global

de $E_{\mu_1}^*$ implica que el depredador será expulsado fuera del quimiostato sin tener en cuenta los niveles de densidad inicial de presa y depredador. El punto de coordenadas positivas equilibrio E_α aparece en el momento que el punto de equilibrio $E_{\mu_1}^*$ es inestable. En este caso, puede ocurrir la estabilidad del punto de equilibrio E_α . Si $D_1 = D_2 = 1$, se cumple el principio de conservación, es decir, los conjuntos ω -limites de las soluciones del sistema están en la región $\Sigma : S + P + Q + \frac{R}{\alpha} = 1$. En este caso, uno puede demostrar fácilmente que el punto E_α (existe) es localmente asintóticamente estable si, y sólo si, se satisfacen las desigualdades (3.27) y (3.28).

Cuando la desigualdad (3.27) se invierte, E_α será un repulsor en $\Gamma : P + Q + \frac{R}{\alpha} \leq 1$, y surgirá al menos una órbita periódica. Determinar el número de soluciones periódicas en éste caso es un problema matemático profundo. Se ha hecho un comentario al respecto y además realizamos algunas simulaciones para mostrar la existencia de órbitas periódicas.

De las gráficas producto de las simulaciones que realizamos, se deduce lo siguiente:

Con un valor de α pequeño, es decir, con un retardo " $\frac{1}{\alpha}$ " grande se tiene estabilidad del punto E_α .

Con un valor de α grande, es decir, con un retardo " $\frac{1}{\alpha}$ " pequeño, se tienen soluciones periódicas.

En las simulaciones se puede observar que para un valor de $\alpha \in [3, 5)$, el punto de equilibrio de coordenadas positivas pierde estabilidad y la gana un atractor de dimensión mayor.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Borrelli. R y Coleman. C. Differential equations, a modelling perspective. John Wiley & Sons, Inc. Canada (1996).
- [2] Braun. M. Ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones. Grupo Editorial Iberoamericana, S. A de C. V no lineal, México (1991).
- [3] Burton. T. A. Volterra integral differential equations. Academic press, New York (1983).
- [4] Cavani. M. Ecuaciones diferenciales ordinarias. IV Talleres de Formación Matemática, Cumaná (2003).
- [5] Cushing. M. J Integro-diferential equations and delay models in populations dynamics, Lecture notes in Biomathematics. **20**, Springer Berlin (1977).
- [6] Escobar. J. Ecuaciones diferenciales con Aplicaciones en Maple. Universidad de Antioquia. Dep de Matematicas.
- [7] Farkas. M. Stable oscillations in a predator-prey model with time lag, *J. Math. Anal. Appl.* **102**, (1984).
- [8] Farkas. M and Freedman. H. I. The stable coexistence of competing species on a renewable, *J. Math. Analysis Appl.* **138**, (1989a), 461-472.
- [9] Farkas. M and Freedman. H. I. Stability conditions for two predator-one prey systems, *Acta Appl. Math*, **14**, (1989b), 3-10.
- [10] Farkas. M. Periodic Motion, Springer-Verlag, New York (1994).
- [11] Farkas. M . Dynamical Models in Biology. Academic press, New York (2001).
- [12] S. B. Hsu, Hubbell S. P & y Waltman P. A contribution to the theory of competing predators, *Ecological Monographs.* **138**, (1978), 337-349.

- [13] Y. Kuang. Limit cycles in chemostat related model, *SIAM J. Appl. Math.* **49** N₀6, (1989), 1759-67.
- [14] Lizana. M. Ecuaciones diferenciales ordinarias. Talleres de formación matemática, Barquisimeto (2000).
- [15] MacDonald. N. Time lag in Simple Chemostat Models, *Biotechnol. Bioengr.* **18**, (1976), 805-812.
- [16] MacDonald. N. Time lag in Biological Models, Lectures in Biomathematics, **27** Springer-Verlag, New Yor (1978).
- [17] Miller. R. K. Nonlinear Volterra integral equations. Benjamin, New York (1971).
- [18] Monod. J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. Paris: Hermann (1942). 1
- [19] Monod. J. La technique de culture continue, theorie et appications, *Annales de l'Institut Pasteur.* **79** (1950), 390-401.
- [20] Perko. L. Differential Equations and Dynamical Systems, Springer-Verlag, New York, Inc (2001).
- [21] Romero. S. Dinamica de ciertos modelos en matemática en Biología. Trabajo de ascenso, UDO, Cumaná (2010).
- [22] Seron. M y Brasslavsky. J. Sistemas no lineales, notas de clases. Universidad Nacional de Rosario, Argentina (2001).
- [23] Smith. H. L Y Waltman. P. The Theory of the Chemostat Dinamics of Microbial Competition, Cambridge University Press (1995).
- [24] G. Wolkowicz, H. Xia, S. Ruan. Competition in the chemostat: A distributed delay model and its global asymptotic behavior, *SIAM J, Appl. Math.* **57**,(1997), 1281-1310.

HOJA DE METADATOS

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 1/6

Título	MODELO DE CADENA ALIMENTARIA EN EL QUIMIOSTATO CON RETARDO DISTRIBUIDO
Subtítulo	

Autor(es)

Apellidos y Nombres	Código CVLAC / e-mail	
Antón. I., Johan. R.	CVLAC	14.124.324
	e-mail	johananton@gmail.com
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	

Palabras o frases claves:

Quimiostato, Retardo distribuido.

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 2/6

Líneas y sublíneas de investigación:

Área	Subárea
Ciencias Básicas	Matemáticas

Resumen (abstract):

En esta tesis, primeramente se analizó un modelo de cadena alimentaria simple en el quimiostato, a través de un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias; el cual está compuesto por una fuente primaria de nutrientes $S(t)$, para una población presa $P(t)$. Se obtienen condiciones suficientes para la estabilidad asintótica local y global del sistema. Luego al añadir un organismo depredador $Q(t)$, que se alimenta de la población presa $P(t)$ se obtiene un modelo de cadena alimentaria de tres eslabones, modelado por un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias, estudiado en [13]. Adicionalmente, siguiendo las ideas en [24], suponemos que la dinámica de la población depredadora depende de la historia pasada de la presa por medio de un retardo distribuido, que toma un promedio de la respuesta funcional de Michaelis-Menten de la presa. Se realizó un estudio local y global de los puntos de equilibrio ubicados en los ejes coordenados y un estudio local del punto de equilibrio de coordenadas positivas, así como también algunas simulaciones que muestran que el punto de equilibrio de coordenadas positivas pierde estabilidad, la cual es aprovechada por órbitas periódicas.

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 3/6

Contribuidores:

Apellidos y Nombres	ROL / Código CVLAC / e-mail	
Romero, Sael.	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input checked="" type="checkbox"/> JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	5.473.357
	e-mail	sjromero05@yahoo.es
	e-mail	
Marín, Julio.	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input checked="" type="checkbox"/>
	CVLAC	9.427.575
	e-mail	jjmarinv@gmail.com
	e-mail	
Rodríguez, Jesmaro.	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input checked="" type="checkbox"/>
	CVLAC	11.833.234
	e-mail	jrodriguez@yahoo.es
	e-mail	
	ROL	CA <input type="checkbox"/> AS <input type="checkbox"/> TU <input type="checkbox"/> JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	
	e-mail	
	e-mail	

Fecha de discusión y aprobación:

Año Mes Día

2012	03	30
------	----	----

Lenguaje: spa

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 4/6

Archivo(s):

Nombre de archivo	Tipo MIME
TESIS-Pregrado-Johan.pdf	Application/pdf

Alcance:

Espacial: Nacional (Opcional)

Temporal: Temporal (Opcional)

Título o Grado asociado con el trabajo: Licenciatura en Matemática

Nivel Asociado con el Trabajo: Licenciatura

Área de Estudio:

Matemáticas

Institución(es) que garantiza(n) el Título o grado:

Universidad de Oriente Núcleo de Sucre

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 5/6



UNIVERSIDAD DE ORIENTE
CONSEJO UNIVERSITARIO
RECTORADO

CUN°0975

Cumaná, 04 AGO 2009

Ciudadano
Prof. JESÚS MARTÍNEZ YÉPEZ
Vicerrector Académico
Universidad de Oriente
Su Despacho

Estimado Profesor Martínez:

Cumplo en notificarle que el Consejo Universitario, en Reunión Ordinaria celebrada en Centro de Convenciones de Cantaura, los días 28 y 29 de julio de 2009, conoció el punto de agenda **"SOLICITUD DE AUTORIZACIÓN PARA PUBLICAR TODA LA PRODUCCIÓN INTELECTUAL DE LA UNIVERSIDAD DE ORIENTE EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL DE LA UDO, SEGÚN VRAC N° 696/2009"**.

Leído el oficio SIBI - 139/2009 de fecha 09-07-2009, suscrita por el Dr. Abul K. Bashirullah, Director de Bibliotecas, este Cuerpo Colegiado decidió, por unanimidad, autorizar la publicación de toda la producción intelectual de la Universidad de Oriente en el Repositorio en cuestión.

UNIVERSIDAD DE ORIENTE
SISTEMA DE BIBLIOTECA
RECIBIDO POR Mazley
FECHA 5/8/09 HORA 5:30

Comunicación que hago a usted a los fines consiguientes.

Cordialmente,

JUAN A. BOLANOS CUNTELE
Secretario



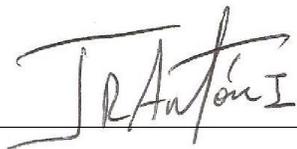
C.C: Rectora, Vicerrectora Administrativa, Decanos de los Núcleos, Coordinador General de Administración, Director de Personal, Dirección de Finanzas, Dirección de Presupuesto, Contraloría Interna, Consultoría Jurídica, Director de Bibliotecas, Dirección de Publicaciones, Dirección de Computación, Coordinación de Teleinformática, Coordinación General de Postgrado.

JABC/YGC/maruja

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso - 6/6

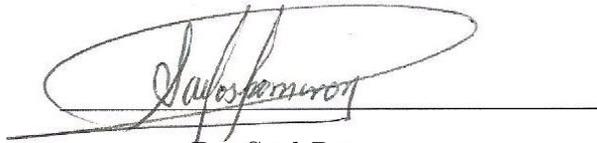
Artículo 41 del REGLAMENTO DE TRABAJO DE PREGRADO (vigente a partir del II Semestre 2009, según comunicación CU-034-2009):

“Los Trabajos de Grado son de la exclusiva propiedad de la Universidad de Oriente, y sólo podrán ser utilizados para otros fines con el consentimiento del Consejo del Núcleo respectivo, quién deberá participarlo previamente al Consejo Universitario, para su autorización.”

A handwritten signature in black ink, appearing to read "J. Antón I", written over a horizontal line.

Br. Johan Antón.

Autor

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Sael Romero", written over a horizontal line.

Dr. Sael Romero.

Tutor