



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

MODELOS DE CADENAS ALIMENTARIAS SIMPLES EN EL  
QUIMIOSTATO  
(Modalidad: Tesis de Grado)

ELIO JOSÉ ARENAS CENTENO

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

Cumaná, Enero de 2011

# ÍNDICE GENERAL

## Contenido

AGRADECIMIENTOS.....	i
DEDICATORIA.....	ii
LISTA DE FIGURAS .....	iii
RESUMEN.....	iv
INTRODUCCIÓN .....	1
CAPÍTULO 1 .....	7
PRELIMINARES.....	7
1.1. Observaciones .....	7
1.2. Estabilidad.....	10
1.3. Estabilidad para Sistemas Lineales .....	10
1.4. Caracterización de los Puntos Críticos.....	12
1.5. Criterio de Estabilidad de Routh-Hurwitz.....	14
1.6. Sistemas Dinámicos .....	15
1.7. Linealización de Sistemas no Lineales Bidimensionales .....	17
1.8. Sistemas Periódicos Lineales .....	20
1.9. Obtención de Exponentes de Floquet.....	23
CAPÍTULO 2 .....	29
MODELO BIDIMENSIONAL RELACIONADO CON EN QUIMIOSTATO: UNA CADENA ALIMENTICIA SIMPLE.....	29
2.1. Significado de las Variable.....	33
2.2. Puntos de Equilibrio .....	40

2.3. Estabilidad de los Puntos de Equilibrio.....	42
2.4. Estabilidad Global del Punto $E_2$ Aplicando el Criterio Negativo de Bendixson .....	46
CAPÍTULO 3 .....	48
MODELO TRIDIMENSIONAL RELACIONADO CON EL QUIMIOSTATO: UNA CADENA ALIMENTICIA SIMPLE.....	48
3.1. Significado de las Variables .....	50
3.2. Restricción a un Sistema Bidimensional Eliminando una de las Variables	56
3.3. Puntos de Equilibrio .....	60
3.4. Estabilidad de los Puntos de Equilibrio en la Frontera de $A$ .....	61
3.5. Puntos de Equilibrio en el Interior de $A$ .....	64
3.6. Estabilidad del Punto $E_c$ .....	66
CONCLUSIONES.....	78
BIBLIOGRAFÍA.....	80
HOJA DE METADATOS.....	82



## **AGRADECIMIENTOS**

A toda mi familia por su aporte a la finalización de esta tesis.

Al Dr. Sael Romero, por haberme guiado en la realización de este trabajo, así como gran aporte por sus sugerencias y correcciones. Le doy las gracias por haber creído en mí y haber sido mi asesor. También le doy gracias a su aporte en mi formación académica y gran parte de esta tesis es en mérito a él.

A todos mis amigos, en especial a aquellos de matemáticas que compartimos tantos momentos de estudio como Antonio Zapata y José Romero.

A todos los profesores, en especial al profesor Juan González, por su aporte académico y sugerencias para las correcciones en la culminación de esta tesis.

Gracias a la institución.

## **DEDICATORIA**

A Dios, por haberme permitido llegar hasta aquí. Y en especial a mis abuelos, padres, tías y hermanos por darme apoyo y creer en mí.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Tasa de Crecimiento del Microorganismo.....	4
Figura 2: Localización de los Puntos de Equilibrio $E_1$ y $E_2$ . .....	42
Figura 3: Localización de los Puntos de Equilibrio del Sistema (3.6) .....	76

## **RESUMEN**

En esta tesis se analizaron dos modelos de cadenas alimentarias simples, en el quimiostato, a través de dos sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO), uno bidimensional y otro tridimensional.

El bidimensional está compuesto por un nutriente y un microorganismo que se alimenta sólo de dicho nutriente. Se obtienen condiciones suficientes para la estabilidad asintótica tanto local como global del sistema. Luego se estudia el sistema tridimensional, el cual está compuesto por un nutriente y dos microorganismos, en donde uno de ellos está en el medio de la cadena alimentaria, es decir, este microorganismo sólo se alimenta del nutriente y a su vez es presa del otro microorganismo. Aquí se realizó el mismo estudio hecho con el sistema bidimensional, además se hace una restricción a la variable que corresponde al nutriente para hacer el trabajo más viable.

Se demuestra que el punto de equilibrio de coordenadas positivas es local asintóticamente estable, y se localiza un único ciclo límite alrededor de este.





## INTRODUCCIÓN

Las ecuaciones diferenciales constituyen una de las principales herramientas utilizadas por los científicos para hacer modelos matemáticos de sistemas reales. Un modelo matemático se define como una descripción desde el punto de vista de las matemáticas de un hecho o fenómeno del mundo real, desde el tamaño de la población, hasta fenómenos físicos. El objetivo de la elaboración de un modelo matemático es entender ampliamente el fenómeno y predecir su comportamiento futuro [1].

Un tema de interés en las últimas décadas es el tratamiento de los aspectos teórico-prácticos de la dinámica de poblaciones que intervienen en cadenas alimentarias.

El caso más sencillo de una cadena alimentaria en el quimiostato se puede escribir por medio de tres eslabones. En el primer eslabón de la cadena está un suplemento alimenticio o nutriente de crecimiento, que frecuentemente se encuentra en proporciones limitadas, en el nivel intermedio de la cadena se encuentra la población presa y una población depredadora está en el último eslabón [1].

Experimentalmente, este proceso se puede desarrollar en un ensayo de laboratorio con un aparato denominado quimiostato, el cual consiste de tres botellas, una alimentaria, otra donde ocurre todo el experimento, llamada botella de cultivo, y una última 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 del tema [2]- [3].

El quimiostato viene a representar el punto inicial para modelos biológicos más reales, los cuales conducen a problemas matemáticos interesantes. Todas estas acotaciones reflejan la importancia del quimiostato.

En esta tesis se propone investigar la dinámica del modelo de cadena alimentaria en el quimiostato, que se cita 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 de tres eslabones, con respuesta funcional de Holling tipo II (o de Michaelis-Menten).

Los modelos son descritos por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Las investigaciones, realizadas las tres últimas décadas, muestran que la dinámica de los modelos de cadenas alimentarias de tres eslabones exhibe un comportamiento variado, incluyendo atractores múltiples y caos [4]. El eje principal de la investigación que se llevó a cabo es aclarar algunos aspectos del complejo comportamiento de estos modelos de cadenas alimentarias.

El modelo específico de cadena alimentaria de tres eslabones que me ocupa, se estudió en un hábitat, dominio en  $\mathbf{R}_+^3$ . Este hábitat está compuesto por un nutriente  $S$  cuya concentración es denotada por  $S(t)$ , el cual se supone distribuido de manera uniforme en el quimiostato, y dos especies: una presa, denotada por  $P$ , que crece a expensas del nutriente y una especie depredada denotada por  $Q$ , que se alimenta de la presa.

En ausencia de fenómenos migratorios, la interacción local entre las especies y el nutriente en el quimiostato, se representa por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias [1].

En primer lugar, se deducen las ecuaciones que modelan el desarrollo en el quimiostato, donde se colocan microbios y se van introduciendo nutrientes necesarios para su subsistencia. Estas vienen dadas por

$$\frac{dS}{dt} = \text{tasa de entrada} - \text{tasa de salida} - \text{tasa consumida},$$

$$\frac{dP}{dt} = \text{tasa de reproducción} - \text{tasa de salida.}$$

Matemáticamente, este modelo se representa mediante el sistema

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= \frac{FS_0}{V} - \frac{FS}{V} - \frac{1}{\gamma} f(S)P \\ \frac{dP}{dt} &= f(S)P - \frac{FP}{V}, \end{aligned} \tag{1}$$

donde  $S_0$  representa la concentración inicial de nutriente,  $F/V = D$  la tasa de dilución,  $f$

( $S$ ) la tasa en la que cada microbio consume el nutriente y  $\gamma$  representa el factor de producción, el cual se puede interpretar como un factor de conversión de nutriente en biomasa.

Se debe recalcar que este modelo fue deducido por Jacques Monod [5], para describir el crecimiento de microbios en el quimiostato. Monod mostró empíricamente que la tasa de crecimiento del microbio,  $f(S)$ , se ajusta a la relación hiperbólica

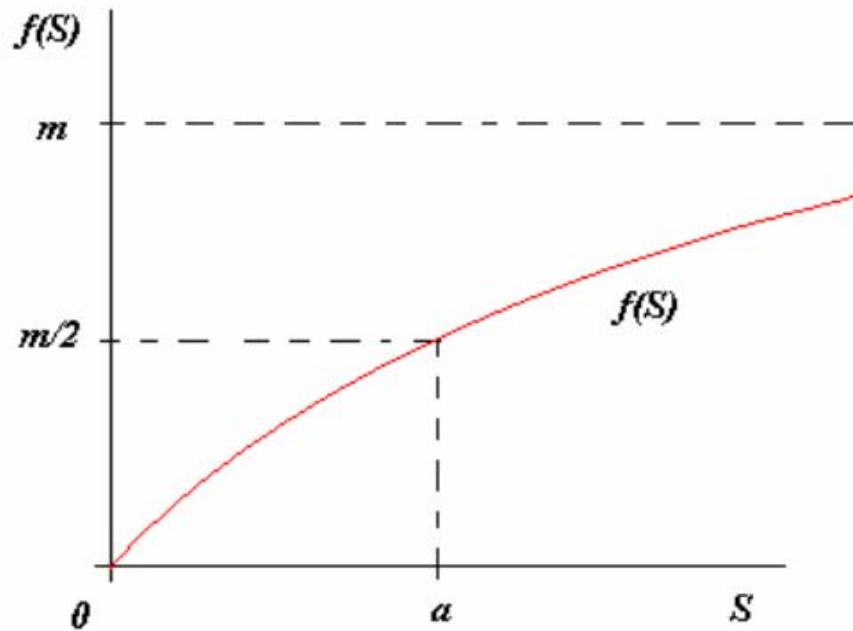
$$f(S) = \frac{mS}{a+S};$$

donde “ $m$ ” representa el nivel de nutriente (tasa máxima de nutrientes, con unidades

1/tiempo), “ $a$ ” representa la constante de saturación media; es decir,  $f(a) = m/2$  (en

unidades de *masa/volumen*).

En la siguiente gráfica se muestra la tasa de crecimiento del microorganismo.



**Figura 1:** Tasa de Crecimiento del Microorganismo.

Esta relación es igual a la ley de Michaelis-Menten sobre reacciones enzimáticas. De esta manera, se podría pensar que el crecimiento en microbios es gobernado por

reacciones enzimáticas. Se podría, entonces, decir que  $f(S) = (mS) / (a + S)$  es una

función de saturación Monod o Michaelis-Menten, lo cual significa que el microbio es limitado en su habilidad para consumir nutrientes [1].

Para estudiar modelos matemáticos que involucran muchos parámetros, se debe

adimensionar el modelo, consiguiendo minimizar el número de parámetros y hacer más viable el estudio de la dinámica del modelo. De esta manera, se llega al modelo sin dimensiones:

$$\frac{dS}{dt} = 1 - S - \frac{mSP}{a+S} \quad (2)$$

$$\frac{dP}{dt} = \frac{mSP}{a+S} - P,$$

con  $S(0) \geq 0$ ,  $P(0) \geq 0$ , donde  $S(t)$  como antes 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 antes. En esta tesis se estudió la dinámica global del sistema (2).

Luego, al agregar una nueva especie  $Q$  que se llamará depredadora y cuya concentración se denotará  $Q(t)$ , la cual se alimentará de la especie  $P$ , resulta el modelo de cadena alimentaria de tres eslabones en el quimiostato. Esta cadena alimentaria se representa a través de un sistema tridimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= 1 - S - \frac{m_1SP}{a_1+S} \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{m_1SP}{a_1+S} - P - \frac{m_2PQ}{a_2+P} \\ \frac{dQ}{dt} &= \frac{m_2PQ}{a_2+P} - Q, \end{aligned} \quad (3)$$

con  $S(0) = S_0 \geq 0$ ,  $P(0) = P_0 \geq 0$ ,  $Q(0) = Q_0 \geq 0$ ,  $t \geq 0$ . De esta manera, se obtiene el

modelo estudiado en [6], el cual es el tema principal que se estudió detalladamente en esta tesis. Es de recalcar que se mostraron, a través de lemas, algunos resultados (no demostrados en [6]), además se hicieron algunas gráficas de las soluciones de los modelos, posteriormente, se finalizó con una discusión resumida, desde un punto de

vista biológico, de los resultados obtenidos.

Esta tesis está estructurada de la siguiente manera:

1. En el capítulo uno, se menciona la teoría preliminar necesaria para la comprensión y realización de los capítulos dos y tres. Se exponen definiciones, teoremas, criterios, relacionados con la teoría de estabilidad, local y global. Entre los más importantes, se pueden mencionar el criterio de Estabilidad de Ruth-Hurwitz, el teorema del criterio negativo de Bendixson y el teorema de Poincaré-Bendixson.

2. En el capítulo dos, se analiza el modelo bidimensional (1). Se realizó un adimensionamiento que permitió trabajar sin escalas e hizo el trabajo más viable. Además, se verificó que las soluciones del sistema cumplan con las condiciones de acotamiento y que permanezcan positivas para condiciones iniciales positivas, así como condiciones necesarias para la supervivencia del organismo  $P$ . Luego se hallaron sus puntos de equilibrio y se verificaron sus propiedades de estabilidad, tanto local como globalmente.

3. En el capítulo tres, se hizo un estudio similar al realizado en el capítulo dos. Aquí se trabajó el modelo (3). El estudio de este se hace luego del adimensionamiento, se verificó que las soluciones del sistema cumplan con las condiciones de acotamiento y que permanezcan positivas para condiciones iniciales positivas, además se hizo una restricción a un sistema de dos ecuaciones a través de la sustitución del nutriente, lo cual volvió el trabajo menos engorroso. Se verificaron las condiciones de supervivencia para la especie depredadora  $Q$ . Además se realizó el estudio de la estabilidad local y global de sus puntos de equilibrio.

# CAPÍTULO 1

## PRELIMINARES

En este capítulo se dan algunas definiciones y teoremas que se usan en el trabajo haciendo énfasis en el material que suponemos "menos conocidos". Para los teoremas, que aparecen sin demostración, se da una referencia pertinente para su consulta.

La forma normal de un Problema de Valor Inicial (P.V.I) para un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden es

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

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

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

### 1.1. Observaciones

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  $\Omega$  es conexo si no existen conjuntos  $A$  y  $B$  tal que



$$A \cap B \cap \Omega = \emptyset, \Omega \cap A \neq \emptyset, \Omega \cap B \neq \emptyset \text{ y } \Omega \subset A \cup B.$$

- Un conjunto de puntos  $\Omega$  es convexo si cualquier segmento de recta que una dos puntos que pertenezcan a él, también pertenezca al conjunto.
- Un subconjunto  $\Omega$  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  $J$  es 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.

Más adelante, con el propósito de mostrar la existencia y unicidad se usa el siguiente resultado cuya demostración puede encontrarse en [7].

**Proposición 1.1.1.**

Sea  $F : J \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  una función continua. Donde  $J$  es un intervalo y  $\Omega$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$ . Supongase que  $\partial F / \partial x$  existe, es continua y es

uniformemente acotada sobre  $J \times \Omega$ , con  $\Omega$  conjunto convexo. Si  $J \times \Omega$  es un subconjunto acotado de  $\mathbb{R}^{n+1}$ , entonces  $F$  es globalmente Lipschitz sobre  $J \times \Omega$ .

**Teorema 1.1.1. Existencia y unicidad.**

Se considera 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  $D_{x_j} F_i$  ( $i, j = 1, \dots, n$ ) 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 [8].

## 1.2. Estabilidad

Se considera el sistema (1.1) donde  $F$  es localmente Lipschitz,  $F \in C [ J \times \Omega, \mathbb{R}^n ]$ ,

$J (a, b)$ , con,  $-\infty \leq a < b < +\infty$ ,  $\Omega$  un subconjunto abierto y conexo de  $\mathbb{R}^n$  y  $x (t)$  una solución del sistema.

### Definición 1.2.1.

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

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

Si la solución  $x(t)$  no es estable se dice que es inestable.

### Definición 1.2.2.

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

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

## 1.3. Estabilidad para Sistemas Lineales

Se considera el sistema lineal

$$x' = f(t, x) \tag{1.3}$$

donde  $f \in C[J \times D, \mathbb{R}^n]$ ,  $J = (\tau, +\infty)$ ,  $\tau \geq -\infty$ ,  $D$  es un subconjunto abierto y conexo de  $\mathbb{R}^n$ .

**Definición 1.3.1.**

Se dice que la solución  $x(t, t_0, x_0)$  del sistema (1.3) es estable en  $t = t_0$ , si dado  $\varepsilon > 0$ , existe  $\delta = \delta(\varepsilon, t_0) > 0$ , tal que

$$|x(t, t_0, x_0) - x(t, t_0, x_1)| < \varepsilon \quad \text{para todo } t \geq t_0 \text{ y } x_1 \in B_\delta(x_0).$$

Si la solución no es estable en el instante  $t_0$ , se dice que  $x(t, t_0, x_0)$  es inestable en  $t_0$ .

**Definición 1.3.2.**

La solución  $x(t, t_0, x_0)$  del sistema (1.3) es asintóticamente estable, si además de ser estable, existe  $\rho > 0$  tal que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t, t_0, x_0) - x(t, t_0, x_1)| = 0,$$

para todo  $x_1 \in B_\rho(x_0)$ .

**Definición 1.3.3.**

Toda solución es estable, si ella es estable para todo  $t > \tau$ .

Un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias es lineal no homogéneo si puede ser escrito de la forma

$$x' = A(t)x + b(t) \tag{1.4}$$

donde  $A(t) = (a_{ij}(t))$  es una matriz  $n \times n$  y  $b(t) = \text{col}[b_1(t), b_2(t), \dots, b_n(t)]$  es una

función de  $\mathbb{R}$  en  $\mathbb{R}^n$ . Cuando  $b(t)$  es la función nula se dice que el sistema es homogéneo

y puede ser expresado mediante el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$x' = A(t)x \quad (1.5)$$

**Definición 1.3.4.**

El sistema (1.4) es estable (asintóticamente estable), si toda solución de (1.4) lo es.

**Teorema 1.3.1.**

El sistema (1.4) es estable (asintóticamente estable), si y sólo si la solución trivial del sistema (1.5) lo es.

**Demostración:** Ver [9].

**Teorema 1.3.2.**

El sistema (1.5) es estable si y sólo si todas sus soluciones son acotadas.

**Demostración:** Ver [9].

**1.4. Caracterización de los Puntos Críticos**

Se considera el sistema

$$x' = a_1x + b_1y \quad (1.6)$$

$$y' = a_2x + b_2y$$

donde  $a_1, a_2, b_1, b_2 \in \mathbb{R}$ . Este sistema es equivalente al sistema

$$z' = Az \quad (1.7)$$

donde  $z' = \text{col}(x', y')$ ,  $z = \text{col}(x, y)$ . la matriz  $A$  no depende de la variable  $t$  y está representada por la matriz

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & b_1 \\ a_2 & b_2 \end{pmatrix}. \quad (1.8)$$

A los sistemas del tipo (1.6) o (1.7) se les llama sistemas de ecuaciones diferenciales lineales con coeficientes constantes.

**Definición 1.4.1.**

La función cuadrática

$$F(\lambda) = \det(A - \lambda I) = \lambda^2 - (a_1 + b_2)\lambda + (a_1 b_2 - b_1 a_2) \quad (1.9)$$

se llama polinomio característico del sistema lineal con coeficientes constante (1.6), y la ecuación

$$\det(A - \lambda I) = \lambda^2 - (a_1 + b_2)\lambda + (a_1 b_2 - b_1 a_2) = 0 \quad (1.10)$$

se llama ecuación característica del sistema (1.6).

### **Teorema 1.4.1.**

Sean  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  las raíces de (1.10). La naturaleza del punto crítico está determinada por estas raíces.

#### Casos Principales:

- Si las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son reales, distintas y del mismo signo, entonces es un nodo.
- Si las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son reales, distintas y de signos opuestos, entonces es un punto silla.
- Si las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son complejas conjugadas pero no imaginarias puras, entonces es un foco.

#### Casos Frontera:

- Si las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son reales e iguales, entonces es un nodo.
- Si las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son imaginarias puras, entonces es un centro.

**Demostración:** Ver [10].

Para la caracterización de los equilibrios, es necesario conocer las raíces de la ecuación característica  $\det(A - \lambda I) = 0$ . Esto puede ser complicado si  $n$  es grande, pero, observe que en realidad basta conocer el signo de dichas raíces. Para ello, existen criterios basados en operaciones sobre los coeficientes de la ecuación característica y que permiten determinar el signo de dichas raíces. Entre ellos, cabe destacar el Criterio de Routh-Hurwitz que se dará sin demostración.

### 1.5. Criterio de Estabilidad de Routh-Hurwitz

Antes de introducir el teorema, se define el polinomio de Hurwitz:

#### Definición 1.5.1.

Se dice que

$$P_n(z) = z^n + a_1 z^{n-1} + \dots + a_{n-1} z + a_n \quad (1.11)$$

con  $a_t \in \mathbb{R}$ , es un polinomio de Hurwitz si todas sus raíces tienen parte real negativa.

#### Teorema 1.5.1. Criterio de Routh-Hurwitz

Se considera el polinomio  $P_n(z)$  y supongamos que los  $a_t > 0$ , para todo  $t = 1, 2, \dots, n$ .

Se forma la matriz

$$H_n = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_2 & a_1 & a_1 & 1 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_2 & a_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_n \end{pmatrix} \quad (1.12)$$

y sean

$$\Delta_1 = a_1, \quad \Delta_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_2 & a_1 \end{vmatrix}, \dots, \Delta_n = a_n \Delta_{n-1} \quad (1.13)$$

los sucesivos menores principales de la matriz  $H$ . Entonces, las raíces de  $P_n(z)$  poseen parte real negativa si y sólo si  $\Delta_t > 0$ ,  $t = 1, 2, \dots, n$ .

**Demostración:** Ver [9].

Otra versión para este teorema sería el siguiente.

#### Teorema 1.5.2.

Todas las raíces del polinomio de la ecuación (1.11) tienen parte real positiva si y sólo si:

- $a_n \neq 0$ .

- Todos los coeficientes de (1.11) son positivos.

**Lema 1.5.1.**

Si  $P_n(\lambda)$  es un polinomio de Hurwitz, entonces  $a_i > 0$ , para todo  $i = 1, 2, \dots, n$ .

**Demostración:** Ver [9].

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

**1.6. Sistemas Dinámicos**

En esta parte se presentan algunas de las propiedades de los sistemas dinámicos.

$$x' = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n \tag{1.14}$$

donde,  $n \geq 1$ ,  $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ . Se sabe que dada una condición inicial  $x(0) = x_0$ , este sistema tiene una única solución, la cual denotaremos por  $x(t) = \varphi(t, x_0)$ . Supondremos

además que las soluciones del sistema son prolongables a todo  $\mathbb{R}$ . Bajo estas

condiciones, para  $t \in \mathbb{R}$  consideremos el mapeo  $\varphi_t: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , definido por  $\varphi_t = \varphi(t, x)$ . A la familia monoparamétrica  $\varphi_t$  suele llamársele el flujo de las soluciones del sistema (1.14). El flujo tiene las siguientes propiedades de grupo si  $\varphi(t, x)$  está definida para toda  $t \in \mathbb{R}$  (Ver [11], pág: 175-176):

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

Se puede caracterizar el comportamiento de las soluciones del sistema, cerca de los puntos de equilibrios, linealizando la ecuación (1.14) en  $x_0$ , es decir, obteniendo la



ecuación

$$x' = Ax, x \in \mathbb{R}^n \quad (1.15)$$

donde  $A = f'_x(x_0)$  es la matriz Jacobiana de la función  $f(x)$  en  $x = x_0$ .

### Definición 1.6.1

Un punto  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  es llamado un punto de equilibrio de (1.14) si

$$f(x_0) = 0. \quad (1.16)$$

Un punto de equilibrio  $x_0$  es llamado un punto de equilibrio hiperbólico de (1.14) si ninguno de los autovalores de la matriz jacobiana  $f'_x(x_0)$  tiene parte real nula. El sistema lineal (1.15) con la matriz  $A = f'_x(x_0)$  es llamada la linealización del sistema (1.14) en  $x_0$ .

Las definiciones a continuación se refieren a conjuntos límites y conjuntos invariantes.

### Definición 1.6.2.

La órbita o trayectoria del punto  $x_0$  respecto al sistema (1.14) se define por medio del conjunto

$$O(x_0) = \{x \in \mathbb{R}^n : x = \varphi_t(x_0), t \in \mathbb{R}\}$$

### Definición 1.6.3.

Se dice que el punto  $p \in \mathbb{R}^n$  es un punto  $w$ -límite de la trayectoria del punto  $x_0$  del sistema (1.14), si existe una sucesión  $\{t_i\}_{i \in \mathbb{N}}$ ,  $t_i \rightarrow +\infty$  tal que

$$\lim_{i \rightarrow +\infty} \varphi_{t_i}(x_0) = p.$$

Análogamente, se definen los puntos  $\alpha$ -límite, tomando la sucesión  $\{t_i\}_{i \in \mathbb{N}}$ , de modo que  $t_i \rightarrow -\infty$ .

#### Definición 1.6.4.

Al conjunto de todos los puntos  $w$  – límite de un flujo se denomina conjunto  $w$  – límite. Análogamente, se define el conjunto  $\alpha$  – límite y los denotaremos  $w(x_0)$  y  $\alpha(x_0)$  respectivamente.

#### Definición 1.6.5.

Un conjunto  $E$  se dice positivamente invariante (negativamente invariante) respecto al sistema (1.14), si para cada  $p \in E$ , se tiene que  $\varphi(t, p) \in E$ , para todo  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ). En caso de que  $E$  sea positiva y negativamente invariante, se dice que  $E$  es invariante.

#### Teorema 1.6.1.

Sea  $E \subset \mathbb{R}^n$ , un subconjunto compacto y positivamente invariante con respecto a las soluciones del sistema (1.14), entonces  $p \in E$ , para el conjunto  $w$  – límite de  $p$ , se tiene:

- $w(p) \neq \emptyset$ .
- $w(p)$  es cerrado.
- $w(p)$  es invariante bajo las soluciones del sistema (1.14).
- $w(p)$  es conexo.

**Demostración:** Ver [12].

### 1.7. Linealización de Sistemas no Lineales Bidimensionales

En esta sección se aborda lo referente a la estabilidad y linealización de los sistemas autónomos bidimensionales, cuya definición se da a continuación:

#### Definición 1.7.1.

Un sistema de la forma

$$\begin{aligned}x' &= F(x, y) \\ y' &= G(x, y)\end{aligned}\tag{1.17}$$

donde  $F$  y  $G$  son funciones continuas, tienen primeras derivadas parciales continuas en

todo el plano y la variable independiente  $t$  no aparece en  $F$  y  $G$  se le llama sistema Autónomo.

**Definición 1.7.2.**

Al punto  $(x_0, y_0)$  que satisface  $F(x_0, y_0) = 0$  y  $G(x_0, y_0) = 0$  se le llama punto de equilibrio o punto crítico del sistema (1.17). Los puntos de equilibrio son soluciones particulares de la ecuación diferencial y también son llamados soluciones estacionarias o soluciones distinguidas.

**Definición 1.7.3.**

Se dice que un punto crítico  $(x_0, y_0)$ , es aislado si existe un círculo centrado en  $(x_0, y_0)$  que no contiene ningún otro punto crítico.

En general, los sistemas no lineales no pueden resolverse de manera explícita, por tal motivo, se hace uso de la teoría cualitativa la cual tiene como propósito descubrir todo cuanto sea posible acerca de los diagramas de fase a partir de las funciones  $F$  y  $G$ .

**Definición 1.7.4.**

Se supone por conveniencia que el punto  $(0,0)$  es un punto de equilibrio del sistema (1.17). Se dice que  $(0,0)$  es un punto crítico estable si para cada  $R > 0$  existe  $r < R$ , tal que toda trayectoria que está dentro del círculo  $x^2 + y^2 = r^2$ , para algún  $t = t_0$ , permanece en el círculo  $x^2 + y^2 = R^2$  para todo  $t \geq t_0$ , es decir, si todas las trayectorias que están suficientemente cerca del punto crítico permanecen cercanas a él.

**Definición 1.7.5.**

Si el punto crítico es estable y además, existe un círculo  $x^2 + y^2 = r_0^2$ , tal que toda trayectoria que está dentro de él para algún  $t = t_0$ , tiende al origen cuando  $t \rightarrow \infty$ ; entonces, decimos que el punto es Asintóticamente Estable.

**Definición 1.7.6.**

Si el punto crítico no es estable, se dice que es inestable.

**Definición 1.7.7.**

La matriz

$$J(F(x, y), G(x, y)) = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial x}(x_0, y_0) & \frac{\partial F}{\partial y}(x_0, y_0) \\ \frac{\partial G}{\partial x}(x_0, y_0) & \frac{\partial G}{\partial y}(x_0, y_0) \end{pmatrix} \quad (1.18)$$

se llama matriz Jacobiana del sistema (1.17) evaluada en el punto crítico  $(x_0, y_0)$ .

**Teorema 1.7.1. Criterio Negativo de Bendixson**

Considere el sistema de ecuaciones diferenciales (1.17), donde las funciones  $f, g: \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  son de clase  $C^1$ , si

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

es de signo constante en un dominio simple – conexo  $R$  en  $\mathbb{R}^2$ , entonces no existen órbitas periódicas en  $R$ .

**Demostración:** Ver [18].

**Teorema 1.7.2. Poincaré-Bendixson**

Sea  $M$  un conjunto compacto positivamente invariante respecto al sistema de ecuaciones diferenciales (1.17) donde las funciones  $f, g: \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  son de clase  $C^1$ , que contienen un número finito de puntos de equilibrios. Sea  $p \in M$ , y consideremos a  $w(p)$ . Entonces una de las siguientes posibilidades es cierta:

- $w(p)$  es un punto de equilibrio.
- $w(p)$  es una órbita cerrada.

donde  $w(p)$  es el conjunto de todos los puntos  $w$  – límite de un flujo de las soluciones del sistema (1.17).

**Demostración:** Ver [13].

### **Teorema 1.7.3. Green**

Sea  $C$  una curva cerrada simple positivamente orientada, diferenciable por trozos, en el plano y sea  $D$  la región limitada por  $C$ . Si  $f$  y  $g$  tienen derivadas parciales continuas en una región abierta que contiene  $D$ , entonces

$$\int_C (f dS + g dP) = \iint_D \left( \frac{\partial g}{\partial S} - \frac{\partial f}{\partial P} \right) dA.$$

**Demostración:** Ver [19].

### **1.8. Sistemas Periódicos Lineales**

Se considera el sistema lineal homogéneo

$$x' = A(t)x, \quad -\infty < t < \infty \quad (1.19) \text{ donde}$$

$A(t)$  es una matriz  $n \times n$  y sus elementos son funciones continuas de  $\mathbf{R}$  en  $\mathbf{R}$ . Además existe  $T > 0$ , tal que

$$A(t) = A(t+T). \quad (1.20)$$

Al sistema (1.17) se le llama un sistema periódico lineal y el mínimo número  $T > 0$  que satisfaga (1.20) se le llama el período de  $A(t)$ .

#### **Teorema 1.8.1.**

Sea  $B \in \mathbf{R}^{n \times n}$  una matriz no singular. Entonces existe una matriz  $A \in \mathbf{C}^{n \times n}$ , que no

es única, la cual conmuta con  $B$  y que es tal que

$$e^A = B.$$

(La matriz  $A$  se dice que es el logaritmo de  $B$ ,  $A = \log B$ ). Además, si existe  $D \in$

$\mathbb{R}^{n \times n}$  tal que

$$B = D^2,$$

entonces existe  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  tal que

$$A = \log B.$$

**Demostración:** Ver [13].

El siguiente teorema (importante) establece una relación de un sistema lineal periódico con un sistema con coeficientes constantes.

### **Teorema 1.8.2. Floquet**

Sea  $A: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^{n \times n}$  una función matricial periódica de periodo  $T$ , entonces cualquier matriz fundamental de (1.19) puede ser escrita como

$$\phi(t) = P(t)e^{Rt} \tag{1.21}$$

donde  $P: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{C}^{n \times n}$  es  $T$  periódica,  $P(t)$  es no singular para todo  $t \in \mathbb{R}$  y  $R \in \mathbb{C}^{n \times n}$  es

una matriz constante.

También puede ser escrita como

$$\phi(t) = S(t)e^{Qt} \quad (1.22)$$

donde  $S: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^{n \times n}$  es  $2T$  periódica,  $S(t)$  es no singular para todo  $t \in \mathbb{R}$  y  $Q \in \mathbb{R}^{n \times n}$  es

una matriz constante.

**Demostración:** Sea  $\phi(t)$  una matriz fundamental del sistema (1.19), entonces

$$\phi'(t+T) = A(t+T)\phi(t+T) = A(t)\phi(t+T);$$

por lo tanto  $\phi(t+T)$  es una matriz solución de (1.19) y por la fórmula de Abel  $\det \phi(t+T) \neq 0$ , luego  $\phi(t+T)$  es una matriz fundamental de (1.19). Por lo tanto existe una matriz constante no singular  $C$  tal que

$$\phi(t+T) = \phi(t)C. \quad (1.23)$$

Además por ser  $C$  no singular existe su logaritmo,  $\log C$ . Se define:

$$R = \left( \frac{1}{T} \right) \log C.$$

Como se observa,  $R \in \mathbb{C}^{n \times n}$ , es una matriz constante, tal que

$$e^{RT} = C.$$

Sea

$$P(t) = \phi(t)e^{-Rt}; \quad (1.24)$$

claramente  $P(t)$ , por ser el producto de dos matrices no singulares, es no singular.

Ahora bien,

$$\begin{aligned}
P(t+T) &= \phi(t+T)e^{-R(t+T)} = \phi(t)Ce^{-R(t+T)} \\
&= \phi(t)e^{RT}e^{-RT}e^{-Rt} = \phi(t)e^{-Rt} = P(t),
\end{aligned}$$

así  $P(t)$  tiene periodo  $T$ . Resolviendo la ecuación (1.24) para  $\phi(t)$  se obtiene

$$\phi(t) = P(t)e^{Rt},$$

lo que demuestra la primera parte del teorema.

Análogamente, sea  $Q \in \mathbb{R}^{n \times n}$  tal que

$$e^{2QT} = C^2.$$

$S(t) = \phi(t)e^{-Qt}$  es no singular, real y

$$\begin{aligned}
S(t+2T) &= \phi(t+2T)e^{-Q(t+2T)} = \phi(t)C^2e^{-2QT}e^{-Qt} \\
&= \phi(t)e^{-Qt} = S(t).
\end{aligned}$$

Como puede verse  $S(t)$  es no singular y  $2T$  periódica, y de la definición de  $S(t)$  queda claro que

$$\phi(t) = S(t)e^{Qt}.$$

### **Definición 1.8.1.**

A la matriz  $C$  definida en (1.23) se le llama una matriz de monodromía para el sistema (1.19).

## **1.9. Obtención de Exponentes de Floquet**

### **Teorema 1.9.1.**



Existe un cambio de variable (invertible) periódico que transforma el sistema lineal periódico (1.19) en un sistema lineal con coeficientes constantes

$$y' = Ry.$$

donde  $R$  es la matriz dada en el teorema de Floquet.

**Demostración:** Si  $\phi(t)$  es una matriz fundamental de (1.19), entonces existe una matriz constante  $R$  y una matriz  $P(t)$  de orden  $n$  y de periodo  $T$ , tal que

$$\phi(t) = P(t)e^{Rt}. \quad (1.25)$$

Haciendo el cambio de variable  $x = P(t)y$  en (1.19), se tiene

$$x' = P(t)y' + P'(t)y$$

implica que

$$P(t)y' = A(t)P(t)y - P'(t)y; \quad (1.26)$$

por otro lado se tiene

$$\phi'(t) = A(t)\phi(t),$$

por lo tanto

$$\phi'(t) = P'(t)e^{Rt} + P(t)Re^{Rt}$$

implica

$$P'(t)e^{tR} + P(t)Re^{tR} = A(t)P(t)e^{tR};$$

así

$$P'(t) = A(t)P(t) - P(t)R.$$

Sustituyendo en (1.26) se tiene

$$P(t)y' = A(t)P(t)y - A(t)P(t)y + P(t)Ry,$$

obteniéndose de este modo

$$P(t)y' = P(t)Ry.$$

Como  $P(t)$  es invertible se tiene que

$$y' = Ry,$$

el cual es un sistema de coeficientes constantes.

**Definición 1.9.1.**

Los autovalores de  $e^{TR}$  se llaman multiplicadores de (1.19).

Por otro lado, se tiene

$$\phi(t) = P(t)e^{tR};$$

si se elige  $I = \phi(0)P(0)e^0$ , entonces  $I = P(0)$ , por lo tanto

$$P(0) = P(0+T) = P(T) = I$$

de lo cual se obtiene

$$\phi(T) = e^{TR}.$$

**Definición 1.9.2.**

Los autovalores de  $R$  se llaman exponentes característicos de (1.19).

**Observación.** Si  $\rho_i$  es un exponente característico, entonces  $\lambda_i = e^{\rho_i T}$  es un multiplicador característico, y se tiene que

$$\rho_i = \frac{1}{T} \log \lambda_i.$$

Si hay soluciones periódicas entonces  $\lambda_i = 1$ , es decir,  $\rho_i = 0$  para algún  $i$ , si los demás tienen parte real negativa, entonces hay estabilidad, pero si un  $\rho_i$  tiene parte real positiva, entonces hay inestabilidad.

Aplicando la fórmula de Abel (ver teorema 2.3 en [13]) poniendo  $t_0 = 0$  y

$\phi(0) = I$ , se tiene

$$\det \phi(T) = \det \phi(0) \exp \left\{ \int_0^T \text{tr} A(s) ds \right\} = \exp \left\{ \int_0^T \text{tr} A(s) ds \right\};$$

si los  $\lambda_i$  son autovalores de  $\phi(T)$ , entonces por Lemas (7.2) y (7.3) en [13] se tiene que

$$\det \phi(T) = \prod_{i=1}^k \lambda_i$$

y

$$\prod_{i=1}^k \lambda_i = \exp \left\{ \int_0^T \text{tr} A(s) ds \right\} \quad (1.27)$$

### Teorema 1.9.2.

- Una condición necesaria y suficiente para que el sistema (1.19) sea uniformemente estable es que los exponentes característicos tengan parte real ( $\leq 0$ ) y que los únicos exponentes característicos con parte real ( $= 0$ ) tengan divisores elementales simples, es decir que el número de autovectores linealmente independientes es igual a la multiplicidad algebraica del autovalor.
- Una condición necesaria y suficiente para que el sistema (1.19) sea uniformemente asintóticamente estable es que los exponentes característicos tengan parte real ( $< 0$ ). Si este es el caso y  $u(t)$  es una matriz solución de (1.19), existe  $k > 0$ ,  $\alpha > 0$  tal que

$$|u(t)u^{-1}(s)| \leq ke^{-\alpha(t-s)}, \quad t \geq s.$$

**Demostración:** Ver [13].

### Ejemplo 1.9.1.

$$A(t) = \begin{bmatrix} -1 + \frac{3}{2} \cos^2 t & 1 - \frac{3}{2} \cos t \sin t \\ -1 - \frac{3}{2} \sin t \cos t & -1 + \frac{3}{2} \sin^2 t \end{bmatrix} \quad (1.28)$$

Los autovalores  $\mu_1(t)$  y  $\mu_2(t)$  de  $A(t)$  son

$$\mu_1 = \frac{-1+i\sqrt{7}}{4}, \quad \mu_2 = \frac{-1-i\sqrt{7}}{4}$$

y, en particular, la parte real de los autovalores es negativa.

Sin embargo, se puede verificar directamente que el vector

$$(-\cos t, \sin t) \exp\left(\frac{t}{2}\right)$$

es solución de  $x'(t) = A(t)x(t)$ , con  $A(t)$  dado por (1.28) y esta solución es no acotada cuando  $t \rightarrow \infty$ . El multiplicador correspondiente es  $\lambda_1 = -e^{\pi/2}$  con  $|\lambda_1| > 1$ , es decir,  $\rho_1$  tiene parte real positiva. El otro multiplicador es  $\lambda_2 = -e^{-\pi}$  ya que (1.27) dice que el producto de los multiplicadores es  $\lambda_1\lambda_2 = e^{-\pi/2}$ .

**Nota:** El problema de determinación de los multiplicadores o exponentes característicos de sistemas periódicos lineales es una tarea extremadamente difícil.

Para finalizar esta sección se enuncia un resultado importante el cual se usará en el capítulo 3.

**Teorema 1.9.3.**

Sea  $\gamma(t)$  una solución periódica de

$$x' = f(x). \tag{1.29}$$

Si  $n - 1$  de los multiplicadores de Floquet de

$$y' = f_x(\gamma(t))y$$

pertenecen al interior del círculo unitario en el plano complejo, entonces  $\gamma$  es una solución asintóticamente orbitalmente estable de (1.29).

**Demostración:** Ver [2].

## CAPÍTULO 2

### MODELO BIDIMENSIONAL RELACIONADO CON EN QUIMIOSTATO: UNA CADENA ALIMENTICIA SIMPLE.

El quimiostato consiste de tres vasos interconectados, un vaso llamado botella alimentaria que contiene todos los nutrientes necesarios para el crecimiento de un microorganismo, todos en exceso excepto uno, el cual es dado a conocer como el nutriente límite. El segundo vaso es llamado vaso de cultivo, y es aquí donde la acción tiene lugar, el tercer vaso es llamado vaso de desperdicio o vaso colector, en este 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, nos concentramos en el nutriente limitante, llamado de ahora en adelante simplemente el nutriente, e ignoramos los otros que están presentes en cantidades sobrantes.

El contenido de la botella alimentaria es bombeado a una razón constante dentro del vaso de cultivo; el contenido del vaso de cultivo es a su vez bombeado a la misma razón constante dentro del 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 con el cultivo que se produce por lotes.

Se busca la forma de escribir las ecuaciones diferenciales para este modelo, y empezamos considerando un sólo organismo creciendo en el quimiostato. La razón de cambio del nutriente puede ser expresada como

$$\text{razón de cambio} = \text{tasa de ingreso} - \text{tasa de desperdicio} - \text{tasa de consumo},$$

mientras que la del organismo puede ser expresada como

$$\text{razón de cambio} = \text{tasa de crecimiento} - \text{tasa de desperdicio}.$$

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 en el tiempo  $t$ . La tasa de cambio del nutriente es la diferencia entre la cantidad de nutriente que ha sido bombeado dentro del vaso por unidad de tiempo y la cantidad de nutriente bombeado fuera del vaso por unidad de tiempo. Si no hubo ningún organismo y en consecuencia ningún consumo, entonces la ecuación para el nutriente sería

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

donde el apóstrofe denota la derivada con respecto al tiempo, es decir,  $' = d/dt$ . Es de observar que las unidades de cada lado expresadas en términos *masa/tiempo*. Como  $V$  es constante, la cantidad en el lado izquierdo se puede escribir como  $VS'(t)$  y ambos lados divididos por  $V$ . La cantidad  $F/V$ , llamada la tasa de dilución (o de 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 de consumo, basada en evidencias experimentales, se remonta a lo hecho por Monod [5, 14]. 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 de  $1/t$ ), 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. La forma (y la terminología) del término de consumo es la de la cinética de enzimas, donde  $S$  podría ser un sustrato. Los parámetros " $a$ " y " $m$ " pueden ser medidos experimentalmente. Como este enfoque es aceptado generalmente por ecólogos de microbios, y como los parámetros pueden ser medidos, la fórmula Michaelis-Menten (o Monod) es usada frecuentemente como una función de provecho, es decir, es una función de beneficio para el organismo  $P$ .

Como se sabe, la forma del término de consumo depende de evidencias experimentales y no reposa sobre bases fisiológicas. La absorción e incorporación en el organismo de nutriente es un fenómeno muy complejo desde el punto de vista de la biología molecular. En efecto, el transporte del nutriente a través de la pared celular es en sí mismo un fenómeno muy complejo. En [15], dan una introducción descriptiva (es decir, no matemática) para la fisiología microbiana y sus complejidades. La función Monod y otras fórmulas similares dan una descripción agregada del nutriente absorbido e incorporado al organismo. La ecuación diferencial para  $S$  toma la forma

$$S' = (S^{(0)} - S)D - \frac{mS}{(a + S)} \frac{P}{\gamma}, \quad (2.1)$$



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

$$P' = P \left( \frac{mS}{a+S} - D \right), \quad (2.2)$$

donde  $\gamma$  es una constante de "productividad" que refleja la conversión de nutriente al organismo. La constante  $\gamma$  se puede determinar (en cultivos por lotes) por medio del cociente

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

de aquí que  $\gamma$  no tiene dimensiones.

Las condiciones iniciales apropiadas son  $S(0) \geq 0$  y  $P(0) > 0$ . Se puede notar 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 escritas como:

$$\frac{S'}{S^{(0)}} = \left( 1 - \frac{S}{S^{(0)}} \right) D - \frac{mS/S^{(0)}}{\left( a/S^{(0)} + S/S^{(0)} \right)} \frac{P}{S^{(0)}\gamma};$$

$$\frac{P'}{S^{(0)}\gamma} = \left( \frac{P}{S^{(0)}\gamma} \right) \left( \frac{mS/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S/S^{(0)}} - D \right).$$

## 2.1. Significado de las Variable

$S^{(0)}$ : Concentración inicial de nutriente.

$S(t) = S$ : Concentración de nutriente en el tiempo  $t$ .

$P(t) = P$ : Densidad del microorganismo en el tiempo  $t$ .

$m$ : Tasa máxima de crecimiento del microorganismo.

$D$ : Tasa de dilución o de desperdicios.

$a$ : Tasa de saturación media, esto es, es el valor de la densidad del nutriente para el cual la respuesta funcional alcanza la mitad de su máximo.

$\gamma$ : Es una constante de productividad que refleja la conversión de nutriente al organismo.

Midiendo  $S$ ,  $a$ , y  $P/\gamma$  en unidades de  $S^{(0)}$  y el tiempo en unidades de  $D^{-1}$ . Luego

haciendo el siguiente cambio de variables

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

se tiene que

$$\frac{d\bar{S}}{d\bar{t}} = \frac{1}{S^{(0)}} \frac{dS}{dt}; \quad \frac{d\bar{P}}{d\bar{t}} = \frac{1}{\gamma S^{(0)}} \frac{dP}{dt} \quad \text{y} \quad \frac{d\bar{t}}{d\bar{t}} = \frac{1}{D}.$$

Entonces

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{S}}{d\bar{t}} &= \frac{d\bar{S}}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{S^{(0)}} \frac{dS}{dt} \frac{1}{D} = \frac{1}{D} \left[ \left(1 - \frac{S}{S^{(0)}}\right) D - \frac{mS/S^{(0)}}{\left(a/S^{(0)} + S/S^{(0)}\right)} \frac{P}{S^{(0)}\gamma} \right] \\ &= 1 - \frac{S}{S^{(0)}} - \frac{1}{D} \left[ \frac{mS/S^{(0)}}{\left(a/S^{(0)} + S/S^{(0)}\right)} \frac{P}{S^{(0)}\gamma} \right] = 1 - \bar{S} - \frac{\bar{m}\bar{S}\bar{P}}{a + \bar{S}}.\end{aligned}$$

Por otro lado

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{P}}{d\bar{t}} &= \frac{d\bar{P}}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{\gamma S^{(0)}} \frac{dP}{dt} \frac{1}{D} = \frac{1}{D} \left[ \left(\frac{P}{\gamma S^{(0)}}\right) \left(\frac{mS/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S/S^{(0)}} - D\right) \right] \\ &= \frac{P}{\gamma S^{(0)}} \left[ \frac{1}{D} \left(\frac{mS/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S/S^{(0)}}\right) - 1 \right] = \bar{P} \left( \frac{\bar{m}\bar{S}}{a + \bar{S}} - 1 \right),\end{aligned}$$

finalmente, eliminando las barras se tiene el modelo adimensionado a estudiar:

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

**Lema 2.1.1.**

La solución  $(S(t), P(t))$ , con condiciones iniciales positivas permanece positiva para todo  $t > 0$ .

**Demostración:** Se demostró primero que  $S(t) > 0$  para todo  $t > 0$ . Para esto sólo basta probar que  $S(t) \neq 0$  para todo  $t > 0$ . Se supone lo contrario, es decir que para algún  $\varepsilon \geq 0$  en el eje de las abscisas se tiene que  $S(\varepsilon) = 0$ , entonces

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

lo cual es contradictorio, ya que  $S(0) \geq 0$ , es decir, la pendiente de la recta tangente a la curva  $S(t)$  en  $\varepsilon$  debería ser cero o negativa. Por lo tanto,  $S(t) > 0$  para todo  $t > 0$ ,

mientras exista la solución.

Se prueba ahora que  $P(t) > 0$ , para todo  $t > 0$ . De la segunda ecuación de (2.3), se tiene

$$\frac{1}{P(t)} \frac{dP(t)}{dt} = \frac{mS(t)}{a+S(t)} - 1$$

por lo que

$$\frac{dP(t)}{P(t)} = \left( \frac{mS(t)}{a+S(t)} - 1 \right) dt.$$

Integrando ambos lados desde cero hasta  $t$ , se tiene

$$\ln P(\tau) \Big|_0^t = \int_0^t \left( \frac{mS(\tau)}{a+S(\tau)} - 1 \right) d\tau$$

esto implica que

$$\ln P(t) - \ln P(0) = \int_0^t \left( \frac{mS(\tau)}{a+S(\tau)} - 1 \right) d\tau$$

por propiedad del logaritmo

$$\ln \frac{P(t)}{P(0)} = \int_0^t \left( \frac{mS(\tau)}{a+S(\tau)} - 1 \right) d\tau$$

aplicando función exponencial en ambos lados, queda

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

por lo tanto

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

Como  $P(0) > 0$  y la función exponencial también lo es, entonces  $P(t) > 0$  para todo  $t > 0$ , mientras exista la solución.

### **Lema 2.1.2.**

Todas las soluciones positivas del modelo (2.3) son acotadas para  $t \geq 0$ . Por lo tanto, las soluciones están definidas para todo  $t > 0$ .

**Demostración:** Para efectuar la demostración consideramos la función definida por

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

derivando esta última ecuación, se obtiene

$$W'(t) = -S'(t) - P'(t) = -(S'(t) + P'(t)).$$

Por otro lado, sumando las ecuaciones del sistema (2.3), se tiene

$$S'(t) + P'(t) = 1 - S(t) - P(t) = W(t) \quad \text{es decir} \quad -(S'(t) + P'(t)) = -W(t),$$

por lo tanto

$$W'(t) = -W(t),$$

por lo que

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

Esta es una ecuación diferencial lineal homogénea, y con la condición inicial

$$W(0) = 1 - (S(0) + P(0)),$$

su solución viene dada por

$$W(t) = W(0)e^{-t}.$$

De esta última ecuación fácilmente se puede concluir que

$$W(t) \rightarrow 0, \quad \text{cuando} \quad t \rightarrow +\infty$$

es decir, para cualquier  $\varepsilon > 0$  existe un  $T(\varepsilon) > 0$  tal que

$$|W(t)| < \varepsilon, \quad \text{para todo} \quad t > T(\varepsilon).$$

Ahora, se toma

$$M_0 = \max\{W(t)\}, \quad \text{para} \quad 0 \leq t \leq T(\varepsilon)$$

y como

$$0 < W(t) < \varepsilon, \quad \text{para} \quad t > T(\varepsilon),$$

se toma

$$M = \max\{M_0, \varepsilon\}$$

de donde resulta que

$$W(t) \leq M, \text{ para todo } t \geq 0$$

y así queda demostrado el lema.

Ahora se probará que el sistema es puntualmente disipativo.

**Lema 2.1.3.**

El conjunto *w-límite* de cualquier solución del problema de valor inicial (2.3) está contenido en el conjunto

$$\Sigma = \{(S, P) \in \mathbb{R}_+^2 : S + P = 1; S > 0, P > 0\}.$$

**Demostración:** Dado que el conjunto *w-límite* es el conjunto positivamente invariante más pequeño del sistema (2.3), cualquier otro conjunto positivamente invariante contiene al conjunto *w-límite*. Por lo tanto, para probar el lema, es suficiente con demostrar que  $\Sigma$  es invariante con respecto a las soluciones del sistema (2.3).

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) se tiene la solución

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

Luego, se define la función

$$M(t) = 1 - (S^*(t) + P^*(t)), \text{ con } t \geq 0.$$

Por lo que, debido a los cálculos realizados en el lema anterior,  $M'(t) = -M(t)$ , entonces

$$M(t) = M(0)e^{-t}.$$

De esta manera  $M(t) \rightarrow 0$ , 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  $\Sigma$  permanece en  $\Sigma$ , es decir  $\Sigma$  es invariante.

**Lema 2.1.4.**

Si  $m \leq 1$  o  $\mu = \frac{a}{m-1} \geq 1$ , entonces

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

es decir, el organismo muere.

**Demostración:** Sea  $m \leq 1$ , entonces

$$\frac{m}{a+1} - 1 < 0, \text{ ya que } \frac{m}{a+1} < 1 \text{ y } a > 0.$$

Ahora se considera la siguiente expresión del lema anterior

$$S + P = 1$$

entonces

$$S = 1 - P < 1$$

luego

$$P' = P \left( \frac{mS}{a+S} - 1 \right) = P \left( \frac{m(1-P)}{a+(1-P)} - 1 \right) < P \left( \frac{m}{a+1} - 1 \right),$$

y como

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

se puede escribir

$$P' < -k^2 P,$$

es decir, que

$$P' + k^2 P < 0,$$

lo cual es una ecuación lineal, donde  $k \neq 0$  y cuya solución viene dada por

$$P(t) < P(0)\exp(-k^2t),$$

de donde se deduce que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0.$$

Ahora sea  $\mu = \frac{a}{m-1} \geq 1$ , esto nos dice que  $m > 1$ , se obtiene un resultado similar

de la población depredadora  $P$ .

$$P' = P\left(\frac{mS}{a+S} - 1\right) = P\left(\frac{mS - a - S}{a+S}\right) = P\left(\frac{mS - (m-1)\mu - S}{a+S}\right)$$

ya que

$$a = (m-1)\mu \geq 1$$

luego

$$P' = P\left(\frac{S(m-1) - (m-1)\mu}{a+S}\right) = P\left(\frac{(m-1)(S-\mu)}{a+S}\right) = \frac{P(m-1)}{a+S}(S-\mu) \leq 0$$

como  $P'(t) \leq 0$  y  $P(t) \geq 0$ , se tiene que existe

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = \eta \geq 0$$

entonces si  $\eta > 0$ , se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P'(t) = 0$$

lo que implica que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{P(m-1)}{a+S}(S-\mu) = 0,$$

pero esto sólo se da si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = \mu,$$

lo cual, si  $\mu > 1$  es imposible ya que  $S = 1 - P \leq 1$  y si  $\mu = 1$  sólo es posible si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = 1.$$

Lo cual se tiene



$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) + \lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 1 + \lim_{t \rightarrow \infty} P(t) > 1,$$

lo cual es una contradicción, por lo tanto

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0.$$

**Teorema 2.1.1.**

Si

$$m > 1 \text{ y } 0 < \mu = \frac{a}{m-1} < 1,$$

entonces el organismo  $P(t)$  sobrevive.

**Demostración:** Consecuencia del lema anterior.

**2.2. Puntos de Equilibrio**

Para hallar los puntos de equilibrio, se hace  $S' = P' = 0$  en el modelo (2.3). Así, se tiene

$$f(S, P) = 1 - S - \frac{mSP}{a + S} = 0, \tag{2.4}$$

$$g(S, P) = P \left( \frac{mS}{a + S} - 1 \right) = 0.$$

Si  $P = 0$ , entonces  $S = 1$ , por lo que  $E_1 = (1, 0)$ . Es un punto de equilibrio en la

frontera de  $\mathbb{R}_+^2$ .

Si  $P \neq 0$ , entonces de la segunda ecuación de (2.4), se tiene que

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

esto implica que

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

ahora se despeja  $P$  en la primera ecuación de (2.4), queda

$$P = \frac{(1-S)(a+S)}{mS}$$

luego se sustituye el valor obtenido de  $S$  en  $P$ , resultando

$$P = \frac{\left(1 - \frac{a}{m-1}\right)\left(a + \frac{a}{m-1}\right)}{\frac{am}{m-1}} = \frac{am(m-1-a)(m-1)}{am(m-1)^2} = \frac{m-1-a}{m-1} = 1 - \frac{a}{m-1}.$$

Es decir,

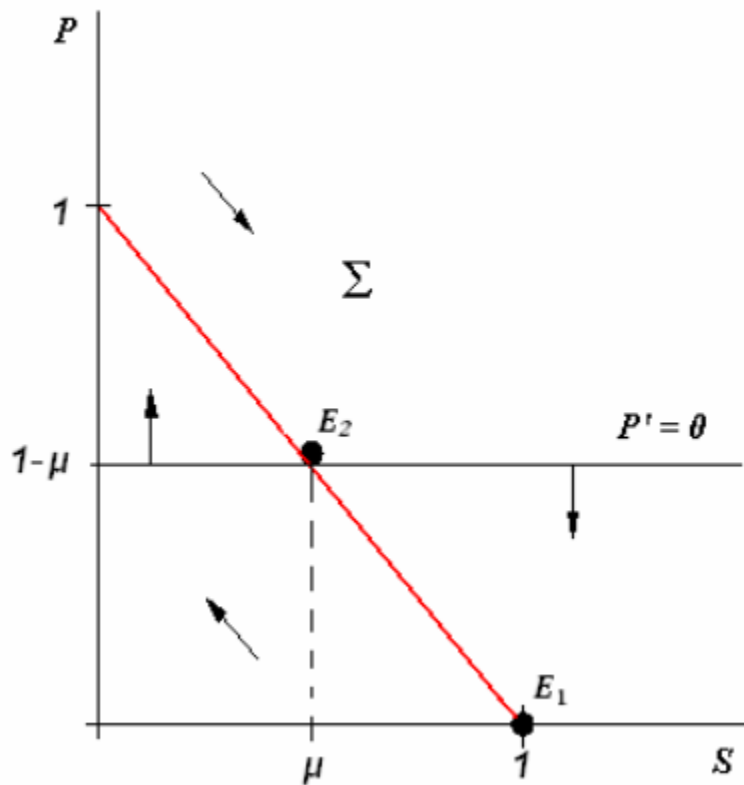
$$P = 1 - S.$$

Por lo que  $E_2 = \left(\frac{a}{m-1}, 1 - \frac{a}{m-1}\right) = (S, 1-S) = (\mu, 1-\mu)$ , es un punto de equilibrio

de coordenadas positivas.

En la siguiente figura se muestra la localización de los puntos de equilibrio  $E_1$  y

$E_2$ .



**Figura 2:** Localización de los Puntos de Equilibrio  $E_1$  y  $E_2$ .

### 2.3. Estabilidad de los Puntos de Equilibrio

Para el análisis de la estabilidad de los puntos de equilibrio  $E_1$  y  $E_2$ , se considera la

matriz jacobiana, la cual posee la forma

$$J = \begin{pmatrix} n_{11} & n_{12} \\ n_{21} & n_{22} \end{pmatrix}$$

donde

$$\frac{\partial f}{\partial S} = n_{11} = -1 - \frac{mP(a+S) - mSP}{(a+S)^2} = -1 - \frac{amP}{(a+S)^2}.$$

$$\frac{\partial f}{\partial P} = n_{12} = -\frac{mS}{a+S}.$$

$$\frac{\partial g}{\partial S} = n_{21} = P \left( \frac{m(a+S) - mS}{(a+S)^2} \right) = \frac{amP}{(a+S)^2}.$$

$$\frac{\partial g}{\partial P} = n_{22} = \frac{mS}{a+S} - 1.$$

La estabilidad local queda determinada por los autovalores de la matriz jacobiana  $J$ , evaluada en los equilibrios respectivos.

**Lema 2.3.1.**

El punto  $E_1 = (1,0)$  es un punto silla.

**Demostración:** Evaluando  $J$  en el punto  $E_1 = (1,0)$ , queda:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{m}{a+1} \\ 0 & \frac{m}{a+1} - 1 \end{pmatrix}.$$

Se recuerda que  $\mu = \frac{a}{m-1}$ , es decir  $a = (m-1)\mu$ , entonces

$$\frac{m}{a+1} - 1 = \frac{m-1-a}{a+1} = \frac{(m-1) - (m-1)\mu}{a+1} = \frac{(m-1)(1-\mu)}{a+1}.$$

Por lo que

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{m}{a+1} \\ 0 & \frac{(m-1)(1-\mu)}{a+1} \end{pmatrix},$$

los autovalores son los elementos de la diagonal principal y claramente se ve que uno de ellos es negativo,  $\lambda_1 = -1$ .

Mientras que el otro es positivo, ya que del teorema (2.1.1) se tiene que

$$m > 1, \text{ y } 0 < \mu < 1,$$

teniéndose en este caso un autovalor negativo y otro positivo, por lo que  $E_1$  es un punto

silla, es decir es un punto inestable o repulsor.

### **Lema 2.3.2.**

El punto  $E_2$  es localmente asintóticamente estable.

**Demostración:** Evaluando  $E_2$  en la matriz jacobiana, se tiene

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -1 - \frac{(m-1)(m-1-a)}{am} & -1 \\ \frac{(m-1)(m-1-a)}{am} & 0 \end{pmatrix},$$

se sabe que

$$\mu = \frac{a}{m-1},$$

es decir

$$a = (m-1)\mu,$$

entonces

$$\frac{(m-1)(m-1-a)}{am} = \frac{(m-1)[(m-1)-(m-1)\mu]}{am} = \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am},$$

por lo que la matriz jacobiana queda de la siguiente manera:

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -1 - \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am} & -1 \\ \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am} & 0 \end{pmatrix}.$$

Se deben hallar los autovalores de esta matriz, para ello se calcula el determinante de la siguiente expresión,  $\det(J(E_2) - \lambda I) = 0$ .

$$\det \begin{pmatrix} -1 - \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am} - \lambda & -1 \\ \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am} & -\lambda \end{pmatrix} = 0,$$

así, queda el polinomio característico

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \left(1 + \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am}\right)\lambda + \frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am} = 0,$$

resolviendo esta ecuación de segundo grado, se tienen los siguientes autovalores

$$\lambda_1 = -1 \quad \text{y} \quad \lambda_2 = -\frac{(m-1)^2(1-\mu)}{am},$$

ambos son negativos, ya que por el teorema (2.1.1)

$$m > 1 \quad \text{y} \quad 0 < \mu < 1.$$

Entonces  $E_2$  es localmente asintóticamente estable.

## 2.4. Estabilidad Global del Punto $E_2$ Aplicando el Criterio Negativo de

### **Bendixson**

Para demostrar que el punto  $E_2$  es globalmente asintóticamente estable, se usará el

teorema (1.7.1). Para ello se recuerda que

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

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

Aquí  $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ , son de clase  $C^1$ .

Además

$$E_2 = \left( \frac{a}{m-1}, 1 - \frac{a}{m-1} \right) = (S, 1-S) = (\mu, 1-\mu),$$

donde

$$0 < \mu < 1.$$

**Lema 2.4.1.**

El punto  $E_2$  es globalmente asintóticamente estable.

**Demostración:** Para ello se realizó el siguiente cálculo

$$\frac{\partial f}{\partial S} + \frac{\partial g}{\partial P} = -1 - \frac{amP}{(a+S)^2} + \frac{mS}{a+S} - 1 = \frac{mS}{a+S} - \left( \frac{amP}{(a+S)^2} + 2 \right)$$

se sabe que

$$S = \frac{a}{m-1},$$

por lo tanto

$$\frac{mS}{a+S} = \frac{\frac{am}{m-1}}{a + \frac{a}{m-1}} = \frac{\frac{am}{m-1}}{\frac{am-a+a}{m-1}} = \frac{\frac{am}{m-1}}{\frac{am}{m-1}} = 1.$$

Entonces



$$\frac{\partial f}{\partial S} + \frac{\partial g}{\partial P} = 1 - \left( \frac{amP}{(a+S)^2} + 2 \right) = - \left( \frac{amP}{(a+S)^2} + 1 \right),$$

es de signo constante, negativo, y por el teorema (1.7.1) se concluye que no existen

órbitas periódicas alrededor del punto  $E_2$ , en consecuencia  $E_2$  es un punto globalmente

asintóticamente estable.

### **CAPÍTULO 3**

#### **MODELO TRIDIMENSIONAL RELACIONADO CON EL QUIMIOSTATO: UNA CADENA ALIMENTICIA SIMPLE.**

Se toma el modelo del quimiostato descrito en la sección previa, con nutriente entrante  $S(t)$  y organismo  $P(t)$  que crece a expensas del nutriente, pero ahora añadimos un organismo depredador de la especie  $P(t)$ . Se denota esta nueva especie por  $Q(t)$ . Se asume que tanto el nutriente absorbido e incorporado al organismo  $P(t)$  como el producto de la depredación por  $Q(t)$  siguen la cinética de Michaelis-Menten o Monod. El uso de la fórmula Monod ya ha sido discutido para el consumo del nutriente. Ese mismo patrón aplicado en el caso de un depredador que se alimenta de su presa no es inmediatamente claro. Esta fórmula es de una clase general conocida como una respuesta funcional tipo-II de Holling [16]. Holling observó que básicamente existen dos elementos de tiempo-consumo en el “ciclo de ataque” que efectúa el depredador:

- Tiempo de búsqueda.
- Tiempo de manipulación (incluye digestión).

Si se hace  $T$  igual al tiempo total de un ciclo de ataque,  $T_s$  igual al tiempo de

búsqueda,  $b$  igual al tiempo que duró la manipulación de cada presa individual (en unidades de *tiempo/presa*),  $P_a$  es el número de presas capturadas durante la búsqueda de alimento en un periodo de tiempo  $T$ , y  $P$  la densidad de presas (en unidades de *presa/unidad de volumen*), entonces

$$T = T_s + bP_a. \quad (3.1)$$

Holling demostró que el número  $P_a$  es proporcional a la densidad de la población presa  $P$  y al tiempo de búsqueda  $T_s$ ,

$$P_a = cPT_s, \quad (3.2)$$

donde “ $c$ ” es la tasa de la razón: presas encontradas sobre densidad de presas (en unidades de *volumen/tiempo*). Eliminando  $T_s$  entre las ecuaciones (3.1) y (3.2) se obtiene:

$$P_a = \frac{cPT}{1 + cbP}.$$

La cantidad de presa capturada por unidad de tiempo, viene a constituir la tasa de alimento ingerido (respuesta funcional) y está dada por

$$F(P) = \frac{P_a}{T} = \frac{cP}{1 + cbP}. \quad (3.3)$$

Ahora bien,  $F(P) = F = P_a/T$  constituye la tasa de alimento ingerido únicamente por un depredador individual, es decir, la respuesta funcional (el término de consumo) para el depredador. Por lo tanto, el consumo total de la población depredadora será  $FQ$ , donde  $Q$  es el número total de depredadores en la población. La ecuación (3.3) es la forma usada para el consumo de nutrientes cuando  $m$  es  $1/b$  y  $a$  es  $1/cb$ .

Se deduce de (3.3) que:

- A baja densidad de la presa, la tasa de alimento ingerido es proporcional a la densidad de la presa.
- A altas densidades de la población presa, la tasa de alimento ingerido está acotada por el recíproco del tiempo de manipulación en la interacción depredador-presa, el cual es independiente de la densidad de la presa.

A respuestas de funcionamiento que sigan propiedades como las anteriores, es común que se les llame, respuestas de funcionamiento saturadas. En nuestro caso, la respuesta funcional saturada  $F$ , pertenece a una clase de tasas de procesos biológicos que son casi universales. A nivel de reacciones enzimáticas, por ejemplo, la ecuación (3.3) es la bien conocida ecuación de Michaelis-Menten, que usualmente aparece en la forma

$$v = \frac{V_m P}{K_m + P}; \quad (3.4)$$

en ese caso  $v$  es la tasa específica del producto de formación (que en nuestro caso asociamos con la cantidad de alimento ingerido),  $V_m$  es el máximo de la tasa específica del producto de formación,  $P$  es la concentración de sustrato (en nuestro caso será la densidad de la presa),  $K_m$  es la llamada constante de saturación media, que denota la concentración del sustrato en el cual la tasa del producto de formación (en nuestro caso, la tasa de alimento ingerido) es igual a la mitad del máximo.

Las ecuaciones básicas con todos estos parámetros son:

$$S'(t) = (S^{(0)} - S(t))D - \frac{m_1 S(t) P(t)}{\gamma_1 (a_1 + S(t))},$$

$$P'(t) = P(t) \left( \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - D - \frac{m_2 Q(t)}{\gamma_2 (a_2 + P(t))} \right), \quad (3.5)$$

$$Q'(t) = Q(t) \left( \frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - D \right),$$

$$S(0) = S_0 \geq 0, \quad P(0) = P_0 > 0, \quad Q(0) = Q_0 > 0, \quad t \geq 0;$$

donde  $' = d/dt$ ,  $\gamma_1, \gamma_2, m_1, m_2, D, a_1, a_2$  son constantes positivas.

### 3.1. Significado de las Variables

$S^{(0)}$ : Concentración inicial de nutriente.

$S(t) = S$ : Concentración de nutriente en el tiempo  $t$ .

$P(t) = P$ : Densidad de la población presa en el tiempo  $t$ .

$Q(t) = Q$ : Densidad de la población depredadora en el tiempo  $t$ .

$m_1$  : Tasa máxima de crecimiento para la presa.

$m_2$  : Tasa máxima de crecimiento para el depredador.

$D$ : Tasa de desperdicio y tasa de mortalidad correspondiente a la presa y al depredador.

$a_1, a_2$  : 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.

$\gamma_1$ : Factor de conversión o rendimiento, para la presa que se alimenta del nutriente.

$\gamma_2$ : Factor de conversión o rendimiento, para el depredador que se alimenta de la presa.

Aquí  $P(t)$  es un organismo de crecimiento sobre el nutriente  $S(t)$  y  $Q(t)$  es un organismo que se alimenta de  $P(t)$ . Realizar aquí un cambio de escalas es un poco más complicado que antes. Pero puede hacerse por medio de las definiciones siguientes:

$$\bar{S} = \frac{S}{S^{(0)}}, \quad \bar{P} = \frac{P}{\gamma_1 S^{(0)}}, \quad \bar{Q} = \frac{Q}{\gamma_1 \gamma_2 S^{(0)}}, \quad \bar{a}_1 = \frac{a_1}{S^{(0)}}, \quad \bar{a}_2 = \frac{a_2}{\gamma_1 S^{(0)}},$$

$$\bar{m}_1 = \frac{m_1}{D}, \quad \bar{m}_2 = \frac{m_2}{D}, \quad \bar{t} = tD.$$

Por lo tanto

$$\frac{d\bar{S}}{dt} = \frac{1}{S^{(0)}} \frac{dS}{dt}; \quad \frac{d\bar{P}}{dt} = \frac{1}{\gamma_1 S^{(0)}} \frac{dP}{dt}; \quad \frac{d\bar{Q}}{dt} = \frac{1}{\gamma_1 \gamma_2 S^{(0)}} \frac{dQ}{dt}; \quad \text{y} \quad \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{D}.$$

Entonces

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{S}}{d\bar{t}} &= \frac{d\bar{S}}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{S^{(0)}} \frac{dS}{dt} \frac{1}{D} = \frac{1}{D} \left[ \left(1 - \frac{S}{S^{(0)}}\right) D - \frac{m_1 S / S^{(0)}}{\left(a_1 / S^{(0)} + S / S^{(0)}\right)} \frac{P}{\gamma_1 S^{(0)}} \right] \\ &= 1 - \frac{S}{S^{(0)}} - \frac{1}{D} \left[ \frac{m_1 S / S^{(0)}}{\left(a_1 / S^{(0)} + S / S^{(0)}\right)} \frac{P}{\gamma_1 S^{(0)}} \right] = 1 - \bar{S} - \frac{\bar{m}_1 \bar{S} \bar{P}}{a_1 + \bar{S}}. \end{aligned}$$

Por otro lado

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{P}}{d\bar{t}} &= \frac{d\bar{P}}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{\gamma_1 S^{(0)}} \frac{dP}{dt} \frac{1}{D} \\ &= \frac{1}{D} \left[ \left( \frac{P}{\gamma_1 S^{(0)}} \right) \left( \frac{m_1 S / S^{(0)}}{a_1 / S^{(0)} + S / S^{(0)}} - D - \frac{m_2 Q / S^{(0)}}{\gamma_2 (a_2 / S^{(0)} + P / S^{(0)})} \right) \right] \\ &= \frac{P}{\gamma_1 S^{(0)}} \left[ \frac{1}{D} \left( \frac{m_1 S / S^{(0)}}{a_1 / S^{(0)} + S / S^{(0)}} - D - \frac{m_2 Q / S^{(0)}}{\gamma_2 (a_2 / S^{(0)} + P / S^{(0)})} \right) \right] \\ &= \bar{P} \left( \frac{\bar{m}_1 \bar{S}}{a_1 + \bar{S}} - 1 - \frac{\bar{m}_2 \bar{Q}}{a_1 + \bar{P}} \right). \end{aligned}$$

Y por último

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{Q}}{d\bar{t}} &= \frac{d\bar{Q}}{dt} \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{\gamma_1 \gamma_2 S^{(0)}} \frac{dQ}{dt} \frac{1}{D} = \frac{Q}{\gamma_1 \gamma_2 S^{(0)}} \left[ \frac{1}{D} \left( \frac{m_2 P}{a_2 + P} - D \right) \right] \\ &= \frac{Q}{\gamma_1 \gamma_2 S^{(0)}} \left[ \frac{1}{D} \left( \frac{m_2 P / \gamma_1 S^{(0)}}{a_2 / \gamma_1 S^{(0)} + P / \gamma_1 S^{(0)}} - D \right) \right] = \bar{Q} \left( \frac{\bar{m}_2 \bar{P}}{a_2 + \bar{P}} - 1 \right). \end{aligned}$$

Ahora por comodidad para la notación se eliminan las barras, se tiene el sistema a

estudiar

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

$$P'(t) = P(t) \left( \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right), \quad (3.6)$$

$$Q'(t) = Q(t) \left( \frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 \right),$$

$$S(0) = S_0 \geq 0, \quad P(0) = P_0 > 0, \quad Q(0) = Q_0 > 0, \quad t \geq 0.$$

En esta sección, se dan dos resultados preliminares acerca del modelo (3.6). El primero de ellos indica que biológicamente el modelo se comporta bien, esto es, para condiciones iniciales positivas las soluciones siguen siendo positivas.

**Lema 3.1.1.**

La solución  $(S(t), P(t), Q(t))$ , con condiciones iniciales positivas permanece positiva para todo  $t > 0$ .

**Demostración:** Si  $S(\xi) = 0$  para algún  $\xi \geq 0$ , la primera ecuación de (3.6) queda de la siguiente manera

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

Esto implica que

$$S(t) > 0, \quad \text{para todo } t > 0,$$

mientras exista la solución.

Ahora se prueba que  $P(t) > 0$ ; de la segunda ecuación de (3.6), mientras  $P(t) \neq 0$ , se tiene

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

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 existe la solución.

Para mostrar que  $Q(t) > 0$  para todo  $t > 0$ , se escribe que mientras  $Q(t) \neq 0$ ,

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

de donde se tiene

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

como  $Q(0) > 0$ , entonces  $Q(t)$  es positiva para todo  $t > 0$  mientras existe la solución.

**Lema 3.1.2.**

Todas las soluciones positivas del modelo (3.6) son acotadas para  $t > 0$ . Por lo tanto, las soluciones están definidas para todo  $t > 0$ .

**Demostración.** Se considera la función

$$W(t) = 1 - S(t) - P(t) - Q(t).$$

Tomando en cuenta las ecuaciones del sistema (3.6), la igualdad anterior se puede escribir como

$$W'(t) = -S'(t) - P'(t) - Q'(t) = -(S'(t) + P'(t) + Q'(t))$$

es decir

$$W'(t) = -W(t).$$

Esta es una ecuación diferencial lineal homogénea, y con la condición inicial

$$W(0) = 1 - (S(0) + P(0) + Q(0)),$$

su solución viene dada por

$$W(t) = W(0) e^{-t}.$$

De lo cual se concluye que

$$W(t) \rightarrow 0, \text{ cuando } t \rightarrow \infty,$$

es decir para cualquier  $\varepsilon > 0$  existe un  $T(\varepsilon) > 0$  tal que

$$|W(t)| < \varepsilon, \text{ para todo } t > T(\varepsilon).$$

Ahora, se toma

$$M_0 = \text{máx}\{W(t)\}, \text{ para } 0 \leq t \leq T(\varepsilon)$$

y como

$$0 < W(t) < \varepsilon, \text{ para } t > T(\varepsilon),$$

se toma

$$M = \text{máx}\{M_0, \varepsilon\}$$

de donde resulta que

$$W(t) \leq M, \text{ para todo } t \geq 0,$$

lo cual demuestra el lema.

**Lema 3.1.3.**

El conjunto  $\omega$ -límite de cualquier solución del problema de valor inicial (3.6) está contenido en el conjunto

$$\Sigma = \{(S, P, Q) \in \mathbb{R}^3 : S + P + Q = 1; S > 0, P > 0, Q > 0\}.$$

**Demostración:** Dado que el conjunto  $w$ -límite es el conjunto positivamente invariante más pequeño del sistema (3.6), cualquier otro conjunto positivamente invariante contiene al conjunto  $w$ -límite. Por lo tanto, para probar el lema, es suficiente con demostrar que  $\Sigma$  es invariante con respecto a las soluciones del sistema (3.6).

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

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

Tomando este punto como condición inicial para la solución del sistema (3.6) se tiene la solución



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

Luego, se define la función

$$M(t) = 1 - (S^*(t) + P^*(t) + Q^*(t)), \text{ con } t \geq 0.$$

Por lo que, debido a los cálculos realizados en el lema anterior,  $M'(t) = -M(t)$ , entonces

$$M(t) = M(0)e^{-t}.$$

De esta manera  $M(t) \rightarrow 0$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , por lo tanto

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

lo que significa que la solución que se inicia en  $\Sigma$  permanece en  $\Sigma$ , es decir  $\Sigma$  es invariante.

### 3.2. Restricción a un Sistema Bidimensional Eliminando una de las Variables

Como cada trayectoria tiende a su conjunto  $\omega$ -límite cuando  $t \rightarrow +\infty$ , se restringe el estudio a la región  $\Sigma$  con  $S = 1 - P - Q$ , de esta manera queda el siguiente sistema:

$$P' = P \left( \frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - 1 - \frac{m_2Q}{a_2+P} \right) \tag{3.7}$$

$$Q' = Q \left( \frac{m_2P}{a_2+P} - 1 \right).$$

Debido a la restricción a  $\Sigma$  se puede limitar nuestra atención a la región triangular

$$A = \{(P, Q) \in \mathbb{R}^2 : P + Q \leq 1; P \geq 0; Q \geq 0\}.$$

Se quiere propiciar la sobrevivencia de la población depredadora, para ello se ven las condiciones de extinción de dicha población, el siguiente lema proporciona estas condiciones.

#### Lema 3.2.1.

Si  $m_i \leq 1$  o  $\mu_i = \frac{a_i}{m_i - 1} \geq 1$ ,  $i = 1$  ó  $2$ . Entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0.$$

**Demostración:** Si  $m_1 \leq 1$  y  $P(0) > 0$ , entonces

$$P' = \left( \frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - 1 - \frac{m_2 Q}{a_2+P} \right) P \leq \left( \frac{m_1(1-(P+Q))}{1+a_1-(P+Q)} - 1 \right) P < \left( \frac{m_1}{1+a_1} - 1 \right) P,$$

y como

$$\frac{m_1}{1+a_1} - 1 < 0,$$

se puede escribir

$$P' < -k^2 P,$$

es decir

$$P' + k^2 P < 0,$$

donde  $k \neq 0$ . Luego

$$P(t) < P(0) \exp(-k^2 t),$$

de donde se deduce que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 0.$$

Esto implica que existe un  $T$  tal que para  $t > T$

$$\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 < -\tilde{k}^2 \quad \text{para algún } \tilde{k} \neq 0$$

y de la segunda ecuación de (3.7) se deduce que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0.$$

Similarmente, si  $m_2 \leq 1$ , se tiene

$$\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 \leq -\frac{a_2}{a_2 + P(t)},$$

entonces

$$Q'(t) \leq -\frac{a_2}{a_2 + P(t)} Q(t),$$

y como antes, se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0.$$

Ahora se considera  $\mu_i = \frac{a_i}{m_i - 1} \geq 1$  (lo cual implica  $m_i > 1$ ),  $i = 1$  ó  $2$ , se obtiene un

resultado similar de extinción de la población depredadora. Se supone primero que

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

de la primera ecuación de (3.7) se tiene

$$\begin{aligned} P'(t) &< P(t) \left( \frac{m_1(1-P(t))}{1+a_1-P(t)} - 1 \right) \leq P(t) \left( \frac{m_1(1-P(t))}{m_1-P(t)} - 1 \right) \\ &= P(t) \left( \frac{m_1 - m_1P(t) - m_1 + P(t)}{m_1 - P(t)} \right) = -P^2(t) \left( \frac{m_1 - 1}{m_1 - P(t)} \right), \end{aligned}$$

luego

$$P'(t) \leq -(m_1 - 1)P^2(t)(m_1 - P(t))^{-1},$$

integrando desde 0 hasta  $t$ , se tiene

$$\int_0^t \left( \frac{m_1 P'(\tau)}{P^2(\tau)} - \frac{P'(\tau)}{P(\tau)} \right) d\tau < \int_0^t -(m_1 - 1) d\tau,$$

de lo que se tiene

$$-\frac{m_1}{P(t)} - \ln P(t) < -\frac{m_1}{P_0(t)} - \ln P_0(t) - (m_1 - 1)t$$

así

$$\frac{m_1}{P(t)} + \ln P(t) < (m_1 - 1)t + \frac{m_1}{P_0(t)} + \ln P_0(t) \rightarrow \infty, \text{ cuando } t \rightarrow \infty,$$

por lo tanto

$$\frac{m_1}{P(t)} + \ln P(t) \rightarrow \infty,$$

lo que implica que

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

razonando igual que antes, se tiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0.$$

Ahora se supone que  $\mu_2 = \frac{a_2}{m_2 - 1} \geq 1$ . Entonces como  $P \leq 1$ , se tiene

$$\begin{aligned} Q' &= Q \left( \frac{m_2 P}{a_2 + P} - 1 \right) = Q \left( \frac{m_2 P - a_2 - P}{a_2 + P} \right) = Q \left( \frac{m_2 P - (m_2 - 1)\mu_2 - P}{a_2 + P} \right) \\ &= Q \frac{(m_2 - 1)}{a_2 + P} (P - \mu_2) \leq 0. \end{aligned}$$

Como  $Q'(t) \leq 0$  y  $Q(t) \geq 0$ , se tiene que existe

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = \eta \geq 0,$$

si fuera  $\eta > 0$ , entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q'(t) = 0,$$

lo cual implica que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) \frac{(m_2 - 1)}{a_2 + P(t)} (P(t) - \mu_2) = 0,$$

pero esta última igualdad sólo se da si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = \mu_2,$$

lo cual, si  $\mu_2 > 1$ , es imposible y si  $\mu_2 = 1$ , sólo es posible si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = 1,$$

pero entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) + \lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 1 + \lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) > 1,$$

lo cual es una contradicción, por lo tanto,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Q(t) = 0.$$

**Teorema 3.2.1.**

Las siguientes condiciones

$$m_1 > 1, m_2 > 1, \text{ y } 0 < \mu_1 < 1, 0 < \mu_2 < 1, \quad (3.8)$$

donde

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

son necesarias para la supervivencia de la población depredadora.

**Demostración:** Consecuencia del lema anterior.

En lo que resta del trabajo se asume (3.8).

**3.3. Puntos de Equilibrio**

Se hallan los equilibrios (o puntos críticos) en la frontera de  $A$ , para ello se resolvió el sistema

$$f(P, Q) = P \left( \frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - 1 - \frac{m_2 Q}{a_2 + P} \right) = 0$$

$$g(P, Q) = Q \left( \frac{m_2 P}{a_2 + P} - 1 \right) = 0$$

Si  $P = 0$ , entonces  $Q = 0$  y claramente  $E_1 = (0, 0)$  es un punto de equilibrio, ahora

con  $P \neq 0$ , otro punto de equilibrio en la frontera de  $A$ , resulta de tomar la ecuación

$$\frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - 1 - \frac{m_2 Q}{a_2 + P} = 0.$$

Si  $Q = 0$ , queda la ecuación

$$\frac{m_1(1-P)}{1+a_1-P} - 1 = 0,$$

sustituyendo  $a_1 = (m_1 - 1)\mu_1$ , se obtiene  $P = 1 - \mu_1$ , por lo tanto  $E_2 = (1 - \mu_1, 0)$  es el otro punto de equilibrio, entonces, los puntos de equilibrio en la frontera de  $A$  son:

$$E_1 = (0, 0) \quad \text{y} \quad E_2 = (1 - \mu_1, 0).$$

### 3.4. Estabilidad de los Puntos de Equilibrio en la Frontera de $A$

Para el análisis de la estabilidad local de los puntos de equilibrio  $E_1$  y  $E_2$  se

considera la matriz jacobiana, la cual toma la forma

$$J = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix},$$

donde,

$$\frac{\partial f}{\partial P} = m_{11} = \frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - 1 - \frac{m_2 Q}{a_2+P} + P \left( -\frac{m_1 a_1}{(1+a_1-P-Q)^2} + \frac{m_2 Q}{(a_2+P)^2} \right).$$

$$\frac{\partial f}{\partial Q} = m_{12} = -\frac{m_1 a_1 P}{(1+a_1-P-Q)^2} - \frac{m_2 P}{a_2+P}.$$

$$\frac{\partial g}{\partial P} = m_{21} = \frac{m_2 a_2 Q}{(a_2+P)^2}.$$

$$\frac{\partial g}{\partial Q} = m_{22} = \frac{m_2 P}{a_2+P} - 1.$$

La estabilidad local queda determinada por los autovalores de la matriz jacobiana  $J$ . La matriz será evaluada en las coordenadas de cada uno de los puntos de equilibrio.

**Lema 3.4.1.**

El punto de equilibrio  $E_1$  es un punto silla.

**Demostración:** Evaluando  $J$  en el punto  $E_1$ , esta toma la forma sencilla

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} \frac{(m_1 - 1)(1 - \mu_1)}{1 + a_1} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Los autovalores son los elementos de la diagonal principal, se puede ver que, de acuerdo a nuestra hipótesis (3.8), hay un autovalor negativo  $\lambda_1 = -1$  y el otro autovalor

es positivo, siendo de esta manera  $E_1$  un punto silla, por tanto en este caso  $E_1$  es un

punto inestable.

**Lema 3.4.2.**

Se supone que  $m_1 > 1$ ,  $m_2 > 1$ , y  $0 < \mu_1 < 1$ ,  $0 < \mu_2 < 1$ , entonces:

- Si  $1 < \mu_1 + \mu_2 < 2$ , entonces el punto de equilibrio  $E_2$  es localmente

asintóticamente estable.

- Si  $0 < \mu_1 + \mu_2 < 1$ , entonces el punto de equilibrio  $E_2$  es inestable.

**Demostración:** Al ser evaluada la matriz jacobiana  $J$  en el punto de equilibrio  $E_2$ ,

toma la forma

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -(1-\mu_1) \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} & -(1-\mu_1) \left[ \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2} + \frac{m_2}{1+a_2-\mu_1} \right] \\ 0 & \frac{(m_2-1)(1-\mu_1-\mu_2)}{1+a_2-\mu_1} \end{pmatrix}$$

Nuevamente los autovalores son los elementos de la diagonal, y uno de ellos es

$$\lambda_1 = -(1-\mu_1) \frac{a_1 m_1}{(a_1 + \mu_1)^2}$$

el cual es, claramente negativo.

- Si  $1 < \mu_1 + \mu_2 < 2$ , se tiene que  $\lambda_2 = \frac{(m_2-1)(1-\mu_1-\mu_2)}{1+a_2-\mu_1} < 0$ , por lo

tanto se tienen dos autovalores negativos lo cual implica que el punto



$E_2$  es localmente asintóticamente estable.

- Si  $0 < \mu_1 + \mu_2 < 1$ , se tiene que  $\lambda_2 = \frac{(m_2 - 1)(1 - \mu_1 - \mu_2)}{1 + a_2 - \mu_1} > 0$ , teniendo

en este caso un autovalor negativo y otro positivo, luego el punto  $E_2$

es inestable.

### 3.5. Puntos de Equilibrio en el Interior de $A$

Para los puntos de equilibrio en el interior de  $A$  se establecen los siguientes lemas.

#### Lema 3.5.1.

- Si  $1 \leq \mu_1 + \mu_2 < 2$ , entonces no hay equilibrio en el interior de  $A$ .
- Si  $\mu_1 + \mu_2 < 1$ , entonces existe un punto de equilibrio  $E_c$  en el interior de

$A$ . (Existe  $E_c$  precisamente cuando  $E_2$  es inestable).

#### Demostración:

- Se supone  $1 \leq \mu_1 + \mu_2 < 2$ . Si  $E_c = (P_c, Q_c)$  es un equilibrio en el interior de  $A$ , se tiene

$$\frac{m_1(1-P_c-Q_c)}{1+a_1-P_c-Q_c} - \frac{m_2Q_c}{a_2+P_c} = 1, \quad \frac{m_2P_c}{a_2+P_c} = 1. \quad (3.9)$$

De la segunda ecuación de (3.9), es claro que

$$P_c = \mu_2 = \frac{a_2}{m_2 - 1} > 0.$$

Asumiendo que  $Q_c > 0$  y sustituyendo ese valor de  $P_c$  en la primera ecuación del sistema (3.9), se obtiene una ecuación para  $Q_c$  de la forma

$$\frac{m_1(1-\mu_2-Q_c)}{1+a_1-\mu_2-Q_c} - \frac{m_2Q_c}{a_2+\mu_2} = 1, \quad (3.10)$$

usando el hecho que  $a_2 + \mu_2 = m_2\mu_2$ , se simplifica (3.10) a la forma equivalente

$$(m_1 - 1)(1 - \mu_2 - \mu_1 - Q_c) = \frac{Q_c}{\mu_2}(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c). \quad (3.11)$$

Como  $\mu_2 + Q_c$  debe ser menor que 1, de (3.11) puede verse que si

$$\mu_1 + \mu_2 \geq 1,$$

entonces no existe ninguna solución positiva  $Q_c$  de (3.10), porque un lado de (3.11) será positivo mientras el otro lado sería negativo y en consecuencia no hay punto de equilibrio en el interior de  $A$ .

- Si  $\mu_1 + \mu_2 < 1$ , entonces se tiene que la función

$$f(Q_c) = \frac{m_1(1-P_c-Q_c)}{1+a_1-P_c-Q_c} - \frac{m_2Q_c}{a_2+P_c},$$

es continua y decreciente en  $[0, 1 - \mu_1]$ , aquí  $P_c = \mu_2$ . Por lo tanto,

$$f(0) = \frac{m_1(1-\mu_2)}{1+a_1-\mu_2} > \frac{m_1\mu_1}{a_1+\mu_1} = 1$$

mientras que

$$f(1-\mu_1-\mu_2) = \frac{m_1\mu_1}{a_1+\mu_1} - \frac{m_2(1-\mu_1-\mu_2)}{a_2+\mu_2} = 1 - \frac{1}{\mu_2}(1-\mu_1-\mu_2) < 1.$$

Por consiguiente (3.7) tiene una solución positiva  $Q_c$  tal que  $0 < Q_c < 1 - \mu_1$ , con  $f(Q_c) = 1$  y  $E_c = (\mu_2, Q_c)$  tiene coordenadas positivas y claramente este equilibrio es

único. Esto es, existe un punto de equilibrio interior de  $A$  cuando  $E_2$  es inestable.

### 3.6. Estabilidad del Punto $E_c$

El siguiente paso es el análisis de la estabilidad del punto de equilibrio en el interior de  $A$ .

#### Lema 3.6.1.

Si el punto crítico  $E_c = (P_c, Q_c)$  satisface

$$\frac{Q_c}{m_2\mu_2^2} < \frac{m_1a_1}{(1+a_1-\mu_2-Q_c)^2}, \quad (3.12)$$

entonces el punto  $E_c = (P_c, Q_c)$  es localmente asintóticamente estable.

**Demostración:** Para mostrar esto, se considera la matriz variacional  $J$  evaluada en el punto  $E_c = (P_c, Q_c)$  la cual tiene la forma

$$J(E_c) = \begin{pmatrix} \frac{-m_1\mu_2a_1}{(1+a_1-\mu_2-Q_c)^2} + \frac{m_2Q_c\mu_2}{(a_2+\mu_2)^2} & -\frac{m_1\mu_2a_1}{(1+a_1-\mu_2-Q_c)^2} - 1 \\ \frac{(m_2-1)Q_c}{a_2+\mu_2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Como el determinante de  $J(E_c)$  es positivo, en consecuencia la parte real de los autovalores tienen el mismo signo, y la estabilidad depende de la traza (la suma de los

autovalores de  $J(E_c)$ ). Esto es justo el término que está en la esquina superior izquierda de  $J(E_c)$ . El punto será localmente asintóticamente estable si la traza es negativa, es decir, si

$$\frac{m_2 Q_c}{(a_2 + \mu_2)^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}, \quad (3.13)$$

sustituyendo  $a_2 = (m_2 - 1)\mu_2$ , (3.13) se transforma en

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}.$$

**Lema 3.6.2.**

Si  $E_c = (P_c, Q_c)$  está en el interior de  $A$  y

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} > \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}, \quad (3.14)$$

entonces existe una órbita periódica para (3.7).

**Demostración:** Si (3.14) se cumple, de la demostración del lema anterior se deduce que el punto  $E_c = (P_c, Q_c)$  es inestable, luego por el teorema de Poincaré-Bendixson existe una órbita periódica de (3.7) la cual es un ciclo límite. ■

Se asume de ahora en adelante lo siguiente

$$\mu_1 + \mu_2 < 1. \quad (3.15)$$

$$\frac{m_2 Q_c}{(a_2 + \mu_2)^2} > \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}. \quad (3.16)$$

La relación (3.12) del lema (3.6.1) proporciona un criterio para la estabilidad o inestabilidad del punto de equilibrio  $E_c$ . Si el punto de equilibrio  $E_c$  es asintóticamente estable, es posible que exista un ciclo límite alrededor del punto  $E_c$ .

En las pruebas que siguen, la cantidad  $1 - P(t) - Q(t)$  va a representar a  $S(t)$ . Similarmente se usa  $S_c = 1 - P_c - Q_c$  para una notación más corta. Se comienza con el

siguiente cálculo, en lema (3.6.3).

**Lema 3.6.3.**

Para las soluciones del sistema (3.6) vale la siguiente representación de  $S(t)$ .

$$S(t) - S_c = \frac{\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} - \frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2}\right) \frac{1}{Q} \frac{dQ}{dt}}{\frac{m_1 a_1}{(a_1 + S_c)(a_1 + S)} + \frac{m_2}{a_2 + P}}. \quad (3.17)$$

**Demostración:**

$$\begin{aligned} \frac{P'}{P} &= \frac{m_1 S}{a_1 + S} - \frac{m_2 Q}{a_2 + P} - 1 = \frac{m_1 S}{a_1 + S} - \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} + \frac{m_2 Q_c}{a_2 + \mu_2} - \frac{m_2 Q}{a_2 + P} \\ &= \frac{m_1 a_1 (S - S_c)}{(a_1 + S)(a_1 + S_c)} - \frac{m_2}{a_2 + P} (Q - Q_c) + \frac{m_2 Q_c}{(a_2 + \mu_2)(a_2 + P)} (P - P_c) \\ &= \left( \frac{m_1 a_1}{(a_1 + S)(a_1 + S_c)} + \frac{m_2}{a_2 + P} \right) (S - S_c) + \left( \frac{m_2}{a_2 + P} + \frac{m_2 Q_c}{(a_2 + \mu_2)(a_2 + P)} \right) (P - \mu_2) \\ &= \left( \frac{m_1 a_1}{(a_1 + S)(a_1 + S_c)} + \frac{m_2}{a_2 + P} \right) (S - S_c) + \frac{Q'}{Q} \left( \frac{m_2}{m_2 - 1} \right) \left( 1 + \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2} \right), \end{aligned}$$

luego se tiene que

$$\left( \frac{m_1 a_1}{(a_1 + S)(a_1 + S_c)} + \frac{m_2}{a_2 + P} \right) (S - S_c) = \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} - \left( \frac{m_2}{m_2 - 1} \right) \left( 1 + \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2} \right) \frac{1}{Q} \frac{dQ}{dt}$$

por lo tanto

$$S - S_c = \frac{\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} - \frac{m_2}{m_2 - 1} \left(1 + \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2}\right) \frac{1}{Q} \frac{dQ}{dt}}{\frac{m_1 a_1}{(a_1 + S_c)(a_1 + S)} + \frac{m_2}{a_2 + P}}.$$

demostrándose de esta manera el lema.

Para evitar el uso excesivo de notación matemática, se reescribe (3.7) como

$$P' = f_1(P, Q), \quad Q' = f_2(P, Q). \quad (3.18)$$

**Lema 3.6.4.**

Sea  $\Gamma(t) = (P(t), Q(t))$  una órbita periódica arbitraria de (3.7) con periodo  $T$ . Denotemos por  $R$  el conjunto de puntos del plano que son interiores a  $\Gamma$  y sea

$$\Delta = \int_0^T \left( \frac{\partial f_1}{\partial P}(P(t), Q(t)) + \frac{\partial f_2}{\partial Q}(P(t), Q(t)) \right) dt. \quad (3.19)$$

Entonces

$$\Delta = \left( \frac{Q_c}{m_2 P_c} - \frac{m_1 a_1 P_c}{(a_1 + S_c)^2} \right) T + \iint_R B(P, Q) dP dQ \quad (3.20)$$

donde  $B(P, Q) < 0$  y  $S_c = 1 - P_c - Q_c$ .

**Observación.** El uso de este complicado lema tiene consecuencias para la estabilidad de una órbita periódica: ver corolario (3.6.1) más adelante.

**Demostración:** Diferenciando y sustituyendo se tiene

$$\begin{aligned} \Delta = \int_0^T & \left\{ \left[ \frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - \frac{m_2 Q}{a_2+P} - 1 \right] \right. \\ & \left. + P \left[ \frac{-m_1 a_1}{(1+a_1-P-Q)^2} - \frac{m_2 Q}{(a_2+P)^2} \right] + \left[ \frac{m_2 P}{a_2+P} - 1 \right] \right\} dt. \end{aligned} \quad (3.21)$$

Observe que

$$\frac{m_1(1-P-Q)}{1+a_1-P-Q} - \frac{m_2 Q}{a_2+P} - 1 = \frac{m_1 S}{a_1+S} - \frac{m_2 Q}{a_2+P} - 1 = \frac{P'}{P},$$

entonces

$$\int_0^T \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} dt = \int_0^T \frac{dP}{P} = \ln P \Big|_0^T = \ln P(T) - \ln P(0) = 0$$

por ser  $P(t)$  periódica de periodo  $T$ . Similarmente, el tercer corchete en (3.21) es  $Q'/Q$  y

su integral da cero por la misma razón. Por lo tanto se tiene que

$$\Delta = \int_0^T \left( \frac{m_2 Q(t)}{(a_2 + P(t))^2} - \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - P(t) - Q(t))^2} \right) P(t) dt. \quad (3.22)$$

El resto de la prueba consiste de una reestructuración de esta integral y varias aplicaciones del teorema de Green, teorema (1.7.3), para originar una función  $B(P, Q)$  con el signo deseado. Los detalles de esto son un poco tediosos y complicados.

Primero que nada

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{m_2 P(t) Q(t)}{(a_2 + P(t))^2} dt &= \int_0^T \left( \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \right) \left( \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)} \right) dt \\ &= \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left( \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{P'(t)}{P(t)} \right) dt \\ &= \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left( \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} - 1 \right) dt + \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left( \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} \right) dt \\ &= I_1 + I_2. \end{aligned}$$

Aquí se hizo el uso de la ecuación (3.7) y del hecho que la integral de la expresión  $P'/(a_2 + P)$  da cero. Luego se tiene que  $\Delta = I^* + I_1 + I_2$ . Se estudia cada integral por separado, y comenzamos con  $I_2$ . Combinando los términos se obtiene:

$$I_2 = \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left( \frac{m_1 S(t)(a_1 + S_c) - m_1 S_c (a_1 + S(t))}{(a_1 + S(t))(a_1 + S_c)} \right) dt$$

$$= \frac{m_1 a_1}{a_1 + S_c} \int_0^T \left[ \left( \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \right) \left( \frac{S(t) - S_c}{a_1 + S(t)} \right) \right] dt.$$

La ecuación (3.17) del lema (3.6.3) puede ser aplicada para convertir la integral  $I_2$  en una integral de línea de la forma

$$I_2 = \frac{m_1 a_1}{a_1 + S_c} \int_{\Gamma} \frac{P}{(a_2 + P)(a_1 + S)} \left( \frac{m_1 a_1}{(a_1 + S_c)(a_1 + S)} + \frac{m_2}{a_2 + P} \right)^{-1} \left[ \frac{dP}{P} - \frac{m_2}{m_2 - 1} \left( 1 + \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2} \right) \frac{dQ}{Q} \right].$$

La cantidad bajo el signo de la integral es de la forma

$$\int_{\Gamma} U_1 dP + N_1 dQ.$$

Ahora se puede aplicar el teorema de Green para deducir que

$$I_2 = \frac{m_1 a_1}{a_1 + S_c} \iint_R \left( \frac{\partial N_1}{\partial P} - \frac{\partial U_1}{\partial Q} \right) dP dQ,$$

donde

$$N_1(P, Q) = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left( 1 + \frac{Q_c}{m_2 \mu_2} \right) \frac{P}{Q} U(P, Q),$$

$$U_1(P, Q) = (a_2 + P)^{-1} U(P, Q),$$

$$U(P, Q) = \left( \frac{m_1 a_1}{a_1 + S_c} + \frac{m_2 (a_1 + 1 - P - Q)}{a_2 + P} \right)^{-1}.$$

Derivando estas funciones, se deduce que

$$\frac{\partial N_1}{\partial P} < 0, \quad \frac{\partial U_1}{\partial Q} > 0$$

y en consecuencia la integral es negativa. Se regresa ahora a la integral



$$I_1 = \left( \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} - 1 \right) \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} dt.$$

Entonces, usando la ecuación diferencial para  $Q$  y (3.10), se tiene

$$I_1 = \frac{1}{m_2} \left( \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} - 1 \right) \int_0^T \left( \frac{Q'}{Q} - 1 \right) dt = \frac{T}{m_2} \left( \frac{m_1 S_c}{a_1 + S_c} - 1 \right) = T \frac{Q_c}{a_2 + \mu_2} = \frac{Q_c T}{m_2 \mu_2}$$

Regresando a la segunda integral en la ecuación (3.22) y aplicando la misma técnica, se tiene

$$\begin{aligned} I^* &= - \int_0^T \frac{a_1 m_1 P(t)}{(a_1 + S(t))^2} dt \\ &= - \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left[ \frac{a_1 m_1 (a_2 + P(t))}{(a_1 + S(t))^2} - \frac{a_1 m_1}{(a_1 + S_c)^2} (a_2 + P(t)) \right] \\ &\quad + \left[ \frac{a_1 m_1 (a_2 + P(t))}{(a_1 + S_c)^2} - \frac{a_1 m_1 (a_2 + \mu_2)}{(a_1 + S_c)^2} \right] + \left[ \frac{a_1 m_1 (a_2 + \mu_2)}{(a_1 + S_c)^2} \right] dt \\ &= I_3 + I_4 + I_5. \end{aligned}$$

Se comienza con  $I_3$  (omitiendo la notación para la dependencia de  $t$  en el integrando),

$$\begin{aligned} I_3 &= - \int_0^T \frac{P(t)}{a_2 + P(t)} \left[ \frac{a_1 m_1 (a_2 + P(t))}{(a_1 + S(t))^2} - \frac{a_1 m_1 (a_2 + P(t))}{(a_1 + S_c)^2} \right] dt \\ &= a_1 m_1 \int_0^T \frac{P(t)(S(t) - S_c)(2a_1 + S(t) + S_c)}{(a_1 + S_c)^2 (a_1 + S(t))^2} dt. \end{aligned}$$

Esta puede ser separada en dos integrales:

$$I_3 = \frac{a_1 m_1}{(a_1 + S_c)^2} \int_0^T \frac{P(t)(S(t) - S_c)}{a_1 + S(t)} dt + \frac{a_1 m_1}{a_1 + S_c} \int_0^T \frac{P(t)(S(t) - S_c)}{(a_1 + S(t))^2} dt.$$

Cada una de estas dos integrales se convierte en una integral de línea usando el procedimiento del lema (3.6.3). Omitiendo los detalles, se anota solamente el resultado final el cual es

$$\int_0^T \frac{P(t)(S(t) - S_c)}{a_1 + S(t)} dt = \iint_R \left( \frac{\partial N_2}{\partial P} - \frac{\partial U_2}{\partial Q} \right) dPdQ,$$

donde,

$$U_2 = U(P, Q) \quad \text{y} \quad N_2 = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left( 1 + \frac{Q_c}{m_2 \mu_2} \right) \frac{P}{Q} U(P, Q),$$

y,

$$\int_0^T \frac{P(S - S_c)}{(a_1 + S)^2} dt = \iint_R \left( \frac{\partial N_3}{\partial P} - \frac{\partial U_3}{\partial Q} \right) dPdQ,$$

con

$$U_3 = \frac{U(P, Q)}{1 + a_1 - P - Q}, \quad \text{y} \quad N_3 = -\frac{m_2}{m_2 - 1} \left( 1 + \frac{Q_c}{m_2 \mu_2} \right) \frac{PU(P, Q)}{Q(1 + a_1 - P - Q)}.$$

Se nota que

$$\frac{\partial N_2}{\partial P} < 0, \quad \frac{\partial N_3}{\partial P} < 0, \quad \frac{\partial U_2}{\partial Q} > 0, \quad \frac{\partial U_3}{\partial Q} > 0.$$

Así  $I_3$  puede escribirse como una integral sobre  $R$  la cual tiene un integrando negativo. Las dos integrales restantes son fáciles. Por la ecuación

$$\begin{aligned} Q' &= Q \left( \frac{m_2 P}{a_2 + P} - 1 \right) = Q \left( \frac{m_2 P - a_2 - P}{a_2 + P} \right) = Q \left( \frac{m_2 P - (m_2 - 1) \mu_2 - P}{a_2 + P} \right) \\ &= Q \left( \frac{(m_2 - 1) P - (m_2 - 1) \mu_2}{a_2 + P} \right) = Q \frac{(m_2 - 1)}{a_2 + P} (P - \mu_2), \end{aligned}$$

se tiene,

$$\begin{aligned}
I_4 &= -\frac{a_1 m_1}{(a_1 + S_c)^2} \int_0^T \frac{P(P - \mu_2)}{a_2 + P} dt = -\frac{a_1 m_1}{(m_2 - 1)(a_1 + S_c)^2} \int_0^T \frac{PQ'}{Q} dt \\
&= -\frac{a_1 m_1}{(m_2 - 1)(a_1 + S_c)^2} \int_{\Gamma} \frac{P}{Q} dQ = -\frac{a_1 m_1}{(m_2 - 1)(a_1 + S_c)^2} \iint_R \frac{1}{Q} dPdQ,
\end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}
I_5 &= -\frac{a_1 m_1 (a_2 + \mu_2)}{(a_1 + S_c)^2} \int_0^T \frac{P}{a_2 + P} dt = -\frac{a_1 m_1 (a_2 + \mu_2)}{m_2 (a_1 + S_c)^2} \int_0^T \left( \frac{Q'}{Q} + 1 \right) dt \\
&= -\frac{a_1 m_1 (a_2 + \mu_2)}{m_2 (a_1 + S_c)^2} T = -\frac{a_1 m_1 \mu_2}{(a_1 + S_c)^2} T.
\end{aligned}$$

Luego, sumando las cinco integrales

$$\Delta = I_1 + I_2 + I_3 + I_4 + I_5,$$

se tiene

$$\Delta = \left( \frac{Q_c}{m_2 P_c} - \frac{a_1 m_1 P_c}{(a_1 + S_c)^2} \right) T + \iint_R B(P, Q) dPdQ,$$

donde  $B(P, Q) < 0$ , y la prueba del lema termina.

### Corolario 3.6.1.

Si

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2},$$

entonces toda solución periódica es asintóticamente (orbitalmente) estable.

**Demostración:** La cantidad bajo el signo de la integral en la definición de  $\Delta$  en (3.19) es la traza de la matriz Jacobiana del sistema (3.18) evaluado a lo largo de la órbita periódica. Se aplica el teorema (1.9.3). Tal órbita para un sistema autónomo tiene un multiplicador de Floquet igual a 1. Como existen sólo dos multiplicadores y uno es 1, entonces el multiplicador restante es  $e^\Delta$ . La órbita periódica es orbitalmente asintóticamente estable ya que por el lema (3.6.4) se tiene que  $\Delta < 0$ .

**Lema 3.6.5.**

Si el equilibrio  $(P_c, Q_c)$  satisface:

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}$$

entonces  $(P_c, Q_c)$  es globalmente asintóticamente estable con respecto al interior de la región triangular  $A$

$$A = \{(P, Q) \in \mathbb{R}^2 : P + Q \leq 1; P \geq 0; Q \geq 0\}.$$

**Demostración:** La condición indicada es justamente la condición (3.12) para la estabilidad local de  $(P_c, Q_c)$  como determinada por linealización. Supóngase que existan órbitas periódicas cerca de  $(P_c, Q_c)$ . Entonces por el corolario anterior, cada órbita es asintóticamente estable, lo cual es una contradicción porque un punto crítico asintóticamente estable da pie a que al menos una órbita periódica sea inestable. Así que no hay órbitas periódicas y la estabilidad asintótica local del punto  $(P_c, Q_c)$  se hace global por el teorema de Poincaré-Bendixson (teorema 1.7.2).

**Lema 3.6.6.**

Si

$$\frac{Q_c}{m_2 P_c} = \frac{m_1 a_1 P_c}{(a_1 + S_c)^2};$$

entonces  $(P_c, Q_c)$  es globalmente asintóticamente estable con respecto al interior de la región triangular

$$A = \{(P, Q) \in \mathbb{R}^2 : P + Q \leq 1; P \geq 0; Q \geq 0\}.$$

**Demostración:** Se asume que existe al menos una órbita periódica en la región triangular  $A$ . Por el corolario anterior, se sabe que debe ser asintóticamente estable. Como es asintóticamente estable, la órbita periódica seguirá existiendo bajo pequeñas perturbaciones. Esto contradice el lema (3.6.5).

**Lema 3.6.7.**

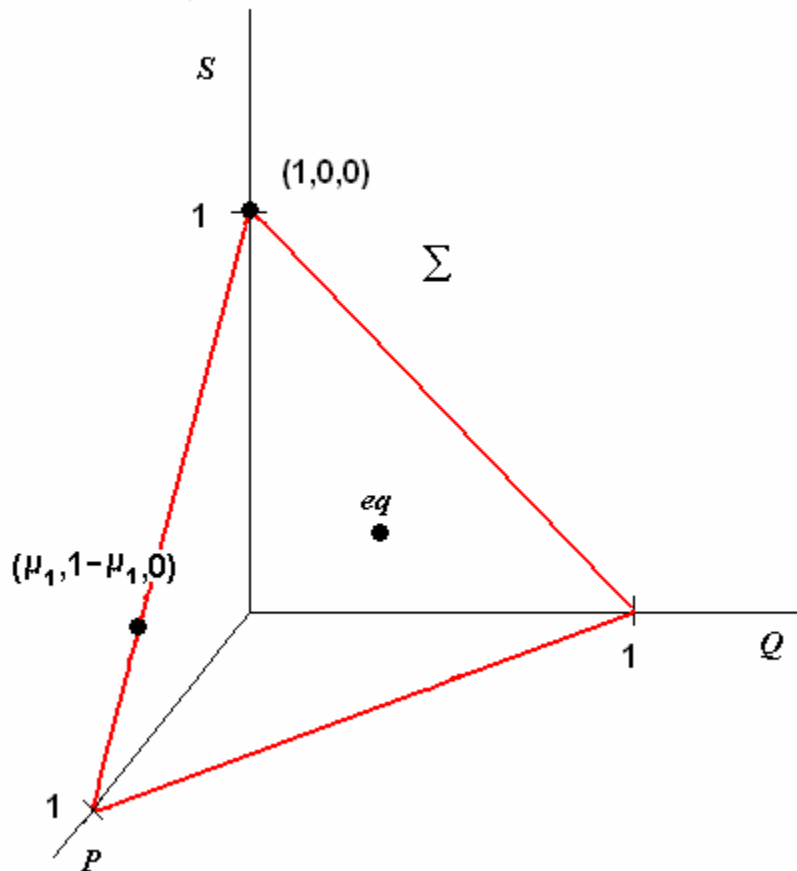
Si  $m_i > 1$ ,  $0 < \mu_i < 1$ , con  $i=1,2$ ;  $\mu_1 + \mu_2 < 1$  y

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2},$$

entonces el punto  $(1 - P_c - Q_c, P_c, Q_c)$  es un atractor global para el sistema (3.6).

**Demostración:** Ver [17].

En la siguiente figura se muestra la localización de los puntos de equilibrio del sistema (3.6).



**Figura 3:** Localización de los Puntos de Equilibrio del Sistema (3.6)

Cabe destacar que al hacer la restricción a un modelo bidimensional, no hubo necesidad de trabajar con el sistema análogo tridimensional (3.6), lo cual hubiera hecho más complicado el estudio de la dinámica del modelo.

## CONCLUSIONES

En este trabajo se estudiaron dos modelos de cadenas alimentarias simples en el quimiostato.

El primer modelo estudiado está constituido por un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias (2.3) al cual se le hallaron dos puntos de equilibrio que resultaron ser, uno inestable y el otro localmente asintóticamente estable.

El segundo modelo es redefinido agregando una nueva especie al modelo anterior y así fue convertido a un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias (3.6), en este sistema hay tres punto de equilibrio que están en el plano  $S + P + Q = 1$ , los cuales se muestran en la figura 3, entre ellos el punto “eq” que atrae todas las órbitas con condiciones iniciales en el octante positivo. Este modelo es muy difícil de estudiar y por eso se hizo la restricción a una de las variables, lo cual permitió desarrollar el trabajo. De esto resultó dos puntos de equilibrio en la frontera de la región triangular  $A$ , de los cuales uno fue inestable y el otro es localmente asintóticamente estable cuando  $1 < \mu_1 + \mu_2 < 2$ , e inestable cuando  $0 < \mu_1 + \mu_2 < 1$ . Mientras que en el interior de la región triangular  $A$ , cuando  $1 \leq \mu_1 + \mu_2 < 2$  no hay equilibrio y cuando  $\mu_1 + \mu_2 < 1$ , existe un punto de equilibrio  $E_c$ , precisamente cuando  $E_2$  es inestable, tal que si

$$\frac{Q_c}{m_2 \mu_2^2} < \frac{m_1 a_1}{(1 + a_1 - \mu_2 - Q_c)^2}$$

entonces  $E_c$  es localmente asintóticamente estable.

Se muestra que hay un rango en el espacio de los parámetros que garantizan la unicidad de un ciclo límite donde coexisten las especies.

Otro logro a resaltar, es que se hallaron las condiciones de supervivencia de los

microorganismos, en ambos modelos, que permitieron esbozar el trabajo.

El tema queda abierto para la aplicación de retardo distribuido al modelo de cadena alimentaria de tres eslabones, donde se tiene en cuenta la influencia de parámetros que ocurren en tiempo pasado y que provocan un efecto desestabilizador en el sistema, esto se hizo de manera numérica en [1], faltaría el tratamiento matemático-analítico.



## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Romero, S. 2005. *La Dinámica de Ciertas Cadenas Alimentarias en el Quimiostato*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencia, Universidad Central de Venezuela.
- [2] Smith, H. y Waltman, P. 1995. *The Theory of the Chemostat. Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press. Cambridge.
- [3] Mac Donald, N. 1978. *Time Lag in Biological Models*. Springer-Verlag. New York.
- [4] Li, B. y Kuang, Y. 2000. *Simple Food Chain in a Chemostat with Distinct Removal Rates*. J. Math. Anal. Appl. 242: 75-92.
- [5] Monod, J. 1942. *Recherches Sur la Croissance des Cultures Bactériennes*. Paris: Hermann.
- [6] Kuang, Y. 1989. *Limit Cycles in a Chemostat Related Model*. SIAM J. Appl. Math. 49(6): 1759-1767.
- [7] Ross, S. 1964. *Differential Equations*. Blaisdell Publishing Company, a Division of Ginn and Company. United States of America.
- [8] Borrelli, R. y Coleman, C. 1996. *Differential Equations, a Modelling Perspective*. John Wiley & Sons, Inc. Canada.
- [9] Lizana, M. 2000. *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias*. Talleres de Formación Matemática. Barquisimeto.

- [10] Escobar, J. *Ecuaciones Diferenciales con Aplicaciones en Maple*. Universidad de Antioquia. Departamento de Matemáticas.
- [11] Hirsch, W. y Smale, S. 1974. *Differential Equations, Dynamical Systems and Linear Algebra*. Academic Press.
- [12] Perko, L. 1991. *Differential Equations and Dynamical System*. Springer, 2nd ed. New York.
- [13] Hale, J. 1969. *Ordinary Differential Equations*. Wiley Interscience. New York.
- [14] Monod, J. 1950. *La Technique de Culture Continue; théorie et applications*. Annales de L'Institut Pasteur 79: 390-401.
- [15] Dawes, I. y Sutherland, I. 1976. *Micro-organism Physiology*. New York: Springer.
- [16] Holling, C. 1959. *Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism*. Canadian Entomologist 91: 385-95.
- [17] Waltman, P. 1983. *Competition Models in Population Biology*. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics.
- [18] Cavani, M. 2003. *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias*. IV Talleres de Formación Matemática. Cumaná.
- [19] Swokowski, E. 1982. *Cálculo con Geometría Analítica*. Wadsworth Internacional/Iberoamérica. Belmont, California.

# HOJA DE METADATOS

Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de  
Ascenso – 1/5

<b>Título</b>	Modelos de Cadenas Alimentarias Simples en el Quimiostato.
---------------	--

## Autor(es)

<b>Apellidos y Nombres</b>	<b>Código CVLAC / e-mail</b>	
Arenas Centeno Elio José	<b>CVLAC</b>	14.420.474
	<b>e-mail</b>	elio_arenas0511@hotmail.com

## Palabras o frases claves:

Modelos de cadenas alimentarias simples.

# Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 2/5

## Líneas y sublíneas de investigación:

Área	Subárea
Ciencias	Matemática

### Resumen (abstract):

En esta tesis se analizaron dos modelos de cadenas alimentarias simples, en el quimiostato, a través de dos sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO), uno bidimensional y otro tridimensional.

El bidimensional está compuesto por un nutriente y un microorganismo que se alimenta sólo de dicho nutriente. Se obtienen condiciones suficientes para la estabilidad asintótica tanto local como global del sistema. Luego se estudia el sistema tridimensional, el cual está compuesto por un nutriente y dos microorganismos, en donde uno de ellos está en el medio de la cadena alimentaria, es decir, este microorganismo sólo se alimenta del nutriente y a su vez es presa del otro microorganismo. Aquí se realizó el mismo estudio hecho con el sistema bidimensional, además se hace una restricción a la variable que corresponde al nutriente para hacer el trabajo más viable.

Se demuestra que el punto de equilibrio de coordenadas positivas es local asintóticamente estable, y se localiza un único ciclo límite alrededor de este.

# Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 3/5

## Contribuidores:

Apellidos y Nombres	ROL / Código CVLAC / e-mail				
Romero Sael	ROL	CA <input type="checkbox"/>	AS <input checked="" type="checkbox"/>	TU <input type="checkbox"/>	JU <input type="checkbox"/>
	CVLAC	5.473.357			
	e-mail	sjromero05@yahoo.es			
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			
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	jrodriguez3234@yahoo.es			

## Fecha de discusión y aprobación:

**Año      Mes      Día**

2011	01	25
------	----	----

**Lenguaje:** Spa

# Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 4/5

## Archivo(s):

Nombre de archivo	Tipo MIME
Tesis-ArenasElio.doc	Word Doc.

## Alcance:

**Especial :** \_\_\_\_\_ (Opcional)

**Temporal:** \_\_\_\_\_ (Opcional)

## Título o Grado asociado con el trabajo:

Licenciatura en Matemática  
\_\_\_\_\_

**Nivel Asociado con el Trabajo:** Licenciatura  
\_\_\_\_\_

## Área de Estudio:

Matemática  
\_\_\_\_\_

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

Universidad de Oriente  
\_\_\_\_\_

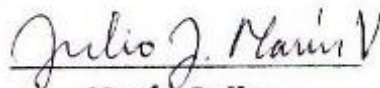
# Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 5/5

## Derechos:

Le doy a la Universidad de Oriente el derecho a divulgar este conocimiento, me reservo los derechos de industria, comercio y patente.

  
**Arenas Elio**  
**AUTOR 1**

  
**Romero Sael**  
**ASESOR**

  
**Marín Julio**  
**JURADO 1**

  
**Rodríguez Jesmaro**  
**JURADO 2**

**POR LA COMISIÓN DE TESIS:**