

# Modelo depredador-presa con respuesta funcional razón-dependiente

Edgardo Villar

Universidad Técnica Federico Santa María

*edgardo.villar.13@sansano.usm.cl*

11 de diciembre de 2018

- 1 Introducción
- 2 Puntos de equilibrio
  - Coordenadas de los puntos de equilibrio
  - Estabilidad local de equilibrios
- 3 Bifurcaciones locales
  - Aumento de período de ciclo
- 4 Buen planteamiento del modelo
  - Ejes invariantes
  - Permanencia y disipación
- 5 Extinción de especies
- 6 Estabilidad global de puntos de equilibrio
- 7 No-existencia de soluciones periódicas positivas
- 8 Conclusiones
- 9 Referencias

# Introducción

Un modelo clásico del tipo depredador-presa que vienen del modelo de Lotka-Volterra tiene la siguiente forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - c \frac{xy}{m+x}, \\ \frac{dy}{dt} = y \left(-d + f \frac{x}{m+x}\right), \end{cases}$$

# Introducción

Un modelo clásico del tipo depredador-presa que viene del modelo de Lotka-Volterra tiene la siguiente forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - c \frac{xy}{m+x}, \\ \frac{dy}{dt} = y \left(-d + f \frac{x}{m+x}\right), \end{cases}$$

donde  $x = x(t)$  e  $y = y(t)$  son las densidades de población de presas y depredadores, resp.,  $\frac{cx}{m+x}$  es una respuesta funcional del tipo Holling II y:

$a$ : tasa de crecimiento intrínseca de la presa;

$K$ : capacidad de carga de presas del ecosistema;

$c$ : tasa de captura;

# Introducción

Un modelo clásico del tipo depredador-presa que viene del modelo de Lotka-Volterra tiene la siguiente forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - c \frac{xy}{m+x}, \\ \frac{dy}{dt} = y \left(-d + f \frac{x}{m+x}\right), \end{cases}$$

donde  $x = x(t)$  e  $y = y(t)$  son las densidades de población de presas y depredadores, resp.,  $\frac{cx}{m+x}$  es una respuesta funcional del tipo Holling II y:

$a$ : tasa de crecimiento intrínseca de la presa;

$K$ : capacidad de carga de presas del ecosistema;

$c$ : tasa de captura;

$m$ : constante de saturación media de captura, que refleja la adaptación de organismos al nivel de recursos del entorno [3];

$f$ : tasa de conversión; y

$d$ : tasa de mortalidad del depredador.

**Paradoja del enriquecimiento:** De acuerdo a la teoría de los modelos depredador-presa de Lotka-Volterra, enriquecer el ecosistema causará un aumento en la densidad de equilibrio de depredadores pero no de presas, desestabilizando el equilibrio de las comunidades [4].

**Paradoja del enriquecimiento:** De acuerdo a la teoría de los modelos depredador-presa de Lotka-Volterra, enriquecer el ecosistema causará un aumento en la densidad de equilibrio de depredadores pero no de presas, desestabilizando el equilibrio de las comunidades [4].

**Paradoja del control biológico:** De acuerdo a la teoría clásica de depredador-presa, no puede existir un equilibrio estable de baja densidad de presas [5].

# Respuesta funcional razón-dependiente

Para lidiar con estas paradojas, se consideran los modelos del tipo depredador-presa con *respuesta funcional razón-dependiente* [1]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - yp\left(\frac{x}{y}\right), \\ \frac{dy}{dt} = cyq\left(\frac{x}{y}\right) - dy. \end{cases}$$



# Respuesta funcional razón-dependiente

Para lidiar con estas paradojas, se consideran los modelos del tipo depredador-presa con *respuesta funcional razón-dependiente* [1]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - yp\left(\frac{x}{y}\right), \\ \frac{dy}{dt} = cyq\left(\frac{x}{y}\right) - dy. \end{cases}$$

Bajo esta premisa, estudiamos el siguiente modelo:

$$X : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a - bx) - c\frac{xy}{my + x} =: F(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = y\left(-d + f\frac{x}{my + x}\right) =: G(x, y), \end{cases}$$

donde definimos  $K := \frac{a}{b}$ .

# Coordenadas de los puntos de equilibrio

Hay 3 puntos de equilibrio en el sistema:

$$p_0 := (0, 0);$$

$$p_K := (K, 0);$$

$$E^* := (x^*, y^*);$$

donde

$$x^* = \frac{cd - f(c - ma)}{bmf}; \quad y^* := \frac{x^*(f - d)}{dm}.$$

# Coordenadas de los puntos de equilibrio

Hay 3 puntos de equilibrio en el sistema:

$$p_0 := (0, 0);$$

$$p_K := (K, 0);$$

$$E^* := (x^*, y^*);$$

donde

$$x^* = \frac{cd - f(c - ma)}{bmf}; \quad y^* := \frac{x^*(f - d)}{dm}.$$

Para que  $E^*$  se encuentre en el primer cuadrante se requiere:

- $d < f < \frac{cd}{c - ma}$  cuando  $c > ma$ , o
- $d < f$  cuando  $c \leq ma$ .

# Estabilidad de $p_K$ y $E^*$

Tenemos los siguientes resultados:

## Lema 1:

Si  $f < d$ , entonces el punto  $E^*$  se encuentra fuera del primer cuadrante y  $p_K$  es localmente asintóticamente estable.

Si  $f > d$ , entonces el equilibrio  $p_K$  es inestable.

Si  $f = d$ , entonces los equilibrios  $E^*$  y  $p_K$  colapsan cambiando su estabilidad en una bifurcación transcítica.

# Estabilidad de $p_K$ y $E^*$

Tenemos los siguientes resultados:

## Lema 1:

Si  $f < d$ , entonces el punto  $E^*$  se encuentra fuera del primer cuadrante y  $p_K$  es localmente asintóticamente estable.

Si  $f > d$ , entonces el equilibrio  $p_K$  es inestable.

Si  $f = d$ , entonces los equilibrios  $E^*$  y  $p_K$  colapsan cambiando su estabilidad en una bifurcación transcítica.

## Lema 2:

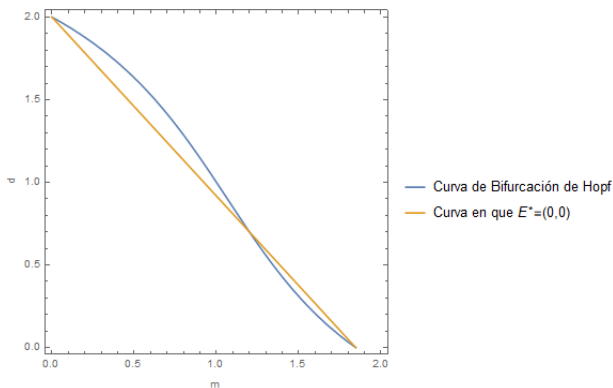
Siempre que  $E^*$  se encuentre en el primer cuadrante tenemos:

$$\det(DX(E^*)) = \frac{bfm(x^*)^2 y^*}{(my^* + x^*)^2} > 0,$$

$$\text{tr}(DX(E^*)) = -bx^* + (c - fm) \frac{x^* y^*}{(my^* + x^*)^2}$$

# Bifurcación de Hopf

$\text{tr}(DX(E^*)) = 0$  define una variedad donde ocurre una bifurcación de Hopf. Fijando  $(a, b, c, f) = (1.3, 1.5, 2.4, 2.0)$  tenemos



**Figura:** La curva en que  $E^* = (0, 0)$  corresponde a la curva en que  $x^* = 0$ , i.e.,  $d = \frac{f(c-ma)}{c}$ .

# Aumento de período del ciclo

Realizando una continuación del ciclo formado desde la bifurcación de Hopf para valores de parámetros  $(m, d) = (0.03107; 1.98288)$ , tenemos la gráfica de su período:

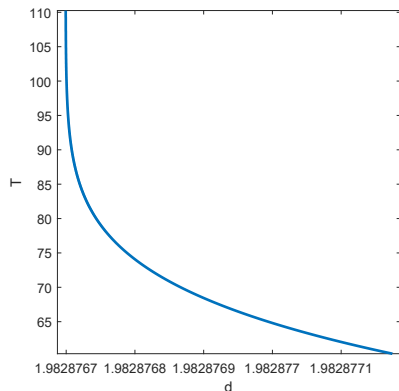


Figura: Período del ciclo en función del parámetro  $d$ .

# Ciclo de alto período

Al llegar a un período  $T = 3151.628$  el ciclo toma la siguiente forma:

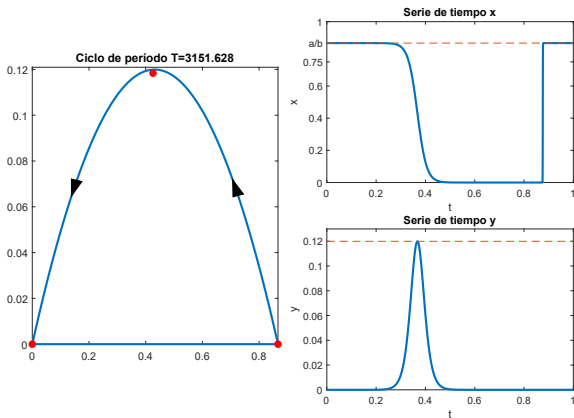


Figura: Ciclo de período  $T = 3151.628$ .



El modelo es del tipo Kolmogorov:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) = x \left( a - bx - c \frac{y}{my + x} \right), \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) = y \left( -d + f \frac{x}{my + x} \right). \end{cases}$$

El modelo es del tipo Kolmogorov:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) = x \left( a - bx - c \frac{y}{my + x} \right), \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) = y \left( -d + f \frac{x}{my + x} \right). \end{cases}$$

$F(0, y) = 0$  y  $G(x, 0) = 0$ , lo que implica que los ejes  $\{x = 0\}$  e  $\{y = 0\}$  son invariantes.

## Definición 1 (Permanencia [6]):

Un sistema se dice *permanente* si existen  $C_1, C_2$  con  $0 < C_1 < C_2$  tales que cada solución del sistema con condiciones iniciales  $x(0), y(0) > 0$  satisface

$$\begin{aligned} \min \left\{ \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t), \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \right\} &\geq C_1, \\ \max \left\{ \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t), \limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \right\} &\leq C_2, \end{aligned}$$

## Definición 1 (Permanencia [6]):

Un sistema se dice *permanente* si existen  $C_1, C_2$  con  $0 < C_1 < C_2$  tales que cada solución del sistema con condiciones iniciales  $x(0), y(0) > 0$  satisface

$$\begin{aligned} \min \left\{ \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t), \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \right\} &\geq C_1, \\ \max \left\{ \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t), \limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \right\} &\leq C_2, \end{aligned}$$

## Definición 2 (Disipación [7]):

Sea  $\varphi^t$  un operador evolución en un espacio métrico completo  $X$ .  $\varphi^t$  se dice *puntualmente disipativo* si existe un conjunto acotado  $B_0 \subset X$  tal que para todo  $x \in X$  existe  $t_0(x)$  tal que  $\varphi^t x \in B_0$  para todo  $t \geq t_0(x)$ .

Lema 3:

El sistema es puntualmente disipativo.

## Lema 3:

El sistema es puntualmente disipativo.

Tenemos que:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq K,$$
$$y(t) < y(0)e^{(f-d)t}.$$

Si  $f \leq d$ , entonces  $y(t)$  está acotada. Además, si  $f < d$  entonces

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

## Lema 3:

El sistema es puntualmente disipativo.

Tenemos que:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq K,$$
$$y(t) < y(0)e^{(f-d)t}.$$

Si  $f \leq d$ , entonces  $y(t)$  está acotada. Además, si  $f < d$  entonces

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

Por otro lado, si  $f > d$ , entonces

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq \frac{2(f-d)}{dm} K.$$

## Teorema 1:

Si  $f > d$  y  $ma > c$  entonces el sistema es permanente y

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \frac{am - c}{bm} =: \underline{x} > 0,$$

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \frac{(f - d)\underline{x}}{2dm}.$$



## Teorema 1:

Si  $f > d$  y  $ma > c$  entonces el sistema es permanente y

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \frac{am - c}{bm} =: \underline{x} > 0,$$

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \frac{(f - d)\underline{x}}{2dm}.$$

Idea:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( a - bx - c \frac{y}{my + x} \right) \\ &\geq x \left( a - \frac{c}{m} - bx \right) \end{aligned}$$

## Definición 3 (No-persistencia [1]):

Un sistema se dice *no-persistente* si existen condiciones iniciales  $x(0), y(0) > 0$  tales que

$$\text{mín} \left\{ \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t), \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \right\} = 0.$$

## Teorema 2:

Si  $\frac{c}{m} > a + d$ , entonces el sistema es no-persistente. Además existen soluciones positivas del sistema tales que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (0, 0).$$

## Teorema 2:

Si  $\frac{c}{m} > a + d$ , entonces el sistema es no-persistente. Además existen soluciones positivas del sistema tales que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (0, 0).$$

Idea: Si  $\frac{c}{m} > a + d$  entonces existe  $\alpha > 0$  tal que

$$\frac{c}{m + \alpha} = a + d.$$

Si  $\delta := \frac{x(0)}{y(0)} < \alpha$ , entonces  $\frac{x(t)}{y(t)} < \alpha$  para todo  $t \geq 0$  y

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

## Teorema 3:

Si  $c \leq ma$  y  $f < d$ , entonces  $p_K$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema.

# Estabilidad global de $p_K$

## Teorema 3:

Si  $c \leq ma$  y  $f < d$ , entonces  $p_K$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema.

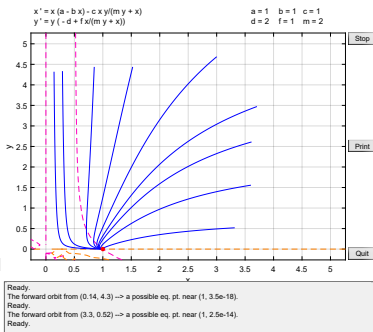


Figura: Diagrama de fase cuando  $(a, b, c, d, f, m) = (1, 1, 1, 2, 1, 2)$ .

## Teorema 4:

Si  $c > ma$  y  $f \geq \frac{dc}{c-ma}$ , entonces  $p_0$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema.

## Teorema 4:

Si  $c > ma$  y  $f \geq \frac{dc}{c-ma}$ , entonces  $p_0$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema.

Idea:

- Isoclina del depredador encima de la de la presa.
- Se definen 3 regiones:

$$III := \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x, y \geq 0, F(x, y) \geq 0, G(x, y) > 0\},$$

$$II := \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x, y \geq 0, F(x, y) < 0, G(x, y) \geq 0\},$$

$$I := \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x, y \geq 0, F(x, y) < 0, G(x, y) < 0\}.$$



# Estabilidad global de $p_0$

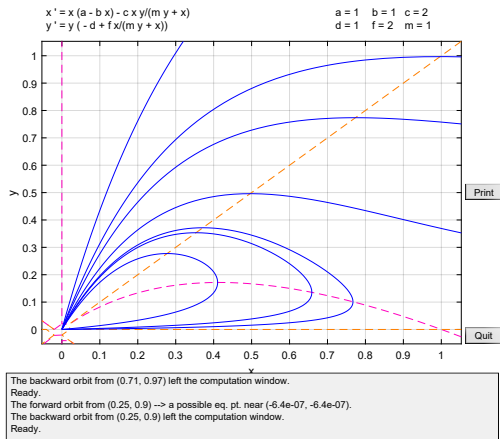


Figura: Diagrama de fase cuando  $(a, b, c, d, f, m) = (1, 1, 2, 1, 2, 1)$ .

# No-existencia de soluciones periódicas positivas

## Lema 4 [8]:

Una solución periódica  $(x^0(t), y^0(t))$  de período  $T$  es asintóticamente orbitalmente estable si

$$\int_0^T \left[ \frac{\partial F}{\partial x}(x^0(t), y^0(t)) + \frac{\partial G}{\partial y}(x^0(t), y^0(t)) \right] dt < 0,$$

y es asintóticamente orbitalmente inestable si la integral es positiva.

# No-existencia de soluciones periódicas positivas

## Lema 4 [8]:

Una solución periódica  $(x^0(t), y^0(t))$  de período  $T$  es asintóticamente orbitalmente estable si

$$\int_0^T \left[ \frac{\partial F}{\partial x}(x^0(t), y^0(t)) + \frac{\partial G}{\partial y}(x^0(t), y^0(t)) \right] dt < 0,$$

y es asintóticamente orbitalmente inestable si la integral es positiva.

## Teorema 5:

Si  $E^*$  está en el primer cuadrante y es localmente asintóticamente estable, entonces el sistema no tiene soluciones periódicas positivas no triviales.

# No-existencia de soluciones periódicas positivas

## Lema 4 [8]:

Una solución periódica  $(x^0(t), y^0(t))$  de período  $T$  es asintóticamente orbitalmente estable si

$$\int_0^T \left[ \frac{\partial F}{\partial x}(x^0(t), y^0(t)) + \frac{\partial G}{\partial y}(x^0(t), y^0(t)) \right] dt < 0,$$

y es asintóticamente orbitalmente inestable si la integral es positiva.

## Teorema 5:

Si  $E^*$  está en el primer cuadrante y es localmente asintóticamente estable, entonces el sistema no tiene soluciones periódicas positivas no triviales.

## Corolario

Si  $E^*$  está en el primer cuadrante,  $\text{tr}(DX(E^*)) < 0$  y  $c \leq ma$ , entonces  $E^*$  es globalmente asintóticamente estable.

# Estabilidad global de $E^*$

## Teorema 6:

Suponga que  $E^*$  está en el primer cuadrante y  $fm - c > 0$ . Entonces  $E^*$  es asintóticamente estable.

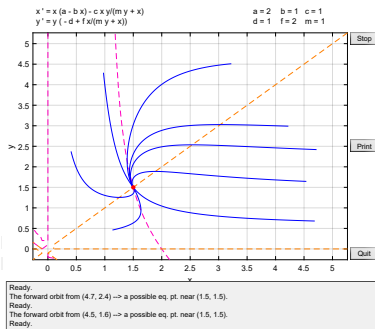


Figura: Retrato de fase cuando  $(a, b, c, d, f, m) = (2, 1, 1, 1, 2, 1)$ .

- El modelo está bien planteado: ejes invariantes y soluciones acotadas.
- En este sistema no se presentan la paradoja del enriquecimiento ni la paradoja del control biológico.
- Incluso cuando no existe un estado estacionario positivo ambas especies pueden extinguirse.

- El modelo está bien planteado: ejes invariantes y soluciones acotadas.
- En este sistema no se presentan la paradoja del enriquecimiento ni la paradoja del control biológico.
- Incluso cuando no existe un estado estacionario positivo ambas especies pueden extinguirse.
- Dependiendo los valores de parámetros, esta extinción puede ser inevitable.
- Resultados del modelo son razonables de acuerdo a lo observado en la naturaleza [2].

# Referencias

-  Yang Kuang and Edoardo Beretta. Global qualitative analysis of a ratio-dependent predator-prey system. *Journal of Mathematical Biology*, 36(4):389–406, 1998
-  Wayne M. Getz. Population dynamics: a per capita resource approach. *Journal of Theoretical Biology*, 108(4):623–643, 1984.
-  Christian Mulder and A. Jan Hendriks. Half-saturation constants in functional responses. *Global Ecology and Conservation*, 2:161–169, 2014.
-  Michael L. Rosenzweig. Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969):385–387, 1971.
-  Robert F. Luck. Evaluation of natural enemies for biological control: A behavioral approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(6):196–199, 1990.
-  Pallav Jyoti Pal, Sahabuddin Sarwardi, Tapan Saha, and Prashanta Kumar Mandal. Mean square stability in a modified Leslie-Gower and Holling-type II predator-prey model. *Applied Mathematics and Informatics*, 29(3-4):781–802, 2011.
-  Igor Chueshov. *Dynamics of Quasi-Stable Dissipative Systems*. Springer, 1st edition, 2015.
-  J.K. Hale. *Ordinary differential equations*. Krieger Publishing Co, Malabar, 1980.



Fin.  
Gracias por su atención.