Artículo de Investigación. Revista Ciencia e Ingeniería. Vol. 44, No.3 pp. 367-376, agosto-noviembre, 2023.
ISSN 1316-7081. ISSN Elect. 2244-8780 Universidad de los Andes (ULA)

Análisis cualitativo de la dinámica de un modelo depredador-presa de Leslie-Gower modificado con difusión

Qualitative analysis of the dynamics of a modified Leslie-Gower predator-prey model with difussion

Duque, Cosme[1]*; Rosales, Richard[2]; Sívoli, Zoraida[3]
[1]Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela
[2]Departamento de Cálculo, Facultad de Ingeniería, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela
[3]Decanato de Ciencias Aplicadas, Universidad Siglo 21, Córdoba, Argentina
*duquec@ula.ve

Resumen

El objetivo de este artículo es estudiar la dinámica global de un modelo depredador-presa del tipo Leslie-Gower con respuesta funcional del tipo Holling II como función del depredador y con difusión. Mostramos la disipatividad puntual del modelo, así como la estabilidad global del equilibrio no trivial.

Palabras clave: Reacción, difusión, Leslie-Gower, depredador-presa, estabilidad.

Abstract

The main goal of this paper is to study the global dynamics of a Leslie-Gower predator-prey model with functional response of Holling type II as function of predator and with diffusion. We prove the dissipativity of the model and the global stability of the nontrivial equilibrium.

Keywords: Reaction, diffusion, Leslie-Gower, predator-prey, stability.

1 Introducción

Los modelos presa-depredador son un tipo de modelo matemático que se utiliza para estudiar la interacción entre una población de presas y su depredador natural. Estos modelos están basados en la Ley de Lotka-Volterra, y se utilizan para predecir cómo se afectan mutuamente las poblaciones de presas y depredadores a lo largo del tiempo. En estos modelos, una de las consideraciones que se pueden hacer, es que a medida que la población de presas crece, también lo hace la población de depredadores, lo que a su vez reduce el número de presas. A medida que disminuye la población de presas, disminuye la población de depredadores, lo que permite que vuelvan a crecer las poblaciones de presas. Si este proceso se repite a lo largo del tiempo, dará lugar a patrones cíclicos de crecimiento y declive en ambas poblaciones. Sin embargo, al considerar otras respuestas funcionales, las poblaciones de presas y depredadores pueden converger a un punto dado, llamado punto de equilibrio del sistema. Estas respuestas funcionales, relacionan las densidades de los individuos estudiados a través de funciones, las cuales se vuelven más complejas, a medida que se consideran nuevas formas de interacción entre las especies.

En este artículo se estudia el siguiente modelo depredador-presa del tipo Leslie-Gower modificado y con difusión:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= d_1 \Delta N + rN\left(1-\frac{N}{K}\right) - m\frac{PN}{a+P} \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= d_2 \Delta P + s\left(1-\frac{hP}{b+N}\right)P \end{aligned} \tag{1}$$

sujeto a condiciones de contorno del tipo Newmann homogéneas

$$\frac{\partial N}{\partial \eta} = \frac{\partial P}{\partial \eta} = 0, \qquad x \in \partial\Omega, \qquad t > 0$$

y condición inicial dada por

$$N(x,0) = \varphi_1(x) \geq 0,\ P(x,0) = \varphi_2(x) \geq 0, x \in \Omega, \quad (2)$$

donde x pertenece al conjunto acotado y conexo $\Omega \subseteq R^n$, para t > 0; $N(x,t)$ y $P(x,t)$ representan la densidad de población en el tiempo t y el punto x ∈ Ω de presas y depredadores, respectivamente. Los parámetros $d_1, d_2, r,\ K, m, s, h$, a y b son constantes positivas.

Originalmente Leslie [Leslie, 1948] introdujo el siguiente sistema:

$$\begin{aligned} N' &= r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right)-mNP \\ P' &= s\left(1-\frac{hP}{N}\right)P \end{aligned} \tag{3}$$

donde r es la tasa de crecimiento específica de la presa en ausencia de depredadores y sin limitaciones ambientales; en ausencia de depredadores, la población de presas crece logísticamente con capacidad de carga K y m es la tasa máxima de consumo per capita del depredador, s es la tasa de crecimiento intrínseca del depredador y la capacidad de carga de depredadores en el ambiente es proporcional a la abundancia de presas N/h, donde h es el factor de conversión de presas en depredadores. En el sistema (3), Leslie observó el hecho de que existen límites superiores en la tasa de crecimiento de las presas y los depredadores, las cuales no son reconocidas en el modelo de Lotka-Volterra. Estos límites superiores se pueden aproximar con condiciones favorables: para el depredador cuando el número de presas por depredador es grande; para la presa cuando el número de depredadores (y también el número de presas) es pequeño [Huo and Li, 2004]. El sistema (3), conocido como modelo depredador-presa de Leslie-Gower ha sido discutido en [Leslie and Gower, 1960], en [Korobeinkov, 2001] y las referencias en ellos.

En el sistema (1) se supone que la tasa de nacimiento unitario de la presa es una función del tipo Michaelis-Menten en P, la cual representa un crecimiento monótono hasta un nivel finito de saturación. El parámetro a es la constante de saturación, b es la medida de la capacidad de carga del depredador en el ambiente cuando está ausente la fuente de alimentación más favorable. En otras palabras, b mide la mayor capacidad de nacimientos de depredadores que el ambiente puede soportar en ausencia de presas [Duque and Sivoli, 2022, Zhang et al., 2017].

2 Marco Teórico

En esta sección se prueba que el sistema de reacción difusión (1) genera un sistema dinámico y que está biológicamente bien planteado sobre un espacio de Banach adecuado.

Sean las funciones

$$\begin{aligned} F_1(N,P) &= rN\ \left(1-\frac{N}{K}\right)-\frac{mNP}{a+P}, \\ F_2(N,P) &= s\left(1-\frac{hP}{b+N}\right)P, \end{aligned} \tag{4}$$

y definamos los vectores $F=(F_2,F_2)$, U = (N, P) y la matriz $D = diag(d_1, d_2)$. Considerando la condición inicial (2), el sistema (1) se puede escribir como:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial U}{\partial t}(x,t) = D\Delta U(x,t) + F(U), x \in \Omega, t > 0 \\ \dfrac{\partial U}{\partial \eta}(x,t) = \ 0, x \in \partial\Omega, t > 0 \\ U(x,0) = \varphi(x), x \in \Omega \end{cases} \tag{5}$$

Sea X el espacio de Banach $X_1 \times X_2$, donde $X_i = C(\overline{\Omega}), i = 1,2$, con norma definida por $|\varphi| = |\varphi_1| + |\varphi_2|$. Sean A_N^0 y A_P^0, los operadores diferenciales $A_N^0 N = d_1 \Delta N$ y $A_P^0 P = d_2 \Delta$P, definidos sobre los dominios $D(A_N^0)$, dado por:

$$\left\{N \in\ C^2\ (\Omega) \cap C^1(\overline{\Omega}) \colon A_N^0 N \in C(\overline{\Omega}), \frac{\partial N}{\partial \eta} = 0, x \in \partial\Omega\right\}$$

y $D(A_P^0)$, dado por:

$$\left\{P \in\ C^2\ (\Omega) \cap C^1(\overline{\Omega}) \colon A_P^0 P \in C(\overline{\Omega}), \frac{\partial P}{\partial \eta} = 0, x \in \partial\Omega\right\}.$$

Las clausuras A_N de A_N^0 y A_P de A_P^0 en X_i generan semigrupos analíticos de operadores lineales acotados $T_N(t)$ y $T_P(t)$ para t ≥ 0, tales que $N(t) = T_N(t)\varphi_1$ y $P(t) = T_P(t)\varphi_2$ son soluciones de las ecuaciones diferenciales lineales abstractas en X_i, dadas por $N'(t) = A_N N(t)$, $P'(t) = A_P P(t)$.

Una propiedad adicional del semigrupo es que para cada t > 0, $T_N(t)$ y $T_P(t)$, son operadores compactos. En el lenguaje de las ecuaciones diferenciales parciales,

$N(x,t) = [T_N(t)\varphi_1](x)$ y $P(x,t) = [T_P(t)\varphi_2](x)$,

son soluciones clásicas del problema de valores en la frontera dado en (5), con $F_1 = F_2 \equiv 0$.

Sea T(t):X→X definida por $T(t) = T_N(t)\times T_P(t)$. Entonces, T(t) es un semigrupo de operadores sobre X, generado por el operador $A = A_N \times A_P$, definido sobre $D(A) = D(A_N) \times D(A_P)$ y $U(x, t) = [T(t)\varphi](x)$ es la solución del sistema lineal

$$\begin{cases} \dfrac{\partial U}{\partial t}(x,t) = D\Delta U(x,t), x \in \Omega, t > 0 \\ \dfrac{\partial U}{\partial \eta}(x,t) = 0, x \in \partial\Omega, t > 0 \\ U(x,0) = \varphi(x), x \in \Omega \end{cases}$$

El término no lineal F es dos veces continuamente diferenciable en U. Por lo tanto, podemos definir la aplicación $[F^*(\varphi)](x) = F(\varphi(x))$ la cual envía X en sí mismo, y la ecuación (5) se puede ver como la ecuación diferencial ordinaria abstracta en X dada por:

$$u'(t) = Au(t) + F^*\big(u(t)\big), \qquad u(0) = \varphi. \tag{6}$$

Mientras que una solución u(t) de la ecuación (6) se puede obtener bajo la restricción de $\phi \in D(A)$, una solución moderada se puede obtener para cada $\varphi \in X$, requiriendo solo que u(t) sea una solución continua de la siguiente ecuación integral:

$$u(t) = T(t)\varphi + \int_0^t T(t-s)F^*\big(u(s)\big)ds,\ t \in [0,\beta), \quad (7)$$

donde $\beta = \beta(\varphi) < \infty$. Restringiendo nuestra atención a funciones φ en el conjunto

$$X_\Lambda = \{\varphi \in X: \varphi(x) \in \Lambda, x \in \overline{\Omega}\},$$

donde $\Lambda = \{U = (N, P) \in R^2: N \geq 0, P \geq 0\}$ y tomando en cuenta la definición de las funciones F_i, obtenemos que $F_1(0, P) = 0$ y $F_2(N, 0) = 0$ para $U \in \Lambda$. Luego, el Corolario 3.2 de [Smith, 1995(p129)] implica que se satisface la condición de Nagumo para la invarianza positiva de Λ, es decir,

$$\lim_{h\to 0^+} h^{-1}\, dis\big(\Lambda, U + hF(U)\big) = 0, U \in \Lambda. \quad (8)$$

Por otro lado, la aplicación directa del principio fuerte del máximo parabólico nos permite mostrar que el semigrupo lineal T(t) hace a X_Λ positivamente invariante, es decir,

$$T(t)X_\Lambda \subset X_\Lambda, \qquad t \geq 0. \quad (9)$$

Finalmente, las condiciones (8) y (9) juntas, permiten aplicar el teorema 3.1 de [Smith, 1995(p127)], lo cual nos da el siguiente Lema.

Lema 1. *Para cada $\varphi \in X_\Lambda$, el sistema (1) tiene una única solución moderada $u(t) = u(\varphi,t) \in X_\Lambda$ y una solución clásica $U(x,t) = [u(t)](x)$. Además, el conjunto X_Λ es positivamente invariante bajo el flujo $\psi_t(x) = u(\varphi,t)$ inducido por (1).*

Luego, el sistema (1) está bien planteado biológicamente y su dinámica relevante se concentra en X_Λ.

El siguiente teorema nos muestra que las soluciones del sistema (1) están acotadas y por tanto definidas para todo $\boldsymbol{t \geq 0}$.

Teorema 1. *Sea (N, P) una solución de (1). Entonces, se cumple que*

$$\limsup_{t\to\infty} \max_{x\in\Omega} N(x,t) \leq K$$

y

$$\limsup_{t\to\infty} \max_{x\in\Omega} P(x,t) \leq \frac{b+K}{h}.$$

Demostración. De la primera ecuación del sistema (1), se sigue que

$$\frac{\partial N}{\partial t} - d_1\Delta N \leq rN\left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

siempre que *N* esté definido como una función de *t.* Ahora, consideremos *z,* la solución de la ecuación

$$\begin{cases} \boldsymbol{z'(t) = rz(t)\left(1 - \frac{z(t)}{K}\right)} \\ \boldsymbol{z(0) = \max_{x\in\Omega} N(x,0)} \end{cases}.$$

Usando el principio de comparación se obtiene que

$$\boldsymbol{N(x,t) \leq z(t)}$$

y tomando en cuenta que para todo $\epsilon > 0$ existe un $T_\epsilon > 0$ tal que $z(t) < K + \epsilon$, si $t \geq T_\epsilon$, se sigue que $N(x,t)$ está definida para todo $t \geq 0$, y

$$\boldsymbol{\limsup_{t\to\infty} \max_{x\in\Omega} N(x,t) \leq K}.$$

Por otro lado, teniendo en cuenta que para $\epsilon > 0$ dado, existe un $T_\epsilon > 0$, tal que $N(x,t) \leq K + \epsilon$, para todo $x \in \Omega$ y $t > T_\epsilon$, y usando la segunda ecuación de (1) se obtiene

$$\boldsymbol{\frac{\partial P}{\partial t} - d_2\Delta P \leq s\left(1 - \frac{hP}{b+K+\epsilon}\right)P},$$

para todo $x \in \Omega$ y $t \geq T_\epsilon$. Finalmente, tomando *z,* la solución del problema de valor inicial:

$$\begin{cases} z'(t) = s\left(1 - \frac{hz(t)}{b+K+\epsilon}\right)z(t) \\ z(T_\epsilon) = \max_{x\in\Omega} P(x,T_\epsilon) \end{cases}$$

y usando el principio de comparación, se obtiene que

$$\limsup_{t\to\infty} \max_{x\in\Omega} P(x,t) \leq \frac{b+K}{h}.$$

Esto concluye la demostración del Teorema.

2.1 Análisis del modelo sin difusión

En esta sección resumiremos los principales hechos sobre el sistema sin difusión, los cuales se necesitarán más adelante. El sistema (1) sin difusión queda expresado como:

$$\begin{cases} N'(t) = F_1(N,P) \\ P'(t) = F_2(N,P) \end{cases}. \quad (10)$$

2.1.1 Puntos de equilibrio del sistema sin difusión

Los puntos de equilibrio del sistema (10) se obtienen resolviendo las siguientes ecuaciones:

$$\begin{cases} F_1(N,P) = rN\left(1-\dfrac{N}{K}\right) - \dfrac{mNP}{a+P} = 0, \\ F_2(N,P) = s\left(1-\dfrac{hP}{b+N}\right)P = 0, \end{cases} \tag{11}$$

En el primer cuadrante, el sistema (10) tiene los puntos de equilibrio triviales:

$$E_1 = (0,0),\ E_2 = (K,0) \text{ y } E_3 = (0, b/h).$$

Y se obtiene un punto de equilibrio no trivial usando las ecuaciones

$$r\left(1-\frac{N}{K}\right) - \frac{mP}{a+P} = 0$$

y

$$1 - \frac{hP}{b+N} = 0.$$

Ahora, de $\frac{hP}{b+N} = 1$, se obtiene $P = \frac{b+N}{h}$. Esta ecuación representa una recta en el plano (N,P), que corta el eje P en el punto $\frac{b}{h}$. Por otro lado, $r\left(1-\frac{N}{K}\right) - \frac{mP}{a+P} = 0$, implica que $r\left(1-\frac{N}{K}\right) = \frac{mP}{a+P}$, de donde $r\left(1-\frac{N}{K}\right) = m - \frac{ma}{a+P}$. Luego de algunos cálculos se llega a la expresión:

$$\mathrm{P} = a\left(\frac{1}{1-\frac{\mathrm{r}}{\mathrm{m}}\left(1-\frac{\mathrm{N}}{\mathrm{K}}\right)} - 1\right).$$

Esta es la ecuación de una hipérbola que corta el eje P en el punto $P = \frac{a}{\frac{m}{r}-1}$. Entonces, el punto de equilibrio no trivial se obtiene como la intersección de las dos curvas:

$$P = \frac{b+N}{h} \text{ y } \mathrm{P} = a\left(\frac{1}{1-\frac{\mathrm{r}}{\mathrm{m}}\left(1-\frac{\mathrm{N}}{\mathrm{K}}\right)} - 1\right). \tag{12}$$

Por lo tanto, se presentan dos casos:

1) Si $m > r$, entonces existe un punto de equilibrio no trivial, sí y solo si

$$\frac{b}{h} < \frac{a}{\frac{m}{r}-1},$$

es decir, si

$$\frac{bm}{ah+b} < r.$$

Esto se puede observar en la Figura 1.

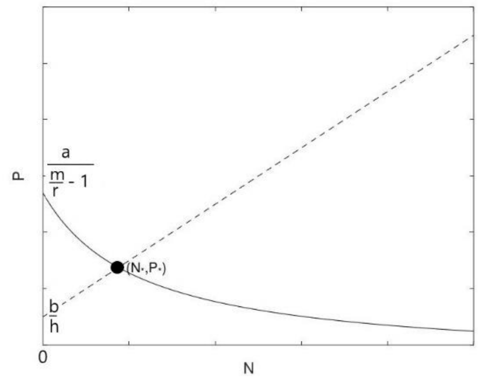

Fig. 1. Punto de equilibrio no trivial para m > r (Fuente: elaboración propia)

2) Si $m \leq r$, entonces siempre existe un punto de equilibrio no trivial, como se puede observar en la figura 2.

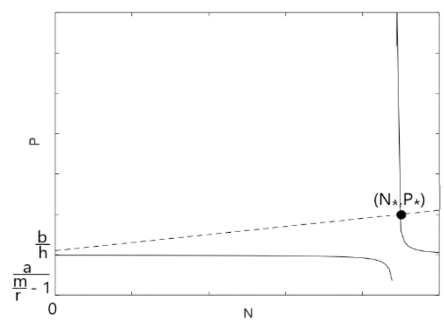

Fig. 2. Punto de equilibrio no trivial para m ≤ r (Fuente: elaboración propia)

Denotemos el equilibrio no trivial por $E_* = (N_*, P_*)$.

2.1.2 Estabilidad de los puntos de equilibrio

En esta sección se estudiará la estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema (10).

Las derivadas parciales del campo vectorial del sistema son las siguientes:

$$\frac{\partial F_1}{\partial N} = r\left(1-\frac{2N}{K}\right) - \frac{mP}{a+P},$$

$$\frac{\partial F_1}{\partial P} = -\frac{amN}{(a+P)^2},$$

$$\frac{\partial F_2}{\partial N} = \frac{shP^2}{(b+N)^2},$$

$$\frac{\partial F_2}{\partial P} = s\left(1-\frac{2hP}{b+N}\right).$$

Luego, la matriz jacobiana es

$$\boldsymbol{J}=\begin{bmatrix} \boldsymbol{r\left(1-\frac{2N}{K}\right)-\frac{mP}{a+P}} & \boldsymbol{-\frac{amN}{(a+P)^2}} \\ \boldsymbol{\frac{shP^2}{(b+N)^2}} & \boldsymbol{s\left(1-\frac{2hP}{b+N}\right)} \end{bmatrix}.$$

Estabilidad local de los puntos de equilibrio

Evaluando en el punto de equilibrio $\boldsymbol{E_1=(0,0)}$, la matriz jacobiana es:

$$\boldsymbol{J(E_1)}=\begin{bmatrix} \boldsymbol{r} & \boldsymbol{0} \\ \boldsymbol{0} & \boldsymbol{s} \end{bmatrix}.$$

Luego, los dos autovalores de $J(E_1)$ son positivos, por lo tanto, este es un equilibrio inestable o fuente.

Evaluando en el punto de equilibrio $E_2(K,0)$, la matriz jacobiana es:

$$J(E_2)=\begin{bmatrix} -r & -\frac{mK}{a} \\ 0 & s \end{bmatrix}.$$

Esta matriz tiene un autovalor negativo y uno positivo, luego, E_2 es un punto de silla.

Evaluando en el punto de equilibrio $E_3\left(0,\frac{b}{h}\right)$, la matriz jacobiana es:

$$J(E_3)=\begin{bmatrix} r-\frac{mb}{ah+b} & 0 \\ \frac{s}{h} & -s \end{bmatrix}.$$

El punto E_3 es un punto de silla, si $r-\frac{mb}{ah+b}>0$, y es local asintóticamente estable si $r-\frac{mb}{ah+b}<0$.

Para el equilibrio no trivial $E_*=(N_*,P_*)$, se cumple que

$$r\left(1-\frac{N}{K}\right)-\frac{mP_*}{a+P_*}=0 \tag{13}$$

y

$$\frac{hP_*}{b+N_*}=1. \tag{14}$$

Luego, la matriz jacobiana es:

$$J(E_*)=\begin{bmatrix} -\frac{rN_*}{K} & -\frac{amN_*}{(a+P_*)^2} \\ \frac{s}{h} & -s \end{bmatrix}.$$

La ecuación característica de $J(E_*)$ es

$$\lambda^2-traza\big(J(E_*)\big)+\det J(E_*)=0.$$

Tomando en cuenta que $Re(\lambda)<0$ sí y sólo si $traza\big(J(E_*)\big)<0$ y $\det J(E_*)>0$, se sigue que E_* siempre es local asintóticamente estable, ya que

$$traza\,(J(E_*))=-\left(\frac{rN_*}{K}+s\right)<0$$

y

$$\det\big(J(E_*)\big)=\frac{srN_*}{K}+\frac{amsN_*}{h(a+P_*)^2}>0.$$

Estabilidad global del equilibrio no trivial

Consideremos la función de Liapunov

$$V(N,P)=$$
$$\mu\left(N-N_*-N_*\ln\left(\frac{N}{N_*}\right)\right)+\left(P-P_*-P_*\ln\left(\frac{P}{P_*}\right)\right)$$

donde μ es un parámetro positivo, el cual definiremos más adelante. Se tiene que $V(N_*,P_*)=0$ y $V(P,N)>0$, si $N\neq 0$ o $P\neq 0$. Derivando V a lo largo de las trayectorias del sistema (10), se obtiene:

$$\begin{aligned}
\frac{dV}{dt}&=\mu\left(N'-N_*\frac{N_*}{N}\frac{N'}{N_*}\right)+\left(P'-P_*\frac{P_*}{P}\frac{P'}{P_*}\right)\\
&=\mu\left(1-\frac{N_*}{N}\right)N'+\left(1-\frac{P_*}{P}\right)P'\\
&=\mu(N-N_*)\frac{N'}{N}+(P-P_*)\frac{P'}{P}\\
&=\mu(N-N_*)\left(r-\frac{rN}{K}-\frac{mP}{a+P}\right)+(P-P_*)\left(s-\frac{shP}{b+N}\right)\\
&=\mu(N-N_*)\left(-\frac{r(N-N_*)}{K}-m\left(\frac{P}{a+P}-\frac{P_*}{a+P_*}\right)\right)\\
&\quad -sh(P-P_*)\left(\frac{P}{b+N}-\frac{P_*}{b+N_*}\right)\\
&=-\frac{\mu r}{K}(N-N_*)^2-a\mu r\frac{(N-N_*)(P-P_*)}{(a+P)(a+P_*)}\\
&\quad -shb\frac{(P-P_*)^2}{(b+N)(b+N_*)}-shN_*\frac{(P-P_*)^2}{(b+N)(b+N_*)}\\
&\quad +shP_*\frac{(P-P_*)(N-N_*)}{(b+N)(b+N_*)}\\
&=-\frac{\mu r}{K}(N-N_*)^2-sh\frac{(b+N_*)(P-P_*)^2}{(b+N)(b+N_*)}\\
&\quad -a\mu m\frac{(N-N_*)(P-P_*)}{(a+P)(a+P_*)}+shP_*\frac{(P-P_*)(N-N_*)}{(b+N)(b+N_*)}.
\end{aligned}$$

Tomando

$$\mu=\frac{shP_*}{am},$$

entonces

$$dV = -\frac{shP_*r}{amK}(N - N_*)^2 - sh\frac{(b + N_*)(P - P_*)^2}{(b + N)(b + N_*)} < 0.$$

Luego, $\frac{dV}{dt} < 0$, a lo largo de todas las trayectorias en el primer cuadrante, excepto en (N_*, P_*). Por lo tanto, para el modelo sin difusión, E_* es global asintóticamente estable.

3 Análisis del equilibrio no trivial del sistema sin difusión

Al ser constantes, los puntos de equilibrio del sistema (10) también son soluciones del sistema (1). Nos enfocaremos en el equilibrio no trivial $E_* = (N_*,P_*)$ del sistema (10) Más concretamente, en esta sección analizaremos la estabilidad de las soluciones notriviales en estado estacionario. La inestabilidad se entenderá según la siguiente definición.

Definición 1. *El equilibrio E_* del sistema (1) se dice difusionalmente Turing inestable, si es un equilibrio asintóticamente estable de (10) pero es inestable con respecto a (1) [Okubo, 2001, Vanegas et al., 2009].*

La estabilidad de una solución estacionaria homogénea E_* de (10) se estudiará por la vía del análisis de estabilidad linealizada. Haciendo $W = U - E_*$ y llamando $A = J(E_*)$, como se vió previamente, el sistema linealizado de la ecuación de reacción-difusión (1) alrededor de E_* está dado por:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial \boldsymbol{W}}{\partial \boldsymbol{t}} = \boldsymbol{D\Delta W} + \boldsymbol{AW} \\ \dfrac{\partial \boldsymbol{W}}{\partial \boldsymbol{\eta}} = \boldsymbol{0} \end{cases}, \qquad \boldsymbol{x} \in \boldsymbol{\partial\Omega}, \boldsymbol{t} > \boldsymbol{0} \qquad (\mathbf{15})$$

La solución trivial $\boldsymbol{W} = \boldsymbol{0}$, es asintóticamente estable, sí y sólo si toda solución de (15) decae a cero cuando $\boldsymbol{t}$ tiende al infinito.

Denotemos por $\boldsymbol{\phi_j}(\boldsymbol{x})$, la j-ésima autofunción del operador laplaciano $-\boldsymbol{\Delta}$ sobre $\boldsymbol{\Omega}$ con condición de fluno nulo en la frontera. Es decir,

$$-\boldsymbol{\Delta\phi_j} + \boldsymbol{\lambda_j\phi_j} = \boldsymbol{0}, \qquad \boldsymbol{x} \in \boldsymbol{\Omega},$$
$$\boldsymbol{\eta} \cdot \boldsymbol{\nabla\phi_j} = \boldsymbol{0}, \qquad \boldsymbol{x} \in \boldsymbol{\partial\Omega}$$

Para escalares $\boldsymbol{\lambda_j}$ satisfaciendo $\boldsymbol{0} = \boldsymbol{\lambda_0} < \boldsymbol{\lambda_1} < \boldsymbol{\lambda_2} < \cdots$. La determinación de los pares $(\boldsymbol{\phi_j}, \boldsymbol{\lambda_j})$ es un problema estándar. El operador diferencial $-\boldsymbol{\Delta}$, con condiciones de flujo nulo en la frontera, es autoadjunto en $\boldsymbol{L_2(\Omega)}$, es decir,

$$\int_{\boldsymbol{\Omega}} -\boldsymbol{\Delta\psi_1} \cdot \boldsymbol{\psi_2}\, \boldsymbol{dx} = \int_{\boldsymbol{\Omega}} -\boldsymbol{\Delta\psi_2} \cdot \boldsymbol{\psi_1}\, \boldsymbol{dx}$$

y es fácil ver que

$$\boldsymbol{\lambda_j} = \frac{\int_{\boldsymbol{\Omega}} \left|\boldsymbol{\Delta\psi_j}\right|^{\boldsymbol{2}} \boldsymbol{dx}}{\int_{\boldsymbol{\Omega}} \boldsymbol{\psi_j}^{\boldsymbol{2}} \boldsymbol{dx}} > \boldsymbol{0},$$

para todo $\boldsymbol{j} \geq \boldsymbol{1}$. Sin pérdida de generalidad, podemos suponer que las autofunciones $\boldsymbol{\phi_j}$ son normalizadas, tal que $\left\|\boldsymbol{\phi_j}\right\|_{\boldsymbol{L_2(\Omega)}} = \boldsymbol{1}$. Además, el conjunto de las funciones $\boldsymbol{\phi_j}$ forman una base ortogonal para $\boldsymbol{L_2(\Omega)}$ y cualquier función se puede expandir como una serie de Fourier de la forma:

$$\boldsymbol{u}(\boldsymbol{x}) = \sum_{\boldsymbol{j=0}}^{\infty} \boldsymbol{u_j\phi_j}(\boldsymbol{x}).$$

Usando estos preliminares, podemos resolver (15) expandiendo nuestra solución:

$$\boldsymbol{W}(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{t}) = \sum_{\boldsymbol{j=0}}^{\infty} \boldsymbol{s_j}(\boldsymbol{t})\boldsymbol{\phi_j}(\boldsymbol{x}),$$

donde cada $\boldsymbol{s_j}(\boldsymbol{t}) \in \boldsymbol{\Re^2}$. Sustituyendo (16) en (15), tenemos:

$$\sum_{\boldsymbol{j=0}}^{\infty} \boldsymbol{s'_j}(\boldsymbol{t})\boldsymbol{\phi_j}(\boldsymbol{x}) = \sum_{\boldsymbol{j=0}}^{\infty} \boldsymbol{Ds_j}(\boldsymbol{t})\boldsymbol{\Delta\phi_j}(\boldsymbol{x}) + \sum_{\boldsymbol{j=0}}^{\infty} \boldsymbol{As_j}(\boldsymbol{t})\boldsymbol{\phi_j}(\boldsymbol{x})$$

$$\sum_{j=0}^{\infty} s'_j(t)\phi_j(x) = \sum_{j=0}^{\infty} \left(-Ds_j(t)\lambda_j\phi_j(x) + As_j(t)\phi_j(x)\right)$$

$$\sum_{j=0}^{\infty} \left(s'_j(t) - \left(A - \lambda_j D\right)s_j(t)\right)\phi_j(x) = 0.$$

Por lo tanto,

$$\frac{ds_j(t)}{dt} = B_j s_j,$$

donde B_j es la matriz $B_j = A - \lambda_j D$.

La condición de estabilidad asintótica de la solución trivial $W = 0$ de (15) es equivalente a que cada B_j tenga autovalores con parte real negativa para todo $\boldsymbol{j}$. Los autovalores de la matriz B_j están definidos por

$$\det\left(B_j - \rho I\right) = \rho^2 - \rho\, traza\left(B_j\right) + \det\left(B_j\right) = 0.$$

Ahora, estudiamos la estabilidad de E_* con respecto al sistema (1), sabiendo que se debe cumplir que $traza(A) < 0$ y $\det A > 0$. Pero $\mathrm{traza}\left(\mathrm{B_j}\right) = \mathrm{traza(A)} - \lambda_{\mathrm{j}}\,(\mathrm{d_1} + \mathrm{d_2}) < 0$, debido a que $\mathrm{traza(A)} < 0$, $\lambda_j \geq 0$, $\mathrm{j} = 0,1,2, \ldots$, y $d_1, d_2 > 0$. Además,

$$\det\left(\mathrm{B_j}\right) = \det\left(\mathrm{A} - \lambda_{\mathrm{j}}\mathrm{D}\right)$$

$$= \det\begin{pmatrix} a_{11} - \lambda_j\, d_1 & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda_j d_2 \end{pmatrix}$$
$$= (a_{11} - \lambda_j d_1)(a_{22} - \lambda_j d_2) - a_{12}a_{21}.$$

Luego, para que ocurra la inestabilidad de Turing, se debe satisfacer que $\det(B_j) \leq 0$, para algún $j \geq 1$.

Para λ fijo, denotemos la parábola en el plano (λ, H_λ) por

$$H_\lambda = (\lambda_j d_1 - a_{11})(\lambda_j d_2 - a_{22}) - a_{12}a_{21} = 0.$$

Recordando que $a_{11} = -\frac{rN_*}{K_*}$, $a_{22} = -s$, $a_{12} = -\frac{amN_*}{(a+P_*)^2}$ y $a_{21} = \frac{s}{h}$, se sigue que $H_\lambda > 0$, para todo $\lambda > 0$. En efecto, la parábola abre hacia arriba y puede tener una o dos raíces reales, pero en este caso las raíces son negativas y como $H_\lambda(0) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \det(A) > 0$, se cumple que $H_\lambda > 0$.

Por lo tanto, E_* no puede ser Turing inestable. Esto genera el siguiente resultado.

Teorema 2. *El equilibrio no trivial E_* del sistema (1) siempre es local asintóticamente estable.*

4 Estabilidad del equilibrio no trivial del sistema con difusión

Ahora, nos enfocaremos en la estabilidad asintótica de E∗. Biológicamente, la afirmación de estabilidad global de E∗ significa que no importa como se difundan las dos especies, ellas se distribuirán de forma homogénea en el espacio que ocupan, a medida que el tiempo tiende al infinito. En lo que sigue, se necesitan los siguientes resultados para probar la estabilidad global de E∗ para el sistema (1).

Lema 2 Sean a y b constantes positivas. Suponga que $\phi, \psi \in C^1([a,\infty))$, $\psi(t) \geq 0$ y ϕ es acotada inferiormente. Si $\phi'(t) \leq -b\psi(t)$ y $\psi'(t) \leq M$ en $[a, +\infty)$ para alguna constante M, entonces $\lim_{t\to\infty} \psi(t) = 0$.

Demostración. Ver Lema 2.2 en [Fan y Li, 2006].

Lema 3 Suponga que existe una constante $C > 0$, tal que $\|U(\cdot,t)\|_{L^\infty(\Omega)} \leq C$, para todo $t \geq 0$. Entonces,
$\|U(\cdot,t)\|_{C^{2,\alpha}(\Omega)} \leq C$, para todo $t \geq 2$, $0 < \alpha < 1$.

Demostración. Ver Teorema A.1 en [Brown and Dunne, 1981].

Lema 4 Suponga que existe una constante C, tal que

$$\|U(\cdot,t)\|_{L^\infty(\Omega)} \leq C,$$

$$\|\nabla U(\cdot,t)\|_{L^\infty(\Omega)} \leq C,$$

$$\lim_{t\to\infty} \|U(x,t) - E_*\|_{L^2(\Omega)} = 0$$

y

$$\lim_{t\to\infty} \|\nabla U(x,t)\|_{L^2(\Omega)} = 0.$$

Entonces,

$$\lim_{t\to\infty} \|U(x,t) - E_*\|_{L^\infty(\Omega)} = 0.$$

Demostración. Ver (Lema 3.2 [Fan and Li, 2006].

Supongamos que Ω es un dominio acotado con frontera suave en R^n y que $u, v \in C^2(\overline{\Omega})$. Las siguientes son llamadas identidades de Green:

$$\int_{\partial\Omega} v\frac{\partial u}{\partial \eta}\, ds = \int_\Omega (u\Delta u + \nabla v \cdot \nabla u)dx,$$
$$\nabla\left(\frac{u}{v}\right) = \frac{v\nabla u - u\nabla v}{v^2}.$$

Teorema 3. *El punto de equilibrio $E*$ es global asintóticamente estable para el sistema (1).*

Demostración. Definamos la función

$$V(t) = \int_\Omega \left(\mu\left(N - N_* - N_* \ln\left(\frac{N}{N_*}\right)\right) + P - P_* - P_* \ln\left(\frac{P}{P_*}\right)\right)dx.$$

Es fácil ver que $V(t) \geq 0$, para todo $t \geq 0$. Derivando *V(t)* a lo largo de la solución de (1), obtenemos:

$$V'(t) = \int_\Omega \left\{\mu\left[N_t - N_* \frac{N_*}{N}\frac{N_t}{N_*}\right] + P_t - P_* \frac{P_*}{P}\frac{P_t}{P_*}\right\}dx$$
$$= \int_\Omega \left\{\mu\left(1 - \frac{N_*}{N}\right)N_t + \left(1 - \frac{P_*}{P}\right)P_t\right\}dx$$
$$= \int_\Omega \left[\mu(N - N_*)\frac{N_t}{N} + (P - P_*)\frac{P_t}{P}\right]dx.$$

Ahora, empleando (1) se llega a que

$$V'(t) = \int_\Omega \mu(N - N_*)\left[d_1\frac{\Delta N}{N} + r\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{mP}{a+P}\right]dx$$
$$+ \int_\Omega (P - P_*)\left[d_2\frac{\Delta P}{P} + s - \frac{shP}{b+N}\right]dx$$

$$= d_1\mu \int_\Omega (N - N_*)\frac{\Delta N}{N}dx + d_2\int_\Omega (P - P_*)\frac{\Delta P}{P}dx +$$
$$\mu\int_\Omega (N - N_*) \left[r\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{mP}{a+P}\right]dx +$$
$$\int_\Omega (P - P_*)\left[s - \frac{shP}{b+N}\right]dx.$$

Usando la identidad de Green se obtiene

$$\int_\Omega (N-N_*)\frac{\Delta N}{N}dx = \int_\Omega \left(1-\frac{N_*}{N}\right)\Delta N dx =$$
$$\int_\Omega \left(1-\frac{N_*}{N}\right)\frac{\partial N}{\partial \eta}ds - \int_\Omega \nabla\left(1-\frac{N_*}{N}\right)\cdot\nabla N dx =$$
$$\int_\Omega \nabla\left(\frac{N_*}{N}\right)\cdot\nabla N dx = -N_*\int_\Omega\left(\frac{\nabla N\cdot\nabla N}{N^2}\right)dx =$$
$$-N_*\int_\Omega \frac{|\nabla N|^2}{N^2}dx.$$

Análogamente,

$$\int_\Omega (P-P_*)\frac{\Delta P}{P}dx = -P_*\int_\Omega \frac{|\nabla P|^2}{P^2}dx.$$

Luego,

$$V'(t) = -d_1\mu N_*\int_\Omega \frac{|\nabla N|^2}{N^2}dx - d_2P_*\int_\Omega \frac{|\nabla P|^2}{P^2}dx +$$
$$\mu\int_\Omega (N-N_*)\left(r\left(1-\frac{N}{K}\right)-\frac{mP}{a+P}\right)dx +$$
$$\int_\Omega (P-P_*)\left[s-\frac{shP}{b+N}\right]dx.$$

Pero teniendo en cuenta la ecuación (13):

$$r\left(1-\frac{N}{K}\right)-\frac{mP}{a+P} =$$
$$\left(r-\frac{rN_*}{K}-\frac{mP_*}{a+P_*}\right)-\frac{rN}{K}+\frac{rN_*}{K}-\frac{mP}{a+P}+\frac{mP_*}{a+P_*} =$$
$$-\frac{rN}{K}+\frac{rN_*}{K}-\frac{mP}{a+P}+\frac{mP_*}{a+P_*} =$$
$$-\frac{r}{K}(N-N_*)+m\left(\frac{P_*}{a+P_*}-\frac{P}{a+P}\right) =$$
$$-\frac{r}{K}(N-N_*)+m\left(\frac{aP_*+PP_*-aP-PP_*}{(a+P_*)(a+P)}\right) =$$
$$-\frac{r}{K}(N-N_*)-am\frac{P-P_*}{(a+P_*)(a+P)}.$$

Y también, teniendo en cuenta la ecuación (14):

$$s-\frac{shP}{b+N} = s-\frac{shP_*}{b+N_*}+\frac{shP_*}{b+N_*}-\frac{shP}{b+N} =$$
$$\frac{shP_*}{b+N_*}-\frac{shP}{b+N} = sh\left(\frac{P_*}{b+N_*}-\frac{P}{b+N}\right) =$$
$$\frac{sh(bP_*+NP_*-bP-PN_*)}{(b+N_*)(b+N)} =$$
$$sh\left(\frac{b(P_*-P)}{(b+N_*)(b+N)}+\frac{NP_*-PN_*}{(b+N_*)(b+N)}\right) =$$
$$sh\left(\frac{-b(P-P_*)}{(b+N_*)(b+N)}+\frac{NP_*-N_*P_*+N_*P_*-PN_*}{(b+N_*)(b+N)}\right) =$$
$$= sh\left(-\frac{b(P-P_*)}{(b+N_*)(b+N)}+P_*\frac{N-N_*}{(b+N_*)(b+N)}\right.$$
$$\left.-\frac{N_*(P-P_*)}{(b+N_*)(b+N)}\right)$$

Sustituyendo estas expresiones en V'(t) se obtiene:

$$V'(t) = -d_1\mu N_*\int_\Omega \frac{|\nabla N|^2}{N^2}dx - d_2P_*\int_\Omega \frac{|\nabla P|^2}{P^2}dx +$$
$$\mu\int_\Omega\left(-\frac{r}{K}(N-N_*)^2-am\frac{(P-P_*)(N-N_*)}{(a+P_*)(a+P)}\right)dx +$$
$$sh\int_\Omega\left(-\frac{b(P-P_*)^2}{(b+N_*)(b+N)}+\frac{P_*(P-P_*)(N-N_*)}{(b+N_*)(b+N)}\right)dx$$
$$-sh\int_\Omega \frac{(P-P_*)^2N_*}{(b+N_*)(b+N)}dx$$
$$= -d_1\mu N_*\int_\Omega \frac{|\nabla N|^2}{N^2}dx - d_2P_*\int_\Omega \frac{|\nabla P|^2}{P^2}dx -$$
$$\mu\frac{r}{K}\int_\Omega (N-N_*)^2dx - a\mu m\int_\Omega \frac{(P-P_*)(N-N_*)}{(a+P_*)(a+P)}dx -$$
$$\int_\Omega \frac{bsh(P-P_*)^2}{(b+N_*)(b+N)}dx + \int_\Omega \frac{sh\,P_*(N-N_*)(P-P_*)}{(b+N_*)(b+N)}dx$$
$$-sh\int_\Omega \frac{N_*(P-P_*)^2}{(b+N_*)(b+N)}dx.$$

Escogiendo $\mu = \frac{shP_*}{am}$, se obtiene

$$V'(t) = -\frac{d_1shN_*P_*}{am}\int_\Omega \frac{|\nabla N|^2}{N^2}dx - d_2P_*\int_\Omega \frac{|\nabla P|^2}{P^2}dx$$
$$-\frac{rshP_*}{amK}\int_\Omega (N-N_*)^2dx - sh\int_\Omega \frac{(P-P_*)^2}{b+N}dx.$$

Por otro lado, usando el Teorema 1, existen constantes $k_1 > 0$ y $k_2 > 0$, tales que

$$\frac{dV}{dt} \le -k_1\int_\Omega ((N-N_*)^2+(P-P_*)^2)\,dx$$
$$-k_2\int_\Omega (|\nabla N|^2+|\nabla P|^2)dx.$$

Tomemos

$$\psi_1(t) = \int_\Omega ((N-N_*)^2+(P-P_*)^2)dx$$

y

$$\psi_2(t) = \int_\Omega (|\nabla N|^2+|\nabla P|^2)\,dx$$

Derivando $\psi_1(t)$ y $\psi_2(t)$, obtenemos

$$\psi_1'(t) = 2\int_\Omega \big((N-N_*)N_t + (P-P_*)P_t\big)dx$$

y

$$\psi_2'(t) = 2\int_\Omega (\nabla N_t \cdot \nabla N + \nabla P_t \cdot \nabla P)dx =$$

$$2\int_\Omega \big(\big(d_1\nabla(\Delta N) + \nabla F_1(N,P)\big)\cdot\nabla N + \big(d_2\nabla(\Delta P) + \nabla F_2(N,P)\big)\cdot\nabla P\big)\, dx =$$

$$2\int_\Omega (d_1\nabla(\Delta N)\cdot\nabla N + \nabla F_1(N,P)\cdot\nabla N + d_2\nabla(\Delta P)\cdot\nabla P + \nabla F_2(N,P)\cdot\nabla P)\, dx.$$

Luego,

$$\psi_2'(t) = 2\int_\Omega (-d_1(\Delta N)^2 - F_1(N,P)\Delta N - d_2(\Delta N)^2 - F_2(N,P)\Delta P)dx.$$

Ya que el sistema (1) es puntualmente disipativo, del Lema 3 se sigue que $\psi_1'(t)$ y $\psi_2'(t)$ son acotadas en $[2,+\infty)$. Ahora, aplicando el Lema 2, concluimos que $\psi_1(t), \psi_1(t) \to 0$, cuando $t\to\infty$. Por lo tanto,

$$\lim_{t\to\infty}\left\|N(x,t)-N_*\right\|_{L^2(\Omega)} = \lim_{t\to\infty}\left\|P(x,t)-P_*\right\|_{L^2(\Omega)} = 0.$$

y

$$\lim_{t\to\infty}\left\|\nabla N(x,t)\right\|_{L^2(\Omega)} = \lim_{t\to\infty}\left\|\nabla P(x,t)\right\|_{L^2(\Omega)} = 0.$$

Luego, usando el Lema 4, concluimos que

$$\lim_{t\to\infty}\left\|N(x,t)-N_*\right\|_{L^\infty(\Omega)} = \lim_{t\to\infty}\left\|P(x,t)-P_*\right\|_{L^{\{\infty\}}(\Omega)} = 0.$$

Por lo tanto, el equilibrio no trivial E_* del sistema (1) es global asintóticamente estable.

5 Conclusiones

Se analizó un sistema de ecuaciones de Leslie-Gower para modelar el comportamiento de un sistema depredador-presa, con respuesta funcional del tipo Holling II y con términos difusivos. El sistema sin difusión posee tres puntos de equilibrio triviales, correspondientes al origen de coordenadas (0, 0), a la capacidad de carga de las presas (K, 0) y la capacidad de carga de los depredadores (0, b/h). También se encontraron condiciones para la existencia de un equilibrio no trivial, el cual es global asintóticamente estable. Por otro lado, se demostró que el problema principal está bien planteado biológicamente y que su dinámica relevante se concentra en un conjunto dado, es decir, se mostró la disipatividad puntual del modelo con difusión usando teoremas de comparación. Además, mediante una función de Liapunov se probó la estabilidad global del único punto de equilibrio no trivial del sistema, tanto sin difusión, como con difusión.

Referencias

Brown, K. and Dunne, P. (1981). A semilinear parabolic system arising in the theory of superconductivity. J. Differential Equations, 40:232–252.

Duque, C. and Sivoli, Z. (2022). Qualitative analysis of a leslie-gower predator-prey model with delay. Comput. Appl. Math., 10(1). ISSN 2244-8659.

Fan, Y. and Li, W. (2006). Global asymptotic stability of a ratio-dependent predator-prey system with difussion. J. comput. Appl. Math., 188:205–227.

Huo, H. and Li, W. (2004). Stable periodic solution of the discrete periodic leslie-gower predator-prey mode. Math. Comput. Modelling, 40:261–269.

Korobeinkov, A. (2001). A liapunov function for leslie-gower predator-prey models. Appl. Math. Lett., 14(6):697–699.

Leslie, P. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika, 35:213– 245.

Leslie, P. and Gower, J. (1960). The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. Biometrika, 47:219–234.

Okubo, A. (2001). Diffusion and ecological problems: mathematical problems. Springer, New York.

Smith, H. (1995). Monotone dynamical systems. An introductory to the theory of competitive and cooperative systems. Amer. Math. Soc., Providence, RI.

Vanegas, J., Landinez, N., and Garzón, D. (2009). Análisis de la inestabilidad de turing en modelos biológicos. Dyna, 76(158):123–134.

Zhang, L., Liu, J., and Banerjee, M. (2017). Hopf and steady state bifurcation analysis in a ratio-dependent predator-prey model. Nonlinear Sci. Numer. Simulat., 44:52–73.

Recibido: *3 de febrero de 2023*

Aceptado: *10 de julio de 2023*

Duque, Cosme: *Licenciado en Matemáticas ULA, Doctor en Matemáticas Universidad de Los Andes*
https://orcid.org/ 0000-0003-0180-3289

Rosales, Richard: *Licenciado en Matemáticas ULA, MSc. en Matemáticas, Universidad de Los Andes. Correo electronico: rrra@ula.ve*
https://orcid.org/0000-0002-6729-6120

Sivoli, Zoraida: *Licenciada en Matemáticas ULA, Doctora en Ciencias, Universidad de Los Andes. Correo electronico: zoraida.barrios@ues21.edu.ar*
https://orcid.org/0000-0002-1411-8187