

ANÁLOGO ESTOCÁSTICO DEL MODELO LOTKA-VOLTERRA**STOCHASTIC ANALOG LOTKA-VOLTERRA MODEL**

WILMAR DÍAZ O.¹
 HAROLD VACCA G.²
 ALDEMAR FONSECA V.³

RECIBIDO: JULIO 2010
 APROBADO: SEPTIEMBRE 2010

RESUMEN

La biomatemática o biología matemática es el estudio de fenómenos biológicos mediante herramientas matemáticas de diversa complejidad. Para modelarlos y analizarlos se usan ecuaciones diferenciales ordinarias, ecuaciones diferenciales parciales y/o ecuaciones diferenciales estocásticas. En este tópico interesa investigar la evolución de las especies y la relación con su ambiente (depredación, competencia, presencia y calidad del alimento, simbiosis y mutualismo, etc.), para predecir la evolución futura de los ecosistemas, sometidos a ciertas condiciones, e introducir técnicas de control en estos. En este artículo nos enfocaremos en presentar la versión determinista y estocástica de una variante del modelo Lotka-Volterra depredador-presa para dos poblaciones, consistente en el sistema de ecuaciones diferenciales simultáneas,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - Bxy \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy \end{cases}$$

donde x e y representan el número de presas y predadores, respectivamente, con A , B , C , D constantes positivas que reflejan las condiciones de crecimiento de las especies y sus interacciones. El estudio de estos temas resulta ser de importancia en áreas como: el manejo de recursos renovables, la evolución de variedades resistentes a pesticidas, los fenómenos de sustitución tecnológica, el cambio organizativo o el aprendizaje organizativo.

1. Licenciado en Matemáticas. Msc. (c) en Matemática Aplicada. Docente, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Coinvestigador Grupo SciBas, Universidad Distrital. Correo electrónico: wadiaz@gmail.com / wadiaz@udistrital.edu.co

2. Licenciado en Matemáticas. Especialista en Ingeniería del Software. Msc. (c) en Matemática Aplicada. Director del grupo de investigación en Ciencias Básicas SciBas, Universidad Distrital. Docente, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Correo electrónico: hvacca@udistrital.edu.co / afonseca@udistrital.edu.co

3. Ingeniero electrónico. Msc. (c) en Bioingeniería. Docente, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Director del grupo de investigación Integra, Universidad Distrital. Correo electrónico: aldefonseca@yahoo.com / afonseca@udistrital.edu.co

Palabras clave

dinámica poblacional, efecto Allee, modelo Lotka-Volterra, sistema de ecuaciones diferenciales, fórmula de Itô, ecuaciones diferenciales estocásticas

Abstract

The Biomathematics or Mathematics Biology is the study of biological phenomena using mathematical tools of varying complexity. For modeling and analyzing are ordinary differential equations, partial differential equations and / or stochastic differential equations. In this area, interested in investigating the evolution of species and the relationship with their environment (predation, competition, presence and quality of food, symbiosis and mutualism, etc.), To predict the future evolution of the ecosystems under certain conditions, introduce techniques to control them. In this article, we focus on the present version of a variant the model deterministic and stochastic Lotka-Volterra predator-prey, two populations, consisting of the simultaneous differential equations system,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - Bxy \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy \end{cases}$$

where x and y represent the number of prey and predators, respectively, with A , B , C , D positive constants, which reflect the growing conditions of species and their interactions. The study of these issues appears to be of great importance in areas such as renewable resource management, development of varieties resistant to pesticides, technology substitution phenomena, organizational change or organizational learning.

Key words

population dynamics, Allee's effect, Lotka-Volterra model, system of differential equations, Itô formula, stochastic differential equations

1. INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los estudios sobre dinámica poblacional se centran en el desarrollo de herramientas que permitan predecir la evolución futura de los ecosistemas sometidos a ciertas condiciones, con el fin de introducir técnicas de control en estos. En tal dinámica, las poblaciones interactúan de múltiples formas, teniendo en cuenta que la idea que se persigue es conservar su equilibrio –para lo cual se controlan las poblaciones alimento y las que se alimentan, y además se evita la extinción– y al mismo tiempo, mantener las especies en ciertos valores, tolerables por el ecosistema. En estas condiciones hay tres tipos básicos de interacción:

- Si la tasa de crecimiento de una población decrece mientras la tasa de crecimiento de otra población crece, se habla de una situación *depredador-presa*.
- Si las tasas de crecimiento de cada población decrecen, entonces se tiene *competencia* entre las especies.
- Si las tasas de crecimiento de cada población aumentan, entonces se habla de *mutualismo o simbiosis*.

2. ESTADO DEL ARTE EN EL MODELO

DETERMINISTA LV, [1], [2], [4], [5], [6]

Nos vamos a concentrar en el sistema depredador-presa, es decir, en la interacción

de dos poblaciones, de tipo (i), que obedece al modelo Lotka-Volterra (LV), considerada como la primera teoría determinista sistematizada de la dinámica de poblaciones, concebida a mediados de la década de 1920.

El sistema predador-presa es una consecuencia de la Ley del Balance, que se puede resumir en la siguiente expresión:

Velocidad Neta Cambio Población =
Velocidad Incremento - Velocidad Decremento

= nacimientos-muertes + migración

En general, en los sistemas predador-presa, la población oscila en el tiempo; es decir, las hipótesis de modelación implican:

- Los valores iniciales de ambas poblaciones que oscilan en el tiempo.
- El número medio de presas por debajo de un cierto valor admisible.
- Estabilidad global del sistema ante un aumento brusco de la plaga (presa).
- Las ecuaciones LV se plantean suponiendo que la velocidad de variación de las poblaciones es conjuntamente proporcional a los ritmos intrínsecos de variación de predadores-presas y la cantidad de población:

$$\frac{dx}{dt} = R_1 x$$

$$\frac{dy}{dt} = R_2 y$$

(1)

Siendo:

$$R_1 = A - By$$

$$R_2 = -C + Dx$$

(2)

R_1 y R_2 son los ritmos de predadores y presas, respectivamente, y reflejan el crecimiento o decrecimiento de las poblaciones en función de sus signos, si son constantes. Elecciones diferentes para estos ritmos determinan diferentes tipos de modelos. A su vez, x e y representan el número de presas y predadores, respectivamente. A , B , C y D son constantes positivas. Los cuatro términos tienen el siguiente significado:

A y C reflejan las condiciones de crecimiento de las especies y B y D sus interacciones.

En ausencia de predadores ($y=0$) la velocidad de variación del número de presas aumenta con el tiempo, de forma proporcional al número de presas. El crecimiento es exponencial y A es su ritmo o tasa de crecimiento (tasa de reproducción).

En ausencia de presas ($x=0$) la velocidad de variación de predadores disminuye exponencialmente, y de forma proporcional (con ritmo C) al número de predadores presentes.

Suponiendo la existencia de presas suficientes para poder crecer, o al menos mantener la población actual, en presencia de predadores, el número de presas disminuye como consecuencia de los posibles encuentros entre presa-predador y este efecto se supone proporcional al producto de ambas poblaciones ($-Bxy$), mientras que la población de pre-

dadadores aumenta como consecuencia de estos encuentros en una forma similar (Dxy).

2.1. VARIANTES DEL MODELO LV

2.1.1. LOGÍSTICO

Es una versión de LV suponiendo que en ausencia de predadores la población de presas obedece a una evolución logística de crecimiento y no malthusiana, a causa de que el ecosistema no lo soporta (en concreto, por existencia de recursos alimenticios limitados). Este modelo se basa en los siguientes supuestos:

Si la población de presas es pequeña, su crecimiento sin efecto de los predadores tiende a ser exponencial.

Si por el contrario, la población es demasiado grande para ser soportable por el entorno, esta decrece.

Las expresiones son:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax(1 - Kx) - Bxy \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy \end{cases} \quad (3)$$

Donde el modelo de crecimiento de las presas viene definido por la expresión logística $Ax(1-Kx)$, siendo K la constante de decrecimiento que recoge las limitaciones de crecimiento que imponen los recursos del ecosistema.

2.1.2. CON COSECHA

Es un LV planteado para reflejar la situación en la que las especies sufren de caza

o cosecha. Esto se refleja en unos términos de velocidad de reducción de poblaciones proporcionales a su tamaño, en el caso de la denominada **Cosecha o Caza de Esfuerzo Constante**, siendo H_1 y H_2 los cupos relativos de caza para cada una de las dos especies:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - Bxy - H_1x \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy - H_2y \end{cases} \quad (4)$$

2.1.3. CON MIGRACIÓN

En este caso se asume que las presas constituyen una especie migratoria. Para ello se añade al modelo LV un término que refleja la emigración y la inmigración periódicas. Dicho término suele ser una función sinusoidal con amplitud M y frecuencia w :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - Bxy - M\text{sen}(wt) \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy \end{cases} \quad (5)$$

2.1.4. DE COOPERACIÓN

Es un LV donde dos especies pueden cooperar de manera simbiótica, en vez de relacionarse con modelo predador-presa. Se puede expresar como:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax + Bxy \\ \frac{dy}{dt} = Cy + Dxy \end{cases} \quad (6)$$

2.1.5. MODELO DE COMPETICIÓN

Dos especies interactúan compitiendo por el mismo recurso en el ecosistema:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = A_1x - A_2x^2 - Bxy \\ \frac{dy}{dt} = C_1y - C_2y^2 - Dxy \end{cases} \quad (7)$$

2.1.6. CON EFECTO ALLEE ADITIVO,

[2], [4], [5], [6], [12], [16]

En el último modelo LV o de competición puede considerarse un efecto aditivo. En general, este efecto, denominado Allee, describe una situación en la cual la tasa de crecimiento poblacional decrece bajo alguna densidad crítica mínima, o bien cuando se observa una reducida capacidad de crecimiento a bajas densidades de población.

En otras palabras, se entiende que el efecto Allee es el causante del incremento en el riesgo de extinción a bajas densidades de población, al introducir un umbral de población que debe ser sobrepasado por esta para poder crecer; es decir, un *modelo de competición negativo*.

$$\frac{dx}{dt} = R_1x \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{mx}{x+b} \quad (8)$$

Reescribiendo la ecuación presa en (7), como la mostrada en (8), se representan dos tipos de efecto Allee afectando a la misma población, pues m expresa el mínimo de población viable y el factor $r(x) = \frac{mx}{x+b}$ indica el impacto de un efecto Allee; por ejemplo, la depredación que reduce el éxito de reproducción a

bajas densidades y afecta a la tasa de crecimiento intrínseco.

En las poblaciones interactuantes se puede reducir ampliamente la depredación debido a una mejor habilidad de las presas para evitarla, cuando su tamaño es suficientemente grande; pero a bajas densidades de población, puede haber una baja efectividad de vigilancia anti-depredador, lo que refleja un efecto Allee.

Reescribiendo la ecuación (8):

$$\frac{dx}{dt} = \frac{R_1x}{x+b} \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - M) \quad 0 \leq M \leq k \quad (9)$$

La solución de (9) posee dos singularidades no-triviales en $x = m$ y $x = K$; se puede apreciar el efecto Allee; m es conocida como la mínima población viable para el modelo. Si $m > 0$, la población presenta un efecto Allee fuerte, y si $m = 0$, se trata de un efecto Allee débil.

$$M = \frac{1}{2} \left(k - b - \sqrt{\frac{1}{2} (r(k+b)^2 - 4mk)} \right),$$

y

$$K = \frac{1}{2} \left(k - b + \sqrt{\frac{1}{r} (r(k+b)^2 - 4mk)} \right)$$

(10)

Para $r(k+b)^2 - 4mk > 0$

En cuanto a la ecuación de depredación en (7), se asume una función: $h(x) = \frac{qx}{x^2+a}$, y se define la capacidad de soporte del ambiente

convencional By , proporcional a la abundancia de presas x ; esto es, $By = nx$.

El sistema considerado finalmente es:

$$\frac{dx}{dt} = R_1x \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{mx}{x+b} - \frac{qxy}{x^2+a}$$

$$\frac{dy}{dt} = R_2y \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \quad (11)$$

Donde,

$$(x, y) \in A = \{(X, Y) | x > 0, y > 0\}$$

y las variables son:

$R1$ y $R2$ son las tasas de crecimiento intrínsecas de las presas y los predadores, respectivamente.

k es la capacidad de soporte del medio ambiente de las presas.

q es el número máximo de presas que pueden ser comidas por un predador en la unidad de tiempo.

a es el número de presas necesarias para alcanzar la mitad de la tasa máxima q .

n es la medida de la calidad del alimento que proveen las presas para la conversión en nacimientos de nuevos predadores.

m y b son constantes que indican la severidad del efecto Allee.

Para ilustrar la solución de (11), en la figura 1 se muestra una simulación para este realizada con el software Maple®.

Aquí $a = 3$, $b = n$, $s = 1$, $k = 6.79211$, $m = 4.07697$, $q = 4.05116$, $r = 4.02708$.

Para estos datos se tienen varios puntos de equilibrio:

| x | y |
|-----------|-----------|
| 5.77755 | 0 |
| 3.95452 | 3.95452 |
| 0.0145641 | 0 |
| 0.0244984 | 0.0244984 |

El diagrama de fase correspondiente se aprecia en la figura 1.

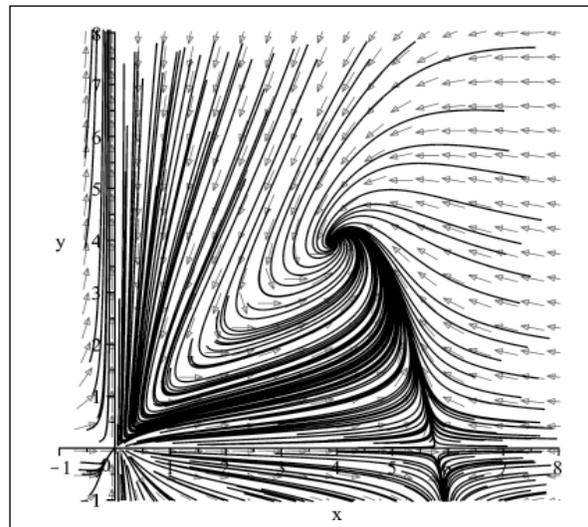


Figura 1. Diagrama de fase

En la figura 2 se muestran las gráficas paramétricas correspondientes a los valores iniciales indicados para t entre 0 y 15.

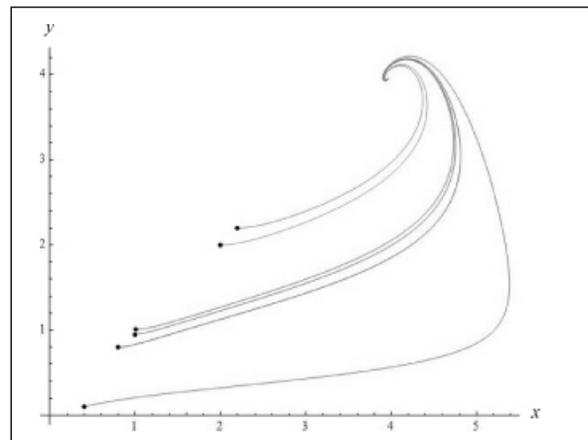


Figura 2. Gráficas paramétricas

En la figura 3 se muestran las respectivas curvas solución para cada par de condiciones iniciales. Las curvas punteadas corresponden a $y(t)$. Las gráficas nos dicen que con el tiempo se garantiza la existencia de las especies.

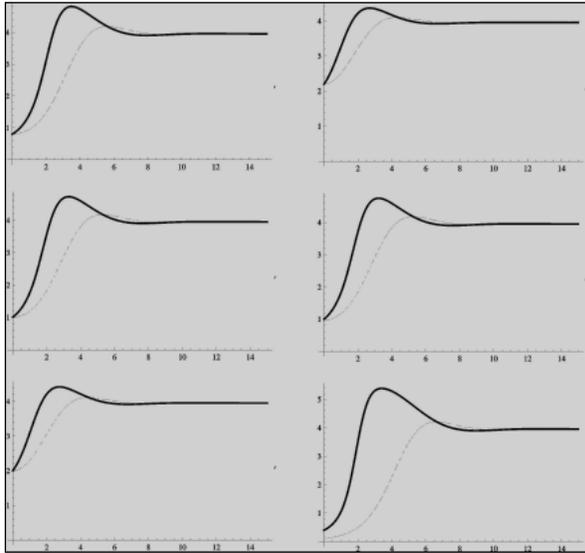


Figura 3. Curvas solución para depredadores y presas

3. EL MODELO ESTOCASTICO

3.1. PRELIMINARES MATEMÁTICOS

Para poder interpretar el modelo estocástico en dinámica poblacional, se deben tomar en consideración algunos preliminares, como lo hace [9], en donde se desarrollan las demostraciones que aparecen en algunos de los resultados siguientes.

3.1.1. MOVIMIENTO BROWNIANO

Un proceso estocástico $W(\cdot)$ es un movimiento browniano o proceso de Wiener si:

$$W(0)=0, \text{ c.s.}$$

$$W(t)-W(s) \sim N(0,t-s), \text{ para todo } t \geq s \geq 0.$$

Para todos los tiempos $0 < t_1 < t_2 < \dots < t_n$, las variables aleatorias $W(t_1)$, $W(t_2)-W(t_1)$, \dots , $W(t_n)-W(t_{n-1})$, son independientes (propiedad de incrementos independientes).

En particular, se tiene

$$E(W(t))=0, E(W^2(t))=t, \text{ para todo } t \geq 0$$

3.1.2. RUIDO BLANCO

Un proceso estocástico $e(t)$ se dice ruido blanco si:

$$t_1 \neq t_2 \rightarrow e(t_1) \text{ y } e(t_2), \text{ son independientes.}$$

(ii) $\{e(t)\}$ es estacionario, es decir, la distribución conjunta de $\{e(t_1+t), e(t_2+t), \dots, e(t_k+t)\}$ no depende de t .

Un ruido blanco gaussiano $e(t)$ es un proceso gaussiano con media nula y descorrelacionado en el tiempo (es decir, que su función de correlación es nula para $t \neq s$). Las trayectorias de este proceso son muy extrañas, ya que el valor de $e(t)$ no depende del valor que tome la función en ningún otro punto $t' \neq t$. Es interesante observar las propiedades de la integral del ruido $e(t)$:

$$Y(t) = \int_0^t e(s) ds \quad (12).$$

Dado que $e(t)$ es un proceso gaussiano, $Y(t)$ también lo es, y por lo tanto su esperanza y varianza valen: $E(Y(t)) = 0$, $Var(Y(t) - Y(s)) = |t - s|$. Es decir, $Y(t)$ no es más que un proceso Wiener, lo que llevaría a interpretar el ruido blanco como la derivada de un proceso de Wiener. Sin embargo, como se ha visto, las trayectorias de $W(t)$ no son diferenciables en ningún punto, y además la

integral (12) no es una integral de Riemann.

Pese a estos problemas, se puede escribir la igualdad

$$\frac{dW(t)}{dt} = e(t) \quad (13)$$

de manera coherente, en el contexto de los llamados procesos estocásticos generalizados cuya teoría cae dentro de la teoría de distribuciones aleatorias. Desde el punto de vista matemático, el ruido blanco es una idealización de la situación real, en la que el espectro de una señal no es en general constante. Esto se traduce en que los valores que toma $e(t)$ en un instante de tiempo dependen, en cierta medida, de los que toma para $t \neq s$. Aunque plantee cierta indefinición matemática, los ruidos blancos facilitan los cálculos.

3.1.3. PROPIEDADES DE LAS INTEGRALES

Las integrales, en el sentido de Itô, han sido suficientemente estudiadas (ver [7], [9], [10], [22] o [28]). Para todas las constantes a, b , reales, y todos los procesos integrables X, Y , $\square L^2$, con respecto al movimiento browniano W se cumple:

(i) $\int_0^T (aX + bX)dW = a \int_0^T XdW + b \int_0^T YdW$

(ii) $E \left(\int_0^T XdW \right) = 0$

(iv) $E \left[\left(\int_0^T XdW \right)^2 \right] = E \left(\int_0^T X^2 dt \right)$

(v) $E \left(\int_0^T XdW \int_0^T YdW \right) = E \left(\int_0^T XY dt \right)$

3.1.4. ECUACIONES DIFERENCIALES ESTOCÁSTICAS (EDES)

Una ecuación diferencial no es más que una regla que especifica el cambio de una variable dependiente en función de una variable independiente, en términos de la función y sus derivadas. Una ecuación diferencial ordinaria puede entenderse como la forma degenerada de una ecuación diferencial estocástica en ausencia de aleatoriedad.

Dada una expresión de la forma:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = F(X(t)) + G(X(t))\xi(t), t > 0 \\ X(0) = X_0 \end{cases} \quad (14)$$

donde F es un campo vectorial

$$F: \mathfrak{R}^n \rightarrow \mathfrak{R}^n, \text{ de clase } C^\infty, \text{ y } G: \mathfrak{R}^n \rightarrow M^{nm}$$

y $\xi(t)$ un ruido aleatorio m -dimensional, se denomina ecuación diferencial estocástica (EDE).

De acuerdo con [9], [10], [13] o [19] la versión diferencial de (13) es:

$$\begin{cases} dX = F(t, X)dt + G(t, X)dW \\ X(0) = X_0 \end{cases} \quad (15)$$

y su versión integral es:

$$X(t) = X_0 + \int_0^t f(s, X(s))ds + \int_0^t g(s, X(s))dW(t) \quad (16)$$

La versión diferencial es:

$$\frac{dX}{dt} = f(t, X(t)) + g(t, X(t))\xi(t) \quad (17)$$

y la diferencial estocástica es:

$$dX = Fdt + GdW \quad (18)$$

Finalmente, la interpretación de Itô es:

$$dX(t) = f(t, X(t))dt + g(t, W(t))dW(t), \text{ para } 0 \leq t \leq T \quad (19)$$

donde W es un movimiento browniano, y como se mostró en 3.1.2.,

$$dW(s) = \xi(s)ds \quad (20)$$

En la mayoría de los casos no es posible encontrar una solución explícita para una EDE, por lo cual, al igual que en el caso determinístico, se debe centrar el estudio en la existencia, la unicidad y las propiedades cualitativas de las soluciones, ideas que se heredan de los pasos del caso determinístico, pero adaptado al “ambiente” estocástico.

La ecuación diferencial estocástica (19) posee solución, y esta es única (con probabilidad 1) si las funciones f y g , cumplen las siguientes propiedades:

Condición de Lipschitz.

Para cada $t \in [t_0, T]; x, y \in \mathfrak{R}$

$$|f(t, x) - f(t, y)| + |g(t, x) - g(t, y)| \leq k|x - y|$$

Restricción de crecimiento.

Para cada $t \in [t_0, T]; x \in \mathfrak{R}$

$$|f(t, x)|^2 + |g(t, x)|^2 \leq k(1 + |x|^2)$$

Donde $k > 0$ es una constante. La demostración se encuentra en, por ejemplo, [10] o [13].

La unicidad se entiende en el sentido de las realizaciones del proceso estocástico solución de la EDE; es decir, se dice que dos soluciones $X(t)$ y $M(t)$ de la EDE son iguales si poseen, casi seguramente (c.s.), las mismas realizaciones en $[0, T]$.

Para coeficientes f y g fijos, la solución X dependerá de la condición inicial X_0 y del movimiento Browniano W considerado. Si hay una solución para cualquier movimiento Browniano dado, se dice que la ecuación diferencial estocástica posee una solución fuerte. En cambio, si se cuestiona acerca de un par de procesos X y W tal que satisfacen la EDE, entonces X es una solución débil, [8].

3.2. MODELO ESTOCÁSTICO EN DINÁMICA DE POBLACIONES

El modelo descrito en la sección 1 falla a la hora de describir fenómenos de cambios medioambientales, permanentes en un ecosistema natural. Al considerarse tales cambios, pueden causarse variaciones aleatorias en las tasas de crecimiento y en las tasas de muerte de presas y depredadores.

Sea $N = N(t)$ el tamaño de individuos en el instante $t \geq 0$ de una población y asumiendo que esta vive en un ambiente sujeto a fluctuaciones aleatorias. Se modela la dinámica suponiendo que la tasa de crecimiento per cápita

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$$

es igual la suma de una tasa de crecimiento “promedio” $f(N(t))$ (determinista y denso-dependiente) y de perturbaciones causadas por las fluctuaciones del ambiente. Asumiendo un tiempo de correlación pequeño para tales perturbaciones, se pueden representar por un ruido blanco $g(N(t))\xi(t)$, donde $g(N(t)) > 0$ es la intensidad del ruido y $\xi(t)$ es un ruido blanco de tiempo continuo. Se obtiene así una EDE

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = f(N(t)) + g(N(t))\xi(t), \quad N(0) = N_0 > 0 \quad (22).$$

3.2.1. MODELOS UNIDIMENSIONALES

Al estilo que lo hacen [7], [9], [10] o [28], se considera en (22), por ejemplo, $f(N) \equiv r$, donde $r > 0$ es una tasa de crecimiento intrínseco, y $g(N) \equiv \sigma$. Entonces, la interpretación de Itô de la ecuación estocástica es:

$$dN(t) = rN(t)dt + \sigma N(t)dW(t) \quad (23),$$

cuya solución exacta se presenta como:

$$N(t) = N_0 e^{\left((r - \frac{1}{2}\sigma^2)t + \sigma W(t) \right)} \quad (24).$$

Una versión reciente [29] plantea (20) como modelo Allee añadido: crecimiento logístico y efecto Allee multiplicativo, como sigue.

$$dN(t) = rN\left(1 - \frac{N}{k}\right)\left(1 - \frac{l}{N}\right)dt + N(t)dW \quad (25)$$

donde: N densidad de población, r tasa de crecimiento, k capacidad de soporte, l umbral provocado por efecto Allee, $W \sim N(0, t)$: ruido dado por la estocacidad del ambiente.

En tal modelo, con pequeñas cantidades de migración, pequeños cambios en el umbral Allee originan grandes cambios en el tiempo medio a la extinción; y con altos niveles de migración, el tiempo medio de la extinción no es sensible a los cambios en el umbral Allee.

3.2.2. VERSIÓN ESTOCÁSTICA DEL MODELO LV

En los últimos años se han generalizado modelos de LV estocásticos perturbados: [30], [31], [32] y [33]. En general, se trata de analizar efectos de “ruidos” aleatorios causados por el ambiente, presentes en las tasas de crecimiento intrínsecas de presas y depredadores y modelados mediante ruidos blancos gaussianos independientes en el modelo.

Esto significa considerar un sistema de ecuaciones diferenciales estocásticas de Itô, de la forma

$$\begin{aligned} dx &= \left[rx \left(1 - \frac{x}{k} \right) - \frac{mx}{x+b} - \frac{qxy}{x^2+a} \right] dt + g_1(x, y) dW_1(t) \\ dy &= \left[sy \left(1 - \frac{y}{n} \right) \right] dt + g_2(x, y) dW_2(t) \end{aligned} \quad (26)$$

Este sistema es análogo al sistema determinista (11), donde r y s son las tasas de crecimiento intrínsecas con

$\mu = (r, a, b, k, m, n, q, s) \in \mathfrak{R}^8$, $x = x(t)$, $y = y(t)$ son como en la ecuación determinista. En la

ecuación estocástica $W(t) = (W_1(t), W_2(t))$ es un movimiento browniano bidimensional, y las funciones $g_i : \mathfrak{R}^2 \rightarrow \mathfrak{R}$ son continuamente lipschitzianas.

Considerando ruidos aleatorios de tipo multiplicativo, con las funciones coeficientes $g_1(x, y) = \sigma_1 x$ y $g_2(x, y) = \sigma_2 y$, donde los sigma son números que representan la intensidad de la perturbación aleatoria, en el intervalo $[0, 1]$, el sistema de EDEs (26) puede escribirse en forma matricial así:

$$dX(t) = F(x(t), y(t))dt + G(x(t), y(t))dW(t) \quad (28)$$

donde $F(x, y) = (P(x, y), Q(x, y))^T$ es el campo de vectores en el plano con funciones coordenadas:

$$P(x, y) = r \left(1 - \frac{x}{k} \right) x - \frac{mx}{x+b} - \frac{qxy}{x^2+a}$$

$$Q(x, y) = s \left(1 - \frac{y}{nx} \right) y$$

O lo que es igual

$$\begin{pmatrix} dx \\ dy \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P(x, y) \\ Q(x, y) \end{pmatrix} dt + \begin{pmatrix} \sigma_1 x(t) & 0 \\ 0 & \sigma_2 y(t) \end{pmatrix} dW(t) \quad (29)$$

donde:

$$X(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}; G(x(t), y(t)) = \begin{pmatrix} \sigma_1 x(t) & 0 \\ 0 & \sigma_2 y(t) \end{pmatrix}; y, W(t) = \begin{pmatrix} W_1(t) \\ W_2(t) \end{pmatrix}$$

3.3. MÉTODOS NUMÉRICOS PARA EDES

En general, es difícil resolver las EDEs. Para aproximarlas se usan generalizaciones de los métodos modelados para EDOs. El que se usa en el presente artículo es el esquema de Euler-Maruyama.

3.3.1. MÉTODO DE EULER- MARUYAMA [9],[11],[13],[14],[21]

Suponiendo que se tiene una EDE (19), en forma integral dada en (16).

Si se quisiera discretizar (16) en j subintervalos:

$$X(t_j) = X(t_{j-1}) + \int_{t_{j-1}}^{t_j} f(s, X(s))ds + \int_{t_{j-1}}^{t_j} g(s, X(s))dW(t) \quad (30)$$

El método de Euler-Maruyama utiliza la siguiente aproximación para las integrales de

la forma $\int_a^b f(x)dx$. Sea f una función continua en un intervalo; por definición se tiene:

$\int_a^b f(x)dx = \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n f(x_{i-1})\Delta_i x$. Si se considera la partición $a = x_0 < x_1 < x_2 < \dots < x_n = b$ con $\Delta_i x = x_i - x_{i-1}$, para $i=1, 2, \dots, n$.

La aproximación para la integral sería:

$$\int_a^b f(x)dx \approx \sum_{i=1}^n f(x_{i-1})\Delta_i x \quad (32)$$

Ahora, tomando un $\Delta_i x$ suficientemente pequeño, $f(x_{i-1}) \approx f(x_0)$ luego el término del lado derecho de la ecuación (32) se reescribe

como:

$$\sum_{i=1}^n f(x_{i-1})\Delta_i x = f(x_0)\sum_{i=1}^n \Delta_i x = f(a)(b-a) \tag{33}$$

Este análisis puede extenderse también a integrales estocásticas. En este caso para las integrales de la ecuación (30), si se supone una partición uniforme en la que $b-a=t_j-t_{j-1}=\Delta t$ y se usa la aproximación anterior, la ecuación (30) se reescribe como:

$$X(j) = X(j-1) + f(X_{j-1})\Delta t + g(X_{j-1})(W(t_j) - W(t_{j-1})) \tag{34}$$

3.3.2. MÉTODO DE MILSTEIN

Un refinamiento del método de Euler-Maruyama, a partir de la fórmula de Itô, se obtiene con la siguiente ecuación recursiva

$$X(t_j) = X(t_{j-1}) + \int_{t_{j-1}}^{t_j} (f(X(t_{j-1})))ds + \int_{t_{j-1}}^{t_j} (g(X(t_{j-1})))dW_s + \frac{1}{2}(g(X(t_{j-1}))g'(X(t_{j-1})))X(t_{j-1})[(\Delta W)^2 - \Delta t] \tag{35}$$

que al aproximar las integrales, de igual forma como en la sección 2.1.1, se obtiene:

$$X(j) = X(j-1) + f(X_{j-1})\Delta t + g(X_{j-1})\Delta W + \frac{1}{2}g(X_{j-1})g'(X_{j-1})X_{j-1}[(\Delta W)^2 - \Delta t] \tag{36}$$

En este artículo, para la ecuación (30) se considera una discretización en el tiempo t_j con $t_N = T$, en el intervalo $[0, T]$, siendo el

caso más simple el equidistante, donde el tamaño del paso corresponde a $\delta = \frac{T}{N}$ (32).

La condición inicial es $Y_0 = x_0$ donde

$\Delta_n t = t_n - t_{n-1} = \delta$; $\Delta W_n = W_{t_n} - W_{t_{n-1}}$ para $n=0, \dots, N-1$. Las variables aleatorias ΔW_n se consiguen con variables aleatorias independientes distribuidas en forma normal en $N(0,1)$. Para la realización de las simulaciones se utiliza la función randn, que genera variables normalmente distribuidas en $N(0,1)$: $dw = \sqrt{dt} * \text{randn}(1,n)$.

Para estimar los procesos de Itô mediante la simulación, se hace necesario que la aproximación de las trayectorias sea cerrada a este proceso.

3.4. ALGORITMO COMPUTACIONAL

Las simulaciones cargan paquetes para generar números aleatorios [20], graficación de tablas de datos, parámetros y funciones del sistema LV, valores de $a, b, k, n, s, m, q, \sigma$, así como el movimiento browniano, a la manera de [9], [11], [14] y [17], con iteraciones, paso y precisión, además de la condición inicial. Las aproximaciones se van almacenando en una matriz, y por lo tanto, se facilita la graficación de la lista de puntos.

3.4.1. CÓDIGO COMENTADO

La aplicación del programa diseñado en Matlab®, antecedido por múltiples trabajos de desarrollo del sistema (26) (ver por ejemplo [3], [11], [14], [25], [26] y [27]), determina:

$f1 = r * [1 - xa/k] * xa - m * xa / [xa + b] - q * xa * ya / [xa^2 + a]$, como $P(x,y)$ en el sistema (24) (es

decir, el drift de la primera ecuación del sistema); y $f2=s*[1-ya/(n*xa)]*ya$; como $Q(x,y)$ (es decir, el drift de la segunda ecuación).

$s1$ y $s2$ son las intensidades del ruido y se toman en el intervalo $[0,1]$. $xa=x0$ y $ya=y0$ corresponden a la condición inicial. Se toman igualmente los parámetros $r=4.0279$; $k=6.792$; $m=4.079$; $b=1$; $q=4.052$; $a=3$; $s1=0.1$; $s=1$; $n=1$; modificables para mostrar el efecto Allee débil o fuerte.

El código se centra en un ciclo de las realizaciones experimentales del sistema (25) para $j=1:N$ $f1=r*[1-xa/k]*xa-m*xa/[xa+b]-q*xa*ya/[xa^2+a]$; $f2=s*[1-ya/(n*xa)]*ya$; $Winc=dW(j)$; $xa=xa+f1*dt+s1*xa*Winc$.

Luego se actualizan los valores de predadores y presas de acuerdo con el método numérico escogido y su iteración, para finalmente graficar.

3.4.2. SIMULACIONES

Las simulaciones deterministas de la sección 1.7. coinciden con el programa dise-

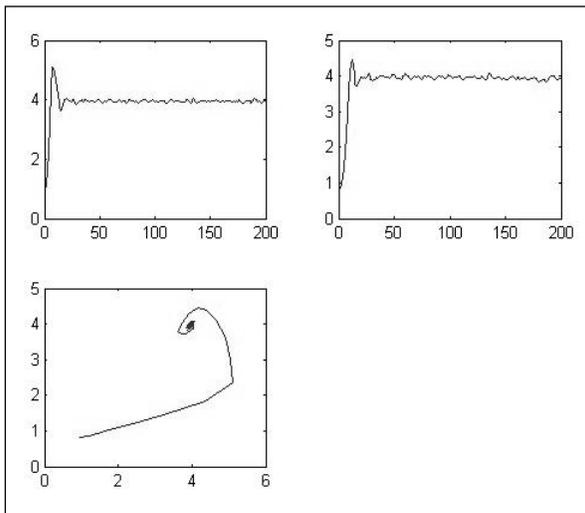


Figura 3

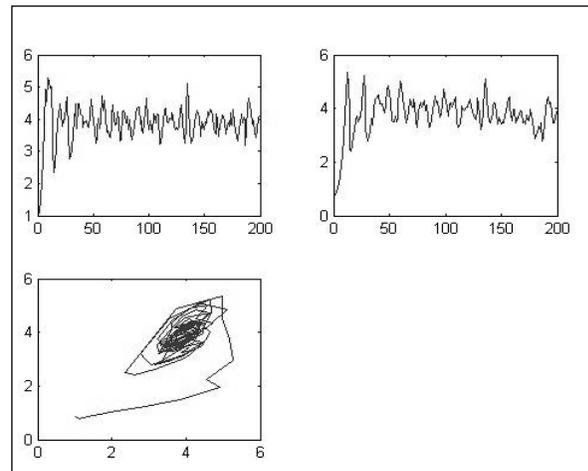


Figura 4

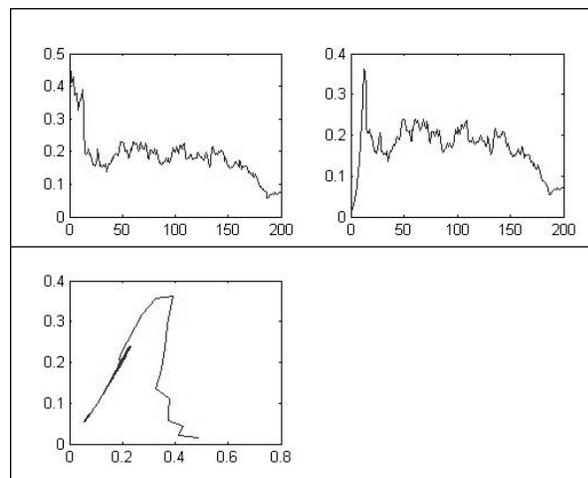


Figura 5

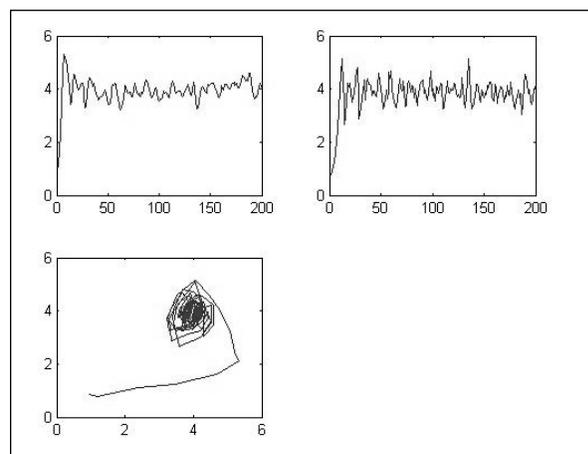


Figura 6

ñado en Matlab®, con $s_1 = s_2 = 0$, bajo las condiciones iniciales dadas. Basta correr el programa.

Para efecto Alle fuerte, es decir, $a = 3$, $b = n$, $s = 1$, $k = 6.79211$, $m = 4.07697$, $q = 4.05116$, y $r = 4.02708$, la condición inicial $(x(0), y(0))$ es $(0.8, 0.8)$. Con $s_1 = s_2 = 0.01$ se muestra en la figura 3; con $s_1 = s_2 = 0.1$ se muestra en la figura 4. El modelo puede presentar *multiestabilidad* al existir un ciclo límite estable rodeando a otro ciclo inestable y a un foco localmente estable.

Para efecto Allee débil, es decir, $a = b = k = m = n = q = s = 1$, $b = 0.5$, y $r = 2$, la condición inicial es $(0.45, 0.01)$. Con $s_1 = s_2 = 0.1$, se muestra en la figura 5; con $s_1 = 0.1$; $s_2 = 0$ se muestra en la figura 6. El modelo original presenta ausencia de extinción para ambas poblaciones, pues el origen posee un sector parabólico repulsor y un sector hiperbólico, y la única singularidad en el interior del primer cuadrante es un nodo en las coordenadas $(0.173202, 0.173202)$ con carácter de atractor global.

4. CONCLUSIONES

Con este artículo se ha podido ilustrar conceptualmente la incorporación de estocacidad en sistemas deterministas conocidos. Esto puede indicar una metodología para verificar los resultados deterministas y simularlos en presencia de estocacidad. Para ello es necesario conocer la teoría del sistema determinista y así orientar la información y los resultados.

Se describió una versión estocástica (22) de un problema originalmente planteado en forma determinística (11), aclarando las definiciones básicas, a manera de una referen-

cia que permitiera comprender los modelos. Al parecer, como “todo” se mantiene en el interior del primer cuadrante, esto indica la validación de los modelos, al no admitir tamaños poblacionales infinitos ni negativos. Según la literatura, hay disparidad de resultados en estos modelos poblacionales estocásticos, por la existencia del cálculo estocástico de Stratonovich, distinto al cálculo de Itô. Para los dos tipos de cálculo estocástico se pueden obtener soluciones diferentes de una ecuación diferencial.

Se observan casos de importancia en el modelo original determinístico cuando hay presencia de efecto Allee fuerte y débil, respectivamente. En el primer caso, las trayectorias determinísticas cerradas pueden romperse debido a las perturbaciones aleatorias, incluso a bajas intensidades del ruido.

Los términos aleatorios son causantes de un cambio en los umbrales del efecto Allee. Para altas intensidades del ruido y de igual magnitud para ambas poblaciones, implica extinción, o bien fluctuar, asegurando la sobrevivencia de las especies. Cuando la aleatoriedad del ambiente afecta con desigual intensidad a cada población, puede haber extinción casi segura de ambas especies.

En todos los casos graficados hay sobrevivencia de las poblaciones en el largo plazo. La literatura indica que esto es consecuencia de que el ruido aleatorio es de tipo multiplicativo, es decir, proporcional al tamaño de las poblaciones.

Para densidades de población suficientemente bajas, las trayectorias del sistema estocástico se comportan como las del sistema original determinístico, es decir, disminuye la variabilidad del proceso solución.

Si $\sigma_1 \neq \sigma_2$, la literatura indica que la extinción como único equilibrio es probable. Al

umentar la intensidad del ruido estocástico, es posible que desaparezcan las regiones de autorregulación del sistema, lo cual induce la extinción de ambas especies.

Si $\sigma_1 = \sigma_2$, las simulaciones realizadas con Matlab® muestran las órbitas del sistema.

Es posible predecir, entre otras cosas, modificando parámetros del sistema, bajo qué condiciones iniciales el sistema en el largo plazo converge hacia un estado de equilibrio de coexistencia puntual o periódica de ambas poblaciones, o si está encaminado inevitablemente a la desaparición de una o ambas especies.

Los resultados simulados, en todo caso, son obtenidos de manera computacional y deben estar sujetos a análisis teórico, lo que se convierte en una perspectiva de aplicación matemática.

REFERENCIAS

- [1] A. El-Nahhas, Analytic Approximations for Volterra Population Equation, Helwan, Egypt: Department of Mathematics, Helwan Faculty of Science, Pakistan Academic Science, 2007.
- [2] O.P. Aguirre, Estudio de un modelo estocástico depredador-presa con efecto Allee. Valparaíso, España: Universidad Técnica Federico Santa María, 2008.
- [3] D.J. Higham, “An Algorithmic Introduction to Numerical Simulation of Stochastic Differential Equations”, consultado en diciembre de 2009 en <http://www.im.pwr.wroc.pl/misiorek/dhigham.pdf>
- [4] E. González-Olivares et al., “Modelling the Allee Effect: Are the Different Mathematical Forms Proposed equivalents?”, Proceedings of International Symposium on Mathematical and Computational Biology, E-papers. Río de Janeiro: Servicios Editoriais, 2007.
- [5] E. González-Olivares et al., “Metastable Dynamics by Considering Strong and Weak Allee Effect on Prey in Rosenzweig-McArthur Predator-Prey Model” [submitted to Mathematical Biosciences, 2006].
- [6] D. Hadjiavgousti et al., “Allee Effect in a Prey-Predator System Department of Physics”, University of Thessaloniki, 54124, Greece, Consultado en www.sciencedirect.com, 2006.
- [7] I. Karatzas et al., Brownian Motion and Stochastic Calculus. Springer-Verlag, 1988.
- [8] A. Maiti et al., “Deterministic and Stochastic Analysis of a Ratio-Dependent Predator-Prey System with Delay”, Nonlinear Analysis: Modelling and Control, India, vol. 12, no. 3, pp. 383-98, 2007.
- [9] F. Marín, Notas de clase. Procesos estocásticos II. Medellín: EAFIT, 2009.
- [10] B. Øksendal, Stochastic. Differential Equations An Introduction with Applications, Fifth Edition. New York: Corrected Printing Springer-Verlag Heidelberg, 2000.
- [11] E. Raffo et al., “Aplicaciones computacionales de las ecuaciones diferenciales estocásticas”, consultado en diciembre

- de 2009 en <http://www.scielo.org.pe/pdf/id/v91n/a09v9n1.pdf>, 2006.
- [12] Shu-Rong Zhou et al., *The Stability of Predator-Prey Systems Subject to the Allee Effects*. China: Lanzhou University, available online, 2004.
- [13] S. Asmussen et al., *Stochastic Simulation: Algorithms and Analysis*. New York: Springer Verlag, 2007 [versión en PDF].
- [14] U. Picchini, "SDE Toolbox: Simulation and Estimation of Stochastic Differential Equations with Matlab", consultado en: <http://sdetoolbox.sourceforge.net>, 2009.
- [15] G. Van Voorn et al., "Heteroclinic Orbits Indicate Overexploitation in Predator-Prey Systems with a Strong Allee Effect", available online, 2007.
- [16] G. Wang et al., "The Competitive Dynamics of Populations Subject to an Allee Effect", consultado en www.elsevier.com/locate/ecolmodel, 1999.
- [17] E. Buckwar et al., *Multi-step Methods for SDEs and their Applications to Problems with Small Noise*, tech. rep., Humboldt-Universität zu Berlin, 2004.
- [18] K. Burrage et al., "Adaptive Stepsize Based on Control Theory for Stochastic Differential Equations". *J. Comput. Appl. Math.*, no. 170, 2004.
- [19] P.E. Kloeden y E. Platen, *Numerical Solution of Stochastic Differential Equations*. Springer-Verlag, vol. 23 of *Applications of Mathematics*, 1992.
- [20] G. Marsaglia y W.W. Tsang, "The Ziggurat Method for Generating Random Variables". *Journal of Statistical Software*, 2000.
- [21] G. Maruyama, "Continuous Markov Processes and Stochastic Equations". *Rend. Circ. Mat., Palermo*, vol. 4, no. 2, 1955.
- [22] G. Milstein, "Approximate integration of Stochastic Differential Equations". *Theory Probab. Appl.*, no. 19, 1974.
- [23] H. C. Ottinger. *Stochastic Processes in Polymeric Uids. Tools and examples for developing simulation algorithms* Berlín: Springer-Verlag, 1996.
- [24] M.J.D. Powell, "A FORTRAN Subroutine for Solving Systems of Nonlinear Algebraic Equations", en *Numerical Methods for Nonlinear Algebraic Equations (Proc. Conf., Univ. Essex, Colchester, 1969)*. London: Gordon and Breach, 1970.
- [25] T. Ryden y M. Wiktorsson, "On the Simulation of Iterative Ito Integrals", *Stochastic Processes and their Applications* 91, 2001.
- [26] L. Shampine et al., "The MATLAB ODE suite". *SIAM J. Sci. Comput.*, no. 18, 1997.
- [27] M. Wiktorsson, "Joint Characteristic Function and Simultaneous Simulation of Iterated Ito Integrals for Multiple Independent Brownian Motions", *Ann. Appl. Probab.*, no. 11, 2001.
- [28] L. Blanco y M. Muñoz, *Análisis estocástico*. Colombia: Unibiblos Universidad Nacional, 2003.
- [29] C. Brassil, "Mean Time to Extinction of a Metapopulation with an Allee

- Effect". *Ecological Modelling*, no. 143, pp. 9-16, 2001, consultado en <http://hpsrv10.uco.es/windows/filemgr/download/stella/articulos/Brasil%202001.pdf>
- [30] G.Q. CAI et al., "Stochastic Analysis of Predator-Prey Type Ecosystems". *Ecological Complexity*, no., 4, pp. 242-49, 2007.
- [31] H. Y. Fujita et al., "The Stochastic Equation of Predator-Prey Population Dynamics". *Boll. Unione Mat. Ital. Sez. B Artic. Ric. Mat*, vol. 5, no. 8, pp. 789-804, 2002.
- [32] R. Rudnicki, "Long-Time Behavior of a Stochastic Prey-Predator Model". *Stochastic Processes and their Applications*, no.108, pp. 93-107, 2003.
- [33] R. Rudnicki et al., "Influence of Stochastic Perturbation on Predator-Prey Systems". *Mathematical Biosciences*, vol. 206, no. 1, pp. 108-19, 2007.