

JUNIO DE 2022



UNED

Trabajo Fin de Máster

Máster en Física de Sistemas Complejos

**ANÁLISIS DE ESTABILIDAD EN
SISTEMAS IMPULSIVOS**

**APLICACIÓN A LA COEXISTENCIA DE
ESPECIES VEGETALES SOMETIDAS A
INCENDIOS**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE EDUCACIÓN A DISTANCIA

NAST ACOSTA GARCÍA

DIRIGIDO POR RUBÉN DÍAZ SIERRA

Departamento de Física Matemática y de Fluidos

1 CONTENIDO

1	Contenido	i
2	Introducción	1
3	Modelos de competencia entre especies	3
3.1	Modelos implícitamente espaciales	3
4	Sistemas impulsivos	6
4.1	Impulsos periódicos	7
4.2	Impulsos estocásticos	8
4.3	Ciclos estables y definiciones de equilibrio	8
4.3.1	Criterios de estabilidad	9
4.3.2	Principio de estabilidad lineal	11
5	Criterios de supervivencia y coexistencia	12
5.1	Una especie	12
5.1.1	Incendios periódicos	13
5.1.2	Incendios estocásticos	17
5.2	Dos especies	24
5.2.1	Incendios periódicos	28
5.2.2	Jerarquía de competencia imperfecta	32
5.2.3	Incendios estocásticos	34
6	Conclusiones	38
7	Referencias	39
	ANEXO I: cálculo numérico de 1 especie	40
	ANEXO II: cálculo numérico de 2 especies	42

Abstract

The main objective of this work is to determine the survival and coexistence conditions of plant species in a model representing the populations of a hierarchical subdivided ecosystem. Likewise, the effect of the occurrence of disturbances, fires, both periodic and stochastic, is analyzed using systems of impulsive ordinary differential equations. For this purpose, the mathematical bases that will support the study are introduced, defining first the models of competition between species, then the impulsive systems and finally the concepts of equilibrium. The study continues with the concrete study for the case of a species, where an analytical development is made for the case without fires and with periodic fires, while for the case of stochastic fires a numerical analysis is made based on algorithms written in Python code. In addition, the analysis for the two-species case is developed, making use of typical analytical methods such as the Linear Stability Principle, impulsive inequalities and Lyapunov equations. For the two-species case in the presence of stochastic fires, the relevant numerical study is developed by applying Python-based algorithms. The results show that in the cases without fires and with periodic fires it is possible to determine, based on general and analytical criteria, the survival and coexistence conditions of the species, while it is possible to approach, through numerical analysis, the case of stochastic fires despite the extra complexity that this model brings to the dynamics of the system. Numerical simulations confirm that, compared to the case of periodic fires, the biomass-dependent stochastic fire model is a more realistic model that, in the limiting case studied, shows survival conditions of the second species that coincide with the case of periodic fires.

Resumen

El objetivo fundamental de este trabajo es determinar las condiciones de supervivencia y coexistencia de las especies vegetales de un modelo que representa las poblaciones de un ecosistema subdividido jerarquizado. Asimismo, se analiza el efecto de la aparición de perturbaciones, incendios, tanto periódicos como estocásticos, haciendo uso de sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias impulsivas. Para ello, se introducen las bases matemáticas que fundamentarán el estudio, definiendo en primer lugar los modelos de competencia entre especies, a continuación los sistemas impulsivos y finalmente los conceptos de equilibrio. Se continúa con el estudio concreto para el caso de una especie, donde se hace un desarrollo analítico para el caso sin incendios y con incendios periódicos, mientras que para el caso de incendios estocásticos se hace un análisis numérico fundamentado en algoritmos escritos en código Python. Además, se desarrolla el análisis para el caso de dos especies, haciendo uso de métodos analíticos típicos como el Principio de Estabilidad Lineal, las desigualdades impulsivas y las funciones de Lyapunov. Para el caso de dos especies en presencia de incendios estocásticos se desarrolla el estudio numérico pertinente aplicando algoritmos en base Python. Los resultados muestran que en los casos sin incendios y con incendios periódicos es posible determinar, en base a criterios generales y analíticos, las condiciones de supervivencia y coexistencia de las especies, mientras que es posible abordar, a través del análisis numérico, el caso de incendios estocásticos a pesar de la complejidad extra que este modelo aporta a la dinámica del sistema. Las simulaciones numéricas confirman que, frente al caso de incendios periódicos, el modelo de incendios estocásticos dependientes de biomasa es un modelo más realista que, en el caso límite estudiado, muestra unas condiciones de supervivencia de la segunda especie que coinciden con el caso de fuegos periódicos.

2 INTRODUCCIÓN

Se estima que el cambio climático producirá, además de un aumento de la temperatura media del planeta, un aumento del número de eventos extremos, entre los que se encuentran las sequías e incendios [1]. El incremento de la frecuencia de los incendios podría producir una variación cualitativa en los ecosistemas de diferentes regiones del mundo. En los bosques mediterráneos, por ejemplo, se espera que un aumento en la frecuencia de los incendios conlleve un cambio en el paisaje, favoreciendo la presencia de matorrales frente a otras especies vegetales, debido a que se trata de vegetación inflamable con alta resiliencia a los incendios que rebrota rápidamente tras los mismos. Este mecanismo de acople entre incendios y presencia de matorrales favorece su persistencia y es probable que en las próximas décadas se expandan ecosistemas en los que predominen a causa de la desertización [2].

En esta línea, es de interés analizar cómo el fuego, en combinación con el aumento de aridez, modula la dinámica de los ecosistemas, en concreto la de las especies vegetales mediterráneas, y si la dinámica de retroalimentación es suficientemente significativa como para provocar que los matorrales y pastizales sean ecosistemas estables que predominen frente a los bosques actuales. En un terreno sin influencia humana, ocurre una evolución natural de diferentes trayectorias sucesionales de especies en la que existen estados estables que se alternan, mantenidos por realimentaciones positivas internas [3].

El objetivo de este trabajo es avanzar en el análisis de modelos de dinámica de poblaciones vegetales, en particular, en modelos simplificados centrados en la relación entre la competencia entre diferentes especies, el efecto de perturbaciones estocásticas debidas a incendios y la coexistencia de las especies. Este tipo de modelos han sido analizados por medio de simulaciones en [2] para bosques mediterráneos, pero su estudio teórico es todavía muy limitado. Este trabajo comienza repasando el marco en el que se basa el modelo de competencia de especies vegetales, definido por primera vez por Levins [4] y analizado posteriormente por Tilman [5]. Con el fin de facilitar el análisis de las condiciones de estabilidad, se lleva a cabo un cambio de variables para obtener un sistema de ecuaciones diferenciales de tipo Lotka-Volterra, a partir del que es posible definir de forma general las condiciones de estabilidad que determinan la coexistencia o extinción de las especies en el caso más sencillo, es decir, sin tener en consideración la presencia de los incendios.

Se continúa el análisis del sistema de competencia de especies a través de la definición formal del efecto de los fuegos, representados como perturbaciones puntuales en la dinámica del sistema. Para ello es necesario abordar el estudio de sistemas impulsivos, que modelizan efectos cuyo tiempo característico es órdenes de magnitud menor al de la evolución de las poblaciones de las diferentes especies. En el capítulo 4 se desarrolla, en primer lugar, una definición formal y genérica de los sistemas impulsivos, para a continuación hacer hincapié en el caso de impulsos cada vez más complejos. El primer caso de estudio es el de incendios de periodo constante, tal y como se desarrolla en los capítulos 5.1.1 y 5.2.1 para el caso de una y dos especies, respectivamente. Asimismo, para el sistema biespecie se define un modelo de competencia imperfecta que considera la posible inferencia de la segunda especie sobre la primera, obteniendo en este caso las condiciones de supervivencia a través de la aplicación de las funciones de Lyapunov.

En la sección 4.2 se describe la dinámica del sistema impulsivo de especies vegetales cohabitando un hábitat subdividido con el efecto de incendios estocásticos de forma más detallada, considerando el formalismo de los sistemas impulsivos, teniendo en las secciones 5.1.2 y 5.2.2 los análisis para los casos

concretos de una y dos especies, respectivamente. Debido a la complejidad introducida en la hipótesis de incendios estocásticos, se desarrolla un análisis numérico mediante algoritmos programados en Python. En esta línea, se introduce un nuevo mecanismo en el sistema con el objetivo de representar la retroalimentación entre la población de las especies y el tiempo de retorno de los incendios, a través de una aproximación de fuegos de distribución probabilística exponencial, cuyo valor esperado es inversamente proporcional a la biomasa disponible multiplicada por un nuevo parámetro definido para cada especie, la flamabilidad, que depende de las características propias de cada una. Se analiza cómo este elemento afecta a la estabilidad y, en última instancia, a la coexistencia de las especies. Finalmente, para el sistema de dos especies bajo el efecto de fuegos con retroalimentación, se analiza el caso concreto en el que las condiciones de supervivencia coinciden con las correspondientes del modelo con incendios periódicos, verificando así la convergencia de ambos modelos en determinadas condiciones.

3 MODELOS DE COMPETENCIA ENTRE ESPECIES

Existen numerosos modelos que tratan de describir la interacción entre individuos de una misma especie, así como la interacción de dos o más poblaciones de diferentes especies. En el caso de las especies sésiles esta interacción se manifiesta de forma local, ya que por lo general los individuos se limitan a interactuar unos con otros sólo si se sitúan suficientemente cerca. Además, concretamente en el caso de las especies vegetales terrestres, éstas muestran ciclos de vida complejos, ya que la mayoría de individuos nacen a partir de semillas que deben germinar y crecer hasta su etapa adulta, que una vez finalizada produce y dispersa más semillas.

Los modelos propuestos por diferentes autores difieren en qué aspectos destacar y cuáles ignorar, así como en el grado de simplificación y en la dificultad de análisis, cada uno con sus puntos fuertes y débiles [6]. Los modelos pueden ser de tipo determinista o estocástico; continuos o discretos en el tiempo; espacialmente explícitos o implícitos, esto es, si las ecuaciones del modelo consideran la localización de los individuos en diferentes dimensiones (continuas o discretas), o bien sólo se consideran porcentajes o fracciones de ocupación de las especies en el ecosistema; incluso pueden diferir en las variables de medición, como por ejemplo, el número de individuos (aproximación poblacional), proporción de parcelas ocupadas en el hábitat (aproximación de metapoblación) o biomasa (aproximación de ecosistema). Además, en la mayoría de los casos los modelos se limitan a casos concretos de otros más complejos y, aunque ninguno es capaz de simular todas las complejidades del mundo natural sin dejar de ser comprensible, esto posibilita desarrollar una aproximación analítica fundamentada en el análisis general de diferentes modelos anclados a sistemas concretos. De ahí la importancia del estudio de los modelos simplificados.

En el caso que aquí concierne, es de interés estudiar la relación entre las especies presentes en el hábitat y cómo evoluciona temporalmente su población, dejando a un lado la distribución espacial de las mismas. Por ello es conveniente hacer uso de un modelo implícitamente espacial.

3.1 MODELOS IMPLÍCITAMENTE ESPACIALES

Tal y como se adelantó, los modelos implícitos no consideran como variable de estudio la localización exacta de los agentes, incorporándose ésta implícitamente en las proporciones de ocupación de las distintas parcelas del hábitat por las distintas especies. En este sentido, los modelos de ocupación de parcelas asumen un sistema compuesto por un número determinado de éstas que pueden ser ocupadas por una o más especies, de capacidad dispersiva global y que compiten localmente por los mismos recursos. Ahora bien, es posible definir la parcela desde diferentes perspectivas: por un lado, se puede considerar que una parcela contiene a uno o unos pocos individuos vegetales que mueren y producen semillas, escalando de una visión de interacción individual a la dinámica poblacional; por otra parte, puede definirse parcela como aquella poblada por poblaciones locales o comunidades que pueden extinguirse localmente y/o recolonizar otras parcelas, mostrando el modelo una óptica que escala desde la población hasta la metapoblación. En el caso que aquí concierne, se limitará a definir la parcela desde la visión poblacional, en la que es ocupada por individuos, aunque las conclusiones que de aquí se desarrollen pueden ser extrapoladas a la perspectiva metapoblacional. El modelo de dinámica poblacional con efectos de incendios se enmarca en la categoría de modelos implícitamente espaciales, concretamente se fundamenta en el que denominaremos 'modelo de Tilman'.

David Tilman propuso un modelo espacial simple de sucesión de especies en un hábitat subdividido [5]. Básicamente, se define un sistema dividido espacialmente en el que se define una jerarquía de especies, ordenándolas en función de su capacidad de colonizar las parcelas ya ocupadas por otras especies. Es decir, la especie 1 puede ocupar tanto las parcelas vacías como las ocupadas por otras especies, la especie 2 puede ocupar cualquier parcela salvo en las que se encuentra la primera, y así sucesivamente. Bajo esta categorización, las especies se propagan, compiten por recursos, colonizan parcelas y mueren.

El análisis comienza considerando una única especie sésil que habita en un sistema compuesto por un determinado número de parcelas, pudiendo cada una ser ocupada por un único individuo. La muerte de un individuo producirá una parcela vacía, que puede ser ocupada por un nuevo individuo. Así, la dinámica del sistema viene determinada por el ritmo al que las parcelas se vacían a causa de la mortalidad y la tasa a la que las parcelas vacías se colonizan por nuevos individuos, siendo la del ecosistema completo la suma de los procesos individuales de mortalidad y colonización en cada parcela, medida por la fracción de parcelas ocupadas por la especie i , llamada abundancia b_i . El modelo original propuesto por Levins [4] de carácter sencillo y general, muestra una dinámica gobernada por

$$\frac{db_1}{dt} = c_1 b_1 (1 - b_1) - m_1 b_1 \quad (1)$$

siendo c_1 la tasa de colonización (el ritmo al que las parcelas ocupadas dispersan nuevos propágulos) y m_1 la mortalidad. En este sentido, el ritmo de ocupación aumenta en proporción al número de parcelas ocupadas b_1 y de parcelas vacías $(1 - b_1)$, ambas multiplicadas por la capacidad de colonización de la especie c_1 , y disminuye en función del producto del número de parcelas ocupadas b_1 y la mortalidad m_1 . La especie se extingue o sobrevive en función de los valores de c_1 y m_1 . Los puntos de fijos del sistema, \hat{b}_1^1 , se calculan igualando a cero la ecuación (1) de donde se tiene que, si la población sobrevive, su valor en el equilibrio es:

$$\hat{b}_1^1 = 1 - \frac{m_1}{c_1}, \quad (2)$$

expresión que es directamente proporcional al tasa de colonización e inversamente proporcional al tasa de mortalidad. Además, se tiene que si la tasa de mortalidad es mayor que la de colonización ($\frac{m_1}{c_1} > 1$) la especie tiende a la extinción ($\hat{b}_1^0 = 0$). La estabilidad de los puntos críticos \hat{b}_1^0 y \hat{b}_1^1 se analiza con mayor detalle en la sección 5.1.2, tras introducir el sistema adimensionalizado de tipo Lotka-Volterra.

Para que la especie ocupara todo el ecosistema debería tener mortalidad nula ($m_1 = 0$) o capacidad de dispersión infinita ($c_1 \rightarrow \infty$), ambas condiciones son biológicamente imposibles, por lo que la especie nunca es capaz de ocupar la totalidad del hábitat ($\hat{b}_1^1 < 1$) y siempre habrá una porción \hat{s} del hábitat sin ocupar, siendo $\hat{s} = 1 - \hat{b}_1^1 = \frac{m_1}{c_1}$.

Debido a que el competidor superior nunca es capaz de invadir toda la superficie del ecosistema, las parcelas libres podrían ser invadidas por otra especie que posea una capacidad de dispersión lo suficientemente grande, respecto a su mortalidad, como para asegurar una renovación en la ocupación de parcelas vacías y garantizar su supervivencia en la comunidad. En este caso, considerando la especie

b_1 como el competidor superior y la especie b_2 como el competidor inferior, el modelo se guía por el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned}\frac{db_1}{dt} &= c_1 b_1 (1 - b_1) - m_1 b_1, \\ \frac{db_2}{dt} &= c_2 b_2 (1 - b_1 - b_2) - m_2 b_2 - c_1 b_1 b_2.\end{aligned}\tag{3}$$

Aquí, se añaden nuevos parámetros de colonización c_2 y mortalidad m_2 para la especie b_2 . Llama la atención que la ecuación de evolución de la especie b_1 en (3) no varía respecto al caso monoespecífico, es decir, la especie más competitiva evoluciona independientemente de la existencia del resto de especies presentes en el ecosistema y sin importar el número total de éstas. Se tiene que los individuos de la especie b_2 pueden colonizar únicamente las parcelas que no se encuentren ocupadas por individuos pertenecientes tanto a la especie b_1 como a la especie b_2 (término $1 - b_1 - b_2$), mientras que la especie b_1 puede invadir cualquier parcela ocupada por la especie b_2 (expresado por el término $c_1 b_1 b_2$).

Cuando un número n de especies pueden estar presentes en un mismo ecosistema, el sistema de ecuaciones que rige la dinámica total viene compuesto por n ecuaciones con la siguiente forma genérica:

$$\frac{db_i}{dt} = c_i b_i \left(1 - \sum_{j=1}^i b_j \right) - m_i b_i - \left(\sum_{j=1}^{i-1} c_j b_j b_i \right), \quad i = 1, 2, 3, \dots, n.\tag{4}$$

La dinámica de cada especie viene determinada según su capacidad de colonización, mortalidad, y en la jerarquía competitiva. Cada especie se ve afectada únicamente por las especies que son mejores competidores y pueden invadir parcelas y desplazar a las especies que son peores competidores.

Presentado el modelo de competencia de especies en un hábitat subdividido ahora definimos formalmente el efecto de fuegos periódicos en la dinámica del sistema. Para ello es necesario recurrir al concepto de sistemas impulsivos.

4 SISTEMAS IMPULSIVOS

Los sistemas impulsivos son aquellos cuya dinámica se rige por un sistema de ecuaciones diferenciales a las que se le añaden impulsos, de frecuencia determinista o siguiendo una distribución estocástica, que rompen con la evolución continua dada por las ecuaciones diferenciales. Es decir, añaden variaciones abruptas en los valores de las variables. Estos impulsos se caracterizan por desarrollarse en unos intervalos temporales de duración despreciable, frente a la duración de la dinámica de colonización (en este caso, la supervivencia o extinción de una especie). Esto permite modelizarlas como perturbaciones instantáneas. En esta sección se desarrolla, en primer lugar, una definición formal y genérica de los sistemas impulsivos, para a continuación hacer hincapié en el caso de impulsos de periodo constante, caso que es de interés en la aplicación al caso de incendios estocásticos en ecosistemas.

De forma general, se puede definir un sistema impulsivo mediante [7]:

- (i) Un sistema de ecuaciones diferenciales, de la forma:

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad (5)$$

Donde f es una función del tipo $f: R_+ \times \Omega \rightarrow R^n$, siendo $\Omega \subset R^n$ un conjunto abierto que representa al espacio de condiciones posibles del sistema, R^n el espacio euclidiano n-dimensional (en el caso que concierne en este estudio, el número de especies) y R_+ la línea real no negativa (los valores que puede tomar el tiempo).

- (ii) Los conjuntos de puntos $M(t), N(t) \subset \Omega$ para cada $t \in R_+$, definidos como los estados en los que se encuentra el sistema antes y después del impulso, respectivamente.
- (iii) El operador $A(t): M(t) \rightarrow N(t)$ para cada $t \in R_+$. Es decir, la aplicación del impulso sobre el estado original del sistema.

Teniendo en cuenta estos tres componentes, y siendo $x(t) = x(t, t_0, x_0)$ una solución cualquiera de (5) con condiciones iniciales (t_0, x_0) , el proceso de evolución se manifiesta de la siguiente forma:

1. El punto $P_t = (t, x(t))$ comienza su movimiento a partir del estado inicial $P_{t_0} = (t_0, x_0)$ y se desplaza sobre la curva $\{(t, x): t > t_0, x = x(t)\}$ tal y como lo haría el sistema de ecuaciones diferenciales ordinario, hasta que en el instante $t_1 > t_0$ el punto P_t se encuentra con el conjunto $M(t)$.
2. En $t = t_1$, el operador $A(t)$ transfiere el punto $P_{t_1} = (t_1, x(t_1))$ a $P_{t_1^+} = (t_1, x_1^+) \in N(t_1)$, donde $x_1^+ = A(t_1)x(t_1)$. Es decir, se produce el impulso y el sistema cambia de estado de forma abrupta.
3. El punto P_t continúa con su dinámica a lo largo de la curva con $x(t) = x(t, t_1, x_1^+)$ como la solución de (5) con condiciones iniciales $P_{t_1^+} = (t_1, x_1^+)$ hasta que alcanza de nuevo el conjunto $M(t)$ en el siguiente momento temporal $t_2 > t_1$.
4. De nuevo el punto $P_{t_2} = (t_2, x(t_2))$ se transfiere al punto $P_{t_2^+} = (t_2, x_2^+) \in N(t_2)$ donde $x_2^+ = A(t_2)x(t_2)$. Como antes, el punto P_t continúa su movimiento con $x(t) = x(t, t_2, x_2^+)$ como la solución de (5) comenzando en (t_2, x_2^+) .

La dinámica aquí presentada se ilustra para un caso genérico en la Fig. 1.

De esta forma, la dinámica del sistema continúa hacia adelante siempre y cuando la solución de (5) exista. Los instantes t_k en los que el punto P_t intercepta al conjunto $M(t)$ se denominan instantes impulsivos. Además, se debe asumir que las soluciones $\mathbf{x}(t)$ del sistema diferencial impulsivo son continuas por la izquierda en los instantes impulsivos $t_k, k = 1, 2, \dots$, de la forma $\mathbf{x}(t_k^-) = \lim_{h \rightarrow 0^+} \mathbf{x}(t_k - h) = \mathbf{x}(t_k)$.

Expuesta la definición formal de un sistema impulsivo general, queda ahora prestar atención en la elección concreta del conjunto de relaciones (i), (ii) y (iii) que describen a un sistema impulsivo determinado. En este sentido, con el fin de aplicar esta teoría a los sistemas de especies cohabitando en hábitats subdivididos expuestos a incendios, se incide en el caso de impulsos periódicos, así como en el caso de impulsos estocásticos.

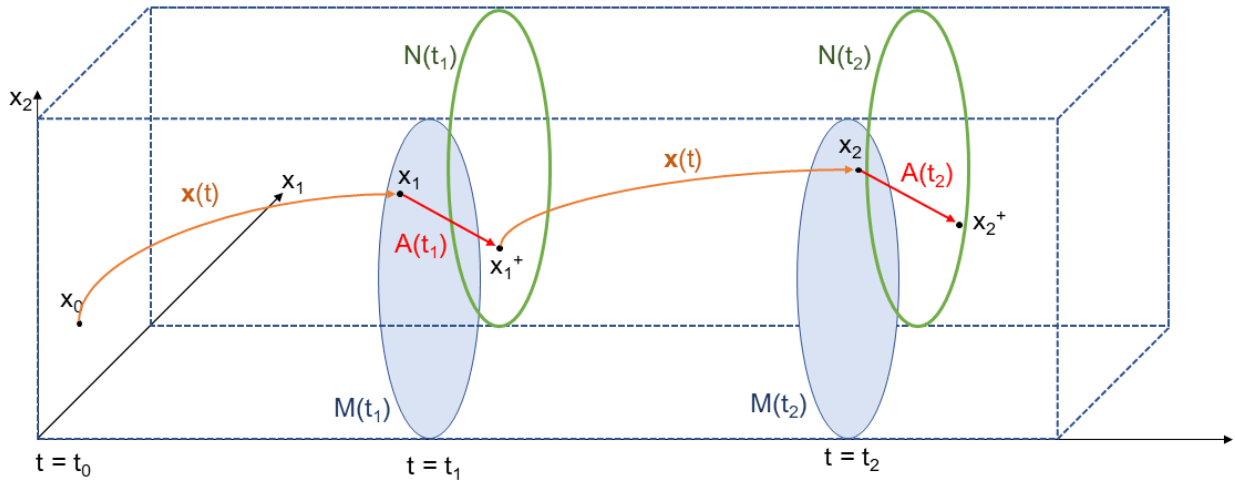


Fig. 1. Dinámica general de los sistemas impulsivos. A partir del estado inicial x_0 , el sistema evoluciona sobre la curva determinada por el sistema de ecuaciones diferenciales (en naranja) hasta que intercepta la superficie $M(t)$, dibujada en azul, donde el operador $A(t)$ lo transfiere de forma impulsiva (en el mismo instante de tiempo, línea roja) a un nuevo estado localizado en el conjunto $N(t)$ (superficie verde).

4.1 IMPULSOS PERIÓDICOS

El caso de los impulsos con periodos constantes es el más simple de los sistemas de ecuaciones diferenciales impulsivos. En este caso se tiene que el conjunto $M(t)$ representa una secuencia de planos a intervalos regulares $t = t_k = k \cdot \tau_p$, donde τ_p es el periodo y $k = 1, 2, 3, \dots$ cumpliéndose que $t_k \rightarrow \infty$ si $k \rightarrow \infty$. Entonces, se define el operador de impulsos $A(t)$ sólo para $t = k \cdot \tau_p$, de forma que la secuencia de operadores $\{A(k)\}$ viene dada por $A(k): \Omega \rightarrow \Omega, x \rightarrow A(k)x = x + I_k(x)$, siendo $I_k(x)$ una función $I_k: \Omega \rightarrow \Omega$. Esto hace que el conjunto de estados del sistema tras los impulsos $N(t)$ se defina también únicamente para los instantes impulsivos $t = n\tau_p$ de la forma $N(k) = A(k)M(k)$. En este caso, la dinámica del sistema impulsivo se describe:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(t, x), & t \neq k\tau_p, & k = 1, 2, \dots; \\ \Delta x = I_k(x), & t = k\tau_p, & k = 1, 2, \dots, \end{cases} \quad (6)$$

donde se define para $t = k\tau_p$, $\Delta x(t_k) = x(t_k^+) - x(t_k^-)$, siendo $x(t_k^+) = \lim_{h \rightarrow 0} x(t_k + h)$. El comportamiento de las soluciones del sistema (6) depende bruscamente del efecto impulsivo en cada caso.

4.2 IMPULSOS ESTOCÁSTICOS

Aunque, tal y como se desarrolla más adelante en las secciones 4.2 y 5.2.1, la aproximación de incendios de periodo constante simplifica enormemente el análisis de la dinámica del modelo de competencia entre especies, es más realista considerar la aparición de fuegos como un fenómeno con un componente aleatorio, es decir, considerar un sistema con impulsos en tiempos variables. Para ello, en este caso se define $\{M_k\}$ como una secuencia de superficies dada por $M_k: t = \tau_k(x), k = 1, 2, \dots$, debiéndose cumplir $\tau_k(x) < \tau_{k+1}$ y $\lim_{k \rightarrow \infty} \tau_k(x) = \infty$, es decir, que la serie de instantes impulsivos sea creciente. Entonces es posible definir el sistema diferencial impulsivo de impulsos estocásticos a través del siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(t, x), & t \neq \tau_k, & k = 1, 2, \dots; \\ \Delta x = I_k(x), & t = \tau_k, & k = 1, 2, \dots, \end{cases} \quad (7)$$

donde $\tau_k, k = 1, 2, \dots, \infty$ son los instantes impulsivos estocásticos.

4.3 CICLOS ESTABLES Y DEFINICIONES DE EQUILIBRIO

Tal y como se han definido los sistemas impulsivos hasta ahora, es fácil imaginar la dinámica de un sistema que oscila de forma interminable en el que se manifiestan perturbaciones cuyo orden de magnitud está siempre acotado por el valor de las variables afectadas justo antes de los instantes impulsivos. En esta situación de continuo movimiento, es necesario definir de forma correcta la condición de equilibrio y la situación de ciclos límites, es decir, redefinir el concepto de equilibrio para que abarque los efectos impulsivos del sistema y poder diferenciar si el sistema se encuentra en un ciclo, estable o no, independientemente de éstos.

De forma convencional, la estabilidad de los puntos críticos se define a través de la aplicación de pequeñas perturbaciones sobre el sistema. En el caso que aquí concierne, las posibles perturbaciones manifestadas en el ecosistema pueden interpretarse como la aparición o desaparición de individuos de cierta especie debido a fenómenos naturales o inducidos (talas o repoblaciones), o bien la aparición de plagas o enfermedades que podrían migrar al sistema desde más allá de los límites definidos para los nichos en estudio.

Recordando la definición clásica de estabilidad en el sentido de Lyapunov, para el caso sin incendios se escribe el valor de las poblaciones de las especies en el punto fijo como $\hat{\mathbf{b}}^i = \mathbf{b}(t, t_0, \mathbf{b}_0)$ para $t > t_0$, siendo t_0 el instante inicial y $\mathbf{b}_0 = \mathbf{b}(t = t_0)$ las condiciones iniciales. Entonces las condiciones de estabilidad vienen dadas por las siguientes definiciones:

1. Si para cada $\epsilon > 0$ y $t_0 \in R_+$ existe una constante positiva $\delta = \delta(t_0, \epsilon) > 0$ de forma que $|\hat{\mathbf{b}}^i - \mathbf{b}_0| < \delta$ implique $|\hat{\mathbf{b}}^i - \mathbf{b}(t)| < \epsilon$ para $t \geq t_0$, se dice que la solución $\hat{\mathbf{b}}^i$ es **estable**. En palabras más simples, un punto de equilibrio se dice estable si todas las soluciones que se inicien en las cercanías del punto de equilibrio permanecen en las cercanías del punto de equilibrio; de otra forma, el punto fijo es inestable.
2. Si, además de ser estable, se tiene que $\lim_{t \rightarrow \infty} |\hat{\mathbf{b}}^i - \mathbf{b}(t)| = 0$, entonces el punto fijo se define como **asintóticamente estable**. Es decir, un punto de equilibrio es asintóticamente estable si

todas las soluciones con condición inicial en las cercanías de dicho punto convergen, pasado un tiempo suficientemente grande, en el punto de equilibrio.

Ahora bien, las condiciones de estabilidad aquí definidas no pueden extrapolarse al caso de los sistemas diferenciales impulsivos generales definidos según (i), (ii) y (iii), ya que el efecto de los instantes impulsivos sobre $\widehat{\mathbf{b}}^i$ no es necesariamente igual al de la solución en la vecindad $\mathbf{b}(t)$ del sistema, y, consecuentemente, imponer que la diferencia $|\widehat{\mathbf{b}}^i - \mathbf{b}(t)|$ sea pequeña para todo $t \geq t_0$ es una restricción que no es válida para todos los casos. Es decir, **el efecto de los impulsos sobre el sistema es demasiado grande y hace que no se cumpla la condición de equilibrio aun cuando el sistema se encuentre en un ciclo estable**. Por ello, las definiciones de estabilidad para los sistemas impulsivos para una solución dada $\mathbf{b}_1(t)$ deben redefinirse a través de varias nociones presentadas a continuación.

Siendo $\widehat{\mathbf{b}}^i(t) = \mathbf{b}(t, t_0, \mathbf{b}_0)$ una solución dada del sistema impulsivo general definido a través de (i), (ii) y (iii) para $t > t_0$, y suponiendo que $\widehat{\mathbf{b}}^i(t)$ intercepta las superficies $S_k: t = t_k$ en los instantes de impulso t_k de forma que $t_k < t_{k+1}$ y $t_k \rightarrow \infty$ cuando $k \rightarrow \infty$, entonces las condiciones de estabilidad vienen dadas por las siguientes condiciones [7] [8]:

1. Si para cada $\epsilon > 0$, $\eta > 0$ y $t_0 \in R_+$ existe $\delta = \delta(t_0, \epsilon, \eta) > 0$ de forma que $|\widehat{\mathbf{b}}^i(t) - \mathbf{b}_0| < \delta$ implique $|\widehat{\mathbf{b}}^i(t) - \mathbf{b}(t)| < \epsilon$ para $t \geq t_0$ y $|t - t_k| > \eta$, se dice que la solución $\widehat{\mathbf{b}}^i(t)$ es estable. Es decir, se recurre a la condición clásica de estabilidad excluyendo, esta vez, la necesidad de cumplir la condición de convergencia a las trayectorias estables en el entorno de los instantes impulsivos.
2. Si, además de cumplirse la condición anterior, δ es independiente de t_0 , entonces la solución del sistema impulsivo es **uniformemente estable**.
3. Si para $\epsilon > 0$, $\eta > 0$ y $t_0 \in R_+$ existe $\delta_0 = \delta_0(t_0) > 0$ y $T = T(t_0, \epsilon, \eta) > 0$ de forma que $|\widehat{\mathbf{b}}^i(t) - \mathbf{b}_0| < \delta_0$ implique $|\widehat{\mathbf{b}}^i(t) - \mathbf{b}(t)| < \epsilon$ para $t \geq t_0 + T$ y $|t - t_k| > \eta$, entonces la solución $\widehat{\mathbf{b}}^i(t)$ se define como **atractiva**.
4. Si, además de atractiva, δ_0 y T son independientes de t_0 entonces la solución $\widehat{\mathbf{b}}^i(t)$ es **uniformemente atractiva**.
5. **Asintóticamente estable** si se cumplen las condiciones 1 y 4.
6. Si se cumplen las condiciones 2 y 4, se dice que la solución $\widehat{\mathbf{b}}^i(t)$ es **uniformemente asintóticamente estable**.

4.3.1 Criterios de estabilidad

Para la estimación de las condiciones de estabilidad en el caso que aquí concierne, el modelo de competencia de especies en un hábitat subdividido con la aparición de incendios estocásticos, se aplican criterios de estabilidad fundamentados en el uso de las funciones de Lyapunov [7].

Se define en primer lugar el siguiente sistema impulsivo, queriéndose estudiar la estabilidad de sus posibles soluciones

$$\begin{cases} \mathbf{x}' = \mathbf{f}(t, \mathbf{x}), t \neq t_k, \\ \Delta \mathbf{x} = I_k(\mathbf{x}), t = t_k, k = 1, 2, \dots, \\ \mathbf{x}(t_0^+) = \mathbf{x}_0, t_0 \geq 0, \end{cases} \quad (8)$$

Además, se considera el siguiente sistema impulsivo escalar

$$\begin{cases} u' = g(t, u), t \neq t_k, \\ u(t_k^+) = \psi_k(u(t_k)), \\ u(t_0^+) = u_0 \geq 0. \end{cases} \quad (9)$$

Se presupone que se cumplen las siguientes condiciones:

- (A₀)**
- (i) $0 < t_1 < t_2 < \dots < t_k < \dots$, y $t_k \rightarrow \infty$ cuando $k \rightarrow \infty$;
 - (ii) $f: R_+ \times R^n \rightarrow R^n$ es continua en $(t_{k-1}, t_k] \times R^n$ y por cada $x \in R^n$ y para cada $k = 1, 2, \dots$, existe el límite $\lim_{(t,y) \rightarrow (t_k^+, x)} f(t, y) = f(t_k^+, x)$.
 - (iii) $I_k: R^n \rightarrow R^n$.

Por otra parte, se define cierta función no-negativa $V: R_+ \times R^n \rightarrow R_+$. Entonces, se dice que V pertenece a la clase V_0 (funciones de Lyapunov) si se cumplen las siguientes condiciones:

- (i) V es continua en $(t_{k-1}, t_k] \times R^n$ y para cada $x \in R^n, k = 1, 2, \dots$, existe el límite por la derecha $\lim_{(t,y) \rightarrow (t_k^+, x)} V(t, y) = V(t_k^+, x)$.
- (ii) V es localmente Lipschitziana en x .

Para $(t, x) \in (t_{k-1}, t_k] \times R^n$, se define la derivada generalizada por la derecha como

$$D^+V(t, x) = \lim_{h \rightarrow 0^+} \inf \frac{1}{h} [V(t+h, x+h\mathbf{f}(t, x)) - V(t, x)].$$

También es posible hacer uso de otras derivadas generalizadas como

$$D^-V(t, x) = \lim_{h \rightarrow 0^-} \inf \frac{1}{h} [V(t+h, x+h\mathbf{f}(t, x)) - V(t, x)].$$

Cabe destacar que en el caso $V \in C^1[R_+ \times R^n, R_+]$ (C^1 significa continuamente diferenciable), entonces $D^-V(t, x) = D^+V(t, x) = V'(t, x)$, donde $V'(t, x) = V_t(t, x) + V_x(t, x)\mathbf{f}(t, x)$.

Se considera el sistema (8) bajo las condiciones **(A₀)**. Además, se considera que $\mathbf{f}(t, 0) \equiv 0$ y $I_k(0) = 0$ para todo k , de forma que el origen es solución del sistema, y se define la hipersfera $S(\rho) = \{x \in R^n: |x| < \rho\}$.

El siguiente teorema ofrece las condiciones suficientes para fijar criterios de estabilidad. Se asume que se cumplen las siguientes condiciones:

- (i) $V: R_+ \times S(\rho) \rightarrow R_+, V \in V_0, D^+V(t, x) \leq g(t, V(t, x)), t \neq t_k$, donde $g: R_+ \times R_+ \rightarrow R, g(t, 0) \equiv 0$ y g satisface la condición (A₀, ii).
- (ii) Existe $\rho_0 > 0$ de forma que $x \in S(\rho_0)$ implica que $x + I_k(x) \in S(\rho)$ para todo k y $V(t, x + I_k) \leq \psi_k(V(t, x)), t = t_k, x \in S(\rho_0)$, donde $\psi_k: R_+ \rightarrow R_+$ es no decreciente.
- (iii) $b(|x|) \leq V(t, x) \leq a(|x|)$ en $R_+ \times S(\rho)$ donde $a, b \in K^a$.

^a Se dice que una función a pertenece a clase K si $a \in C[R_+, R_+]$, $a(0) = 0$ y $a(x)$ es estrictamente creciente en x .

Entonces las propiedades de estabilidad de la solución trivial del sistema escalar (9) implican las propiedades de estabilidad correspondientes de la solución trivial del sistema (8). En palabras más simples, la variable unidimensional u del sistema (9) permite simplificar el sistema impulsivo original a través de la definición de una función de Lyapunov, siendo posible así determinar las condiciones de estabilidad de forma directa y sencilla.

4.3.2 Principio de estabilidad lineal

Como se verá más adelante para el caso de dos especies sin incendios, el conocido principio de estabilidad lineal es de gran utilidad a la hora de determinar la estabilidad de los puntos críticos del sistema. Para ello se hace una comparación del problema no lineal completo

$$\mathbf{x}' = \mathbf{f}(t, \mathbf{x}), \quad (10)$$

y su homólogo linealizado

$$\mathbf{X}' = \mathbf{L}(\mu) \cdot \mathbf{X}, \quad (11)$$

donde $\mathbf{X}(t) = \mathbf{x}(t) - \hat{\mathbf{x}}^i$, siendo $\hat{\mathbf{x}}^i$ el punto crítico de referencia del que se quiere estudiar la estabilidad. $\mathbf{L}(\mu)$ no es más que el Jacobiano de \mathbf{f} , definido a través de

$$\mathbf{L}(\mu) = \left(\frac{\delta \mathbf{f}}{\delta \mathbf{x}} \right)_{\hat{\mathbf{x}}^i}. \quad (12)$$

Limitándose el análisis a valores de \mathbf{X} suficientemente pequeños que aseguren que los términos lineales del sistema de ecuaciones no lineales sean dominantes, es posible afirmar que las características de estabilidad de del sistema linealizado son prácticamente las mismas que las del sistema no lineal. Si el sistema no es asintóticamente estable deben considerarse los términos no lineales en el análisis de estabilidad.

Entonces, el método seguido se basa en la estimación, a través de la diagonalización de la matriz Jacobiana $\mathbf{L}(\mu)$, de los autovalores λ_i . En función del signo de los valores propios del Jacobiano puede determinarse si el punto crítico es estable o no:

- Si las raíces son reales y negativas ($\lambda_i < 0$), el punto crítico de referencia es asintóticamente estable.
- Si, al contrario del caso anterior, las raíces son reales y positivas, el estado crítico es un nodo inestable.

Aunque existen más posibles casos para los valores de λ_i (p.e., combinaciones de raíces complejas de igual o diferente signo) tal y como se verá en la primera parte de la sección 5.2, para el sistema de ecuaciones diferenciales considerado en este estudio es posible analizar la estabilidad de los puntos críticos con las posibilidades hasta aquí enunciadas.

5 CRITERIOS DE SUPERVIVENCIA Y COEXISTENCIA

Una vez presentado el sistema de ecuaciones que rige la dinámica del modelo de competencia entre especies, es necesario definir en qué rango de valores de los parámetros del sistema (capacidad dispersiva y mortalidad) las especies son capaces de sobrevivir y además cuándo es posible que una especie competitivamente inferior sea capaz de invadir y subsistir en el ecosistema habitado por un competidor superior. En otras palabras, se deben definir de forma analítica los criterios de supervivencia e invasibilidad de las especies.

En este capítulo se analizan, en primer lugar, el caso de una especie y de dos especies sin incendios, describiendo la dinámica del sistema de ecuaciones diferenciales en cada caso para los distintos valores de los parámetros de este. A continuación, se estudia el efecto de incendios periódicos en la dinámica de las ecuaciones, definiendo un sistema de ecuaciones diferenciales impulsivas y analizando las posibles bifurcaciones respecto al sistema original. Finalmente, se considera al caso de incendios estocásticos, haciendo uso de simulación numérica para el cálculo de las posibles trayectorias del sistema y se hace un análisis cualitativo de su comportamiento.

5.1 UNA ESPECIE

En el análisis del caso monoespecie, introducido en la sección 3.1 a través de la ecuación (1), es conveniente comenzar aplicando un cambio de variables que facilite el estudio del sistema de forma que los parámetros de mortalidad y dispersión queden implícitos en las variables del sistema. Para ello se define la nueva variable u_1 dividiendo la población de la especie b_1 por la población de equilibrio b_1^{eq1} que introducimos en la ecuación (2)

$$u_1 = \frac{b_1}{b_1^{eq1}} = \frac{c_1}{(c_1 - m_1)} b_1. \quad (13)$$

Aquí, es necesario que se cumpla la condición de supervivencia de la especie $c_1 - m_1 > 1$ de forma que se cumpla $u_1 \geq 0$. Reordenando términos y simplificando es posible llegar a

$$\frac{du_1(t)}{dt} = (c_1 - m_1) \cdot u_1(t)(1 - u_1(t)), \quad (14)$$

donde, redefiniendo la variable temporal como

$$t = \frac{1}{c_1 - m_1} T \quad (15)$$

se tiene ahora que la dinámica de la población viene determinada por la siguiente ecuación adimensionalizada:

$$\frac{du_1(T)}{dT} = u_1(T)(1 - u_1(T)), \quad (16)$$

donde $u_1(T)$ representa la población "normalizada" cuyos valores oscilan en el intervalo $[0, 1]$, que varía en el tiempo T . Es un caso particular de la conocida ecuación logística [9]:

$$\frac{du_1(T)}{dT} = \frac{r \cdot u_1(T)(K - u_1(T))}{K}, \quad (17)$$

con $r = K = 1$, siendo r la tasa de crecimiento de la población y K la capacidad de carga (la máxima población sostenible en el ecosistema).

La ecuación logística puede ser resuelta analíticamente de forma sencilla aplicando separación de variables si se conoce la condición inicial $u_1(T = 0) = u_{10}$:

$$\int_0^T dT' = \int_{u_{10}}^{u_1} \frac{du'_1}{u'_1(1 - u'_1)}, \quad (18)$$

reescribiendo el integrando del lado derecho como

$$\frac{1}{u'_1(1 - u'_1)} = \frac{1 - u'_1 + u'_1}{u'_1(1 - u'_1)} = \frac{1}{u'_1} + \frac{1}{1 - u'_1}, \quad (19)$$

es sencillo integrar ambos lados de la ecuación

$$\int_0^T dT' = \int_{u_{10}}^{u_1} \frac{1}{u'_1} du'_1 + \int_{u_{10}}^{u_1} \frac{1}{1 - u'_1} du'_1, \quad (20)$$

$$T = \ln \left| \frac{u_1}{u_{10}} \right| - \ln \left| \frac{1 - u_1}{1 - u_{10}} \right|. \quad (21)$$

Reorganizando los términos, finalmente se llega a

$$u_1(T; u_{10}) = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{u_{10}} - 1 \right) e^{-T}}. \quad (22)$$

La población tiende a partir de cualquier valor inicial a su valor máximo ($u_1(T) = 1$) y permanece en el mismo, tal y como muestra la Fig. 2.

5.1.1 Incendios periódicos

Analicemos cómo varía la dinámica del sistema cuando se producen incendios periódicos en el ecosistema. En este caso la evolución de la población de la especie vegetal se rige por el siguiente sistema impulsivo:

$$\begin{cases} \frac{du_1(T)}{dT} = u_1(T)(1 - u_1(T)), & T \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}; \\ u_1(T)^{C^+} = r_1 u_1(T), & T = n\tau_p, n \in \mathbb{N}. \end{cases} \quad (23)$$

Aquí se tienen dos nuevos parámetros: el periodo de incendios τ_p , que no es más que el intervalo temporal entre dos incendios; y la tasa de supervivencia r_1 , que representa a la proporción de la población que sobrevive al incendio. Por otra parte, $n = 1, 2, 3, \dots, \infty$ es el número de incendios producidos, siendo $\tau = n\tau_p$ los instantes de impulsos del sistema.

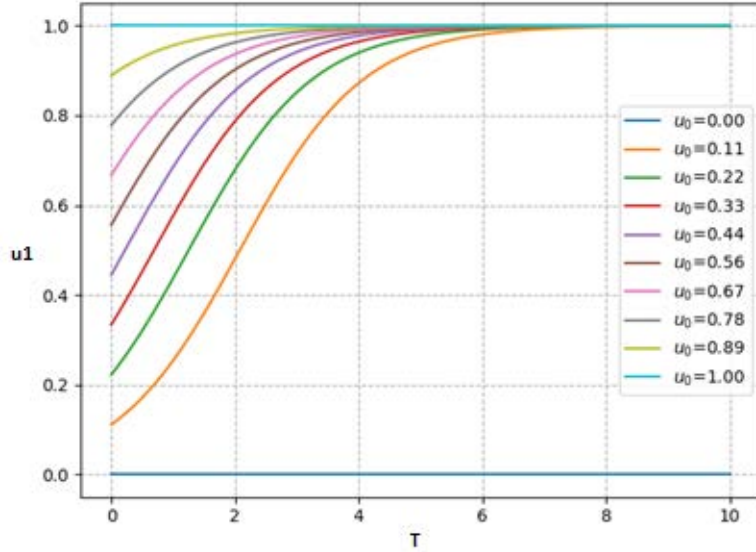


Fig. 2: Evolución de población normalizada para el caso monoespecie y diferentes valores iniciales. La población de la especie crece de forma logística siguiendo (22) hasta alcanzar el valor máximo $u_1(T) = 1$.

Tal y como se observa en las Fig. 4 y Fig. 5, la dinámica del sistema evoluciona siguiendo la ecuación logística de condición inicial u_0 hasta $T = \tau_p$, momento en el que se produce un incendio, la población se reduce un factor r_1 y $u_1(\tau_p)^{C^+}$ pasa a ser la condición inicial para el próximo crecimiento logístico. Se puede apreciar además que por debajo de un cierto valor umbral de τ_p , es decir, cuando los incendios son demasiado frecuentes, la dinámica del sistema puede manifestar una bifurcación en la que la especie u_1 tiende a la extinción, cosa imposible en el caso sin incendios. Lo mismo ocurre si la tasa de supervivencia es demasiado baja, valores bajos de r_1 .

En este caso de incendios periódicos es de esperar que el sistema experimente un fenómeno de pulsos, es decir, que cada una de las posibles soluciones del mismo intercepten a las superficies $M(t)$ de forma periódica causando un latido rítmico en la dinámica del sistema. Analíticamente, es posible demostrar este comportamiento aplicando el siguiente teorema de los sistemas diferenciales impulsivos [7]:

Considerando el siguiente sistema impulsivo

$$\begin{cases} x' = f(t, x), t \neq \tau_k(x), & x(t_0^+) = x_0, t_0 \geq 0, \\ \Delta x = I_k(x), t = \tau_k(x), \end{cases} \quad (24)$$

donde $f \in [R_+ \times \Omega, R^n]$, siendo $\Omega \subset R^n$ un conjunto abierto. Entonces, si se cumplen las condiciones

- (i) $f \in C[R_+ \times \Omega, R^n]$, $\tau_k \in C^1[\Omega, (0, \infty)]$, $\tau_k(x) < \tau_{k+1}(x)$ para cada k , $\lim_{k \rightarrow \infty} \tau_k(x) = \infty$ uniformemente en $x \in \Omega$ y $I_k \in C[\Omega, R^n]$;
- (ii) (a) $\frac{\partial \tau_k(x)}{\partial x} f(t, x) \leq 0$ para $(t, x) \in R_+ \times \Omega$, y
 (b) $x + I_k(x) \in \Omega$ para $x \in \Omega$ y $(\frac{\partial \tau_k}{\partial x}(x + sI_k(x))I_k(x) \leq 0, 0 \leq s \leq 1$, para cada k ,

entonces cada solución $x(t, t_0, x_0)$ del sistema intercepta cualquier superficie dada $S_j: t = \tau_j(x)$ a lo sumo una vez.

En nuestro caso, se tiene que $x = u_1$, $f(t, x) = x(1 - x)$, $I_k(x) = (r_1 - 1)x$ y $\tau_k(x) = n\tau_p$, y es inmediato ver que, tanto la condición (i) como la condición (ii) se cumplen (se tiene para (a) y (b) que $\frac{\partial \tau_k(x)}{\partial x} = \frac{\partial(n\tau_p)}{\partial u_1} = 0$), por lo que es posible afirmar que cualquier solución $u_1 = u_1(\tau, \tau_0, u_{10})$ intercepta a las superficies $\tau = n\tau_p$, $n = 1, 2, 3, \dots, \infty$ una vez. Esto es lógico ya que tal y como se ha definido el sistema impulsivo según los incendios se producirán independientemente del valor de u_1 , aunque en el caso de extinción $u_1 = 0$ los valores de población no se ven alterados.

La condición de supervivencia de una especie que sufre incendios periódicos se puede estimar a partir del ciclo estable determinado por los incendios periódicos. Para una especie, tenemos la trayectoria dibujada por la solución analítica (22) de la ecuación logística:

$$u_1(T; u_{10}) = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{u_{10}} - 1\right) e^{-T}}. \quad (25)$$

Cuando se produce un número muy grande de incendios se espera que la población después de los mismos permanezca constante, es decir, su valor inmediatamente después de un fuego y el siguiente es igual, evolucionando entre ambos de forma logística a través de (25). Así pues, el ciclo estable viene dado por la condición

$$u_1^{C+} = r_1 u_1(\tau_p; u_1(0) = u_1^{C+}), \quad (26)$$

sustituyendo y despejando se llega a

$$u_1^{C+} = \frac{r_1 - e^{-\tau_p}}{1 - e^{-\tau_p}}. \quad (27)$$

Éste no es más que el valor hacia el que tiende u_1 tras los incendios en el límite $t \rightarrow \infty$. Haciendo $u_1^{C+} = 0$ se puede encontrar la condición de supervivencia de la especie 1

$$\tau_p^{C1} = -\ln(r_1). \quad (28)$$

Es decir, si $\tau_p < \tau_p^{C1}$ la especie u_1 es incapaz de sobrevivir a los incendios periódicos y tiende asintóticamente a la extinción. La Fig. 3 muestra cómo varía la condición de supervivencia del tiempo de retorno de los incendios en función de r_1 , mientras que las figuras Fig. 4 y Fig. 5 representan la evolución temporal de la población de la especie u_1 para diferentes valores del tiempo de retorno del fuego y r_1 , respectivamente.

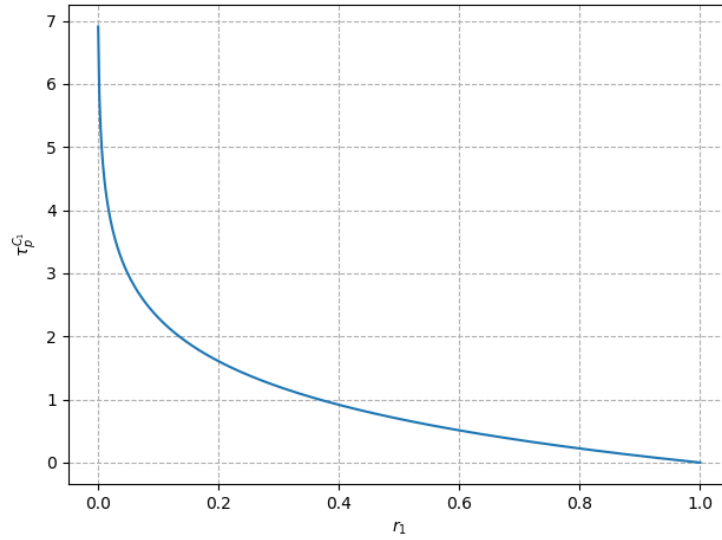


Fig. 3. Condición de supervivencia de tiempo de retorno de incendios en función de la tasa de supervivencia para una especie en un ecosistema de incendios periódicos.

De la misma forma, para un valor τ_p fijo, la condición de supervivencia viene definida por el valor umbral $r_1 > r_1^{C1}$, siendo

$$r_1^{C1} = \exp(-\tau_p). \quad (29)$$

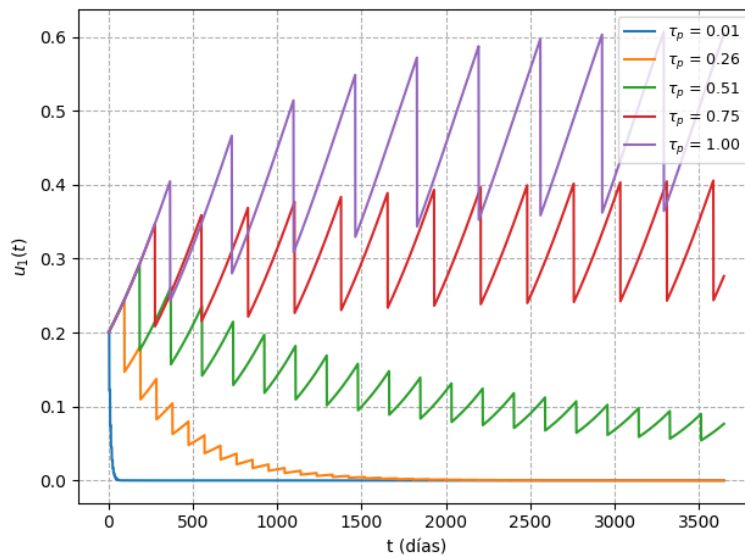


Fig. 4. Dinámica poblacional monoespecie en presencia de incendios periódicos para una tasa de supervivencia $r_1 = 0.6$ y diferentes valores del tiempo de retorno de los fuegos τ_p .

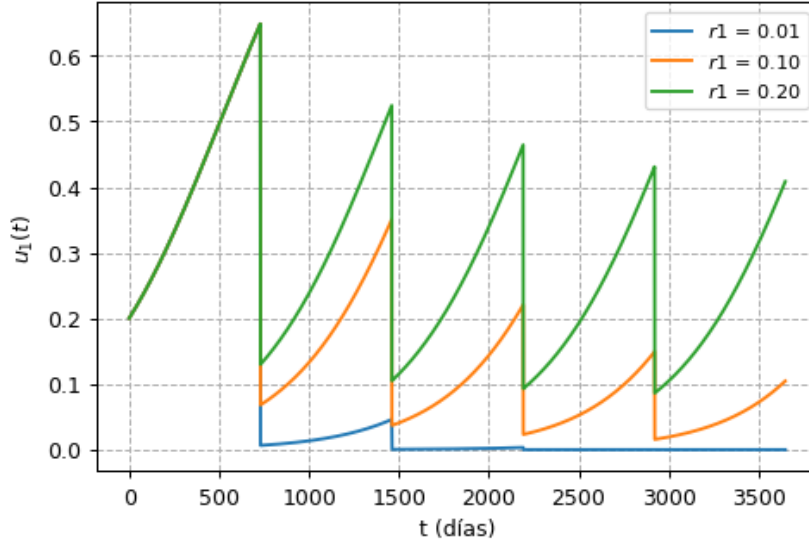


Fig. 5. Dinámica poblacional monoespecie para $\tau_p = 2$ y diferentes valores de r_1

5.1.2 Incendios estocásticos

Se estudia en esta sección un sistema con un periodo de incendios aleatorio que viene definido a través de una distribución probabilística exponencial negativa, con tiempo de retorno esperado constante. Esta elección en la distribución probabilística se basa en la correlación, bajo condiciones normales, entre la frecuencia y el tamaño de los incendios, siendo posible estimar la distribución de los tamaños de los incendios naturales a partir del intervalo de retorno del fuego conocido para cierto ecosistema, siempre y cuando dicha distribución se aproxima a través de una distribución de probabilidades exponencial negativa [10] [11].

La distribución de los tiempos de retorno de los incendios viene dada por la siguiente distribución Poisson

$$P(\tau_p, t) = \frac{1}{\tau_p} \exp\left(-\frac{1}{\tau_p} t\right), \quad (30)$$

donde τ_p es el tiempo de retorno de los incendios promedio y t es el tiempo medido desde el último incendio. La Fig. 6 muestra cómo varía la distribución probabilística de incendios para diferentes valores del tiempo de retorno de incendios promedios.

La aparición aleatoria de incendios en el sistema obliga a realizar un análisis estadístico de los valores esperados de la población u_1 para la distribución probabilística exponencial con τ_p

$$E(u_1) = \frac{\int_0^{\infty} u_1(\tau; u_{10}) \exp\left(-\frac{\tau}{\tau_p}\right) d\tau}{\tau_p}. \quad (31)$$

En este caso, la ecuación de equilibrio es semejante a (26) pero escrita en función de dichos valores esperados

$$E\left(u_1(\tau_p; u_1(0) = u_1^{ce+})\right) r_1 = u_1^{ce+}, \quad (32)$$

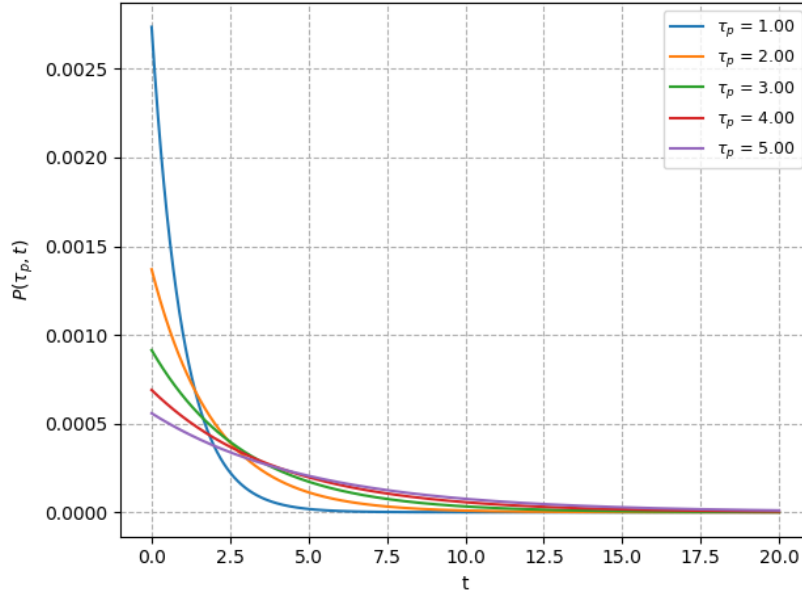


Fig. 6. Distribución probabilística de incendios para distintos valores del tiempo de retorno promedio τ_p en función del tiempo transcurrido tras el último incendio t .

siendo u_1^{ce+} el valor esperado de la población de la especie después de los incendios. Introduciendo (31) en (32) se tiene

$$\frac{r_1}{\tau_p} \int_0^{\infty} u_1(\tau; u_{10}) \exp\left(-\frac{\tau}{\tau_p}\right) d\tau = u_1^{ce+}, \quad (33)$$

sustituyendo ahora la expresión analítica (25) en y reorganizando términos es posible llegar a

$$\frac{r_1}{\tau_p} \int_0^{\infty} \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{u_{10}^{ce+}} - 1\right) \exp(-\tau)} \exp\left(-\frac{\tau}{\tau_p}\right) d\tau = u_1^{ce+}. \quad (34)$$

Reorganizando términos, finalmente es posible obtener la siguiente ecuación implícita con la que se estiman los valores esperados de u_1 después de los incendios

$$\int_0^{\infty} \frac{\exp\left(-\frac{\tau}{\tau_p}\right)}{u_{10}^{ce+} + (1 - u_{10}^{ce+}) \exp(-\tau)} d\tau - \frac{\tau_p}{r_1} = 0. \quad (35)$$

Para este caso la condición de ciclo estable no puede resolverse analíticamente, siendo necesario continuar el análisis a través de métodos numéricos. No obstante, siendo esta una aproximación más sencilla al caso de realimentación de incendios y biomasa analizado en la sección 5.1.2.1 no se considera de gran interés continuar con un análisis numérico más exhaustivo.

5.1.2.1 Dependientes de la biomasa

Un caso algo más detallado que el anterior, y de mayor interés desde el punto de vista del análisis de los balances de población de especies es el que considera una aproximación de fuegos estocásticos de

distribución probabilística exponencial cuyo valor esperado es inversamente proporcional a la biomasa disponible multiplicada por un nuevo parámetro definido para cada especie como la flamabilidad l_1

$$E(\tau_p) = \frac{1}{l_1 u_1}, \quad (36)$$

quedando la distribución de probabilidades para el caso de retroalimentación como

$$P(\tau_p, t) = l_1 u_1(u_0, t) \exp(-l_1 u_1 t), \quad (37)$$

esta aproximación más realista añade una retroalimentación entre la biomasa disponible y el valor esperado del tiempo de retorno del fuego, de forma que si se tiene un valor u_1 pequeño el tiempo de retorno del fuego es mayor y existen menos probabilidades de incendio, de forma que es capaz de crecer y recuperar su cobertura. Una vez logrados niveles de población altos, el tiempo de retorno del fuego se reduce y es muy probable que se produzcan incendios, limitando el crecimiento y acotándose la población tanto inferior como superiormente. La Fig. 7 ilustra la distribución probabilística de tiempos de retorno del fuego en este caso para varios valores del parámetro flamabilidad l y $u_0 = 0.004$, apreciándose un desplazamiento de los valores esperados del tiempo de retorno del fuego hacia la derecha en comparación con el caso de incendios estocásticos sin retroalimentación (Fig. 6).

En este caso, se ha llevado a cabo un análisis numérico con el fin de estimar los valores promedios de los tiempos de retorno del fuego $E(\tau_p)$ y de la población de la especie $E(u_1)$ en función de los parámetros l_1 y r_1 . El algoritmo empleado, escrito en código Python y adjunto en el **ANEXO I**, se fundamenta en el siguiente método de cálculo:

- Se fijan los valores de l_1 , r_1 y u_{10} , y se define un número máximo de incendios $n_{m\acute{a}x}$.
- Se calcula el valor esperado del tiempo de retorno del fuego $E(\tau_p)$ y se estima el tiempo de retorno del fuego tomando una muestra aleatoria de tiempo de retorno tomando las probabilidades de la distribución exponencial (37).
- Se estima $u_1(t = \tau_p, u_{10})$ a través de la solución analítica (22) y se aplica el efecto de los incendios $u_1^{C+} = r_1 u_1$.
- Se redefine $u_{10} = u_1^{C+}$ y se repiten los pasos 2 y 3 hasta completar el número total de incendios $T_{m\acute{a}x}$.
- Se calculan los valores promedios del tiempo de retorno del fuego, y las poblaciones antes y después de los incendios considerando únicamente el último 20% de las series temporales.
- Se repite el algoritmo para los distintos valores de l_1 y r_1 .

Se ha ejecutado el script Python para 100 valores de $r_1 \in [0.15, 0.9]$ y 100 valores de $l_1 \in [1/400, 1/50]$, fijando como condición inicial $u_0 = 0.004$. Además, a la hora de estimar el valor del tiempo de retorno del fuego se definió un conjunto de 10^3 valores ($\tau_p \in [0, 10^3]$) de los que se selecciona uno aplicando la función `random.choice` de la librería NumPy, tomando como pesos estadísticos los definidos por la distribución de probabilidades. Finalmente, para cada una de las combinaciones de r_1 y l_1 se calculan los promedios y desviaciones estándar de los tiempos de retorno del fuego y de la población antes y después de los incendios para un total de 100.000 ocurrencias de fuegos.

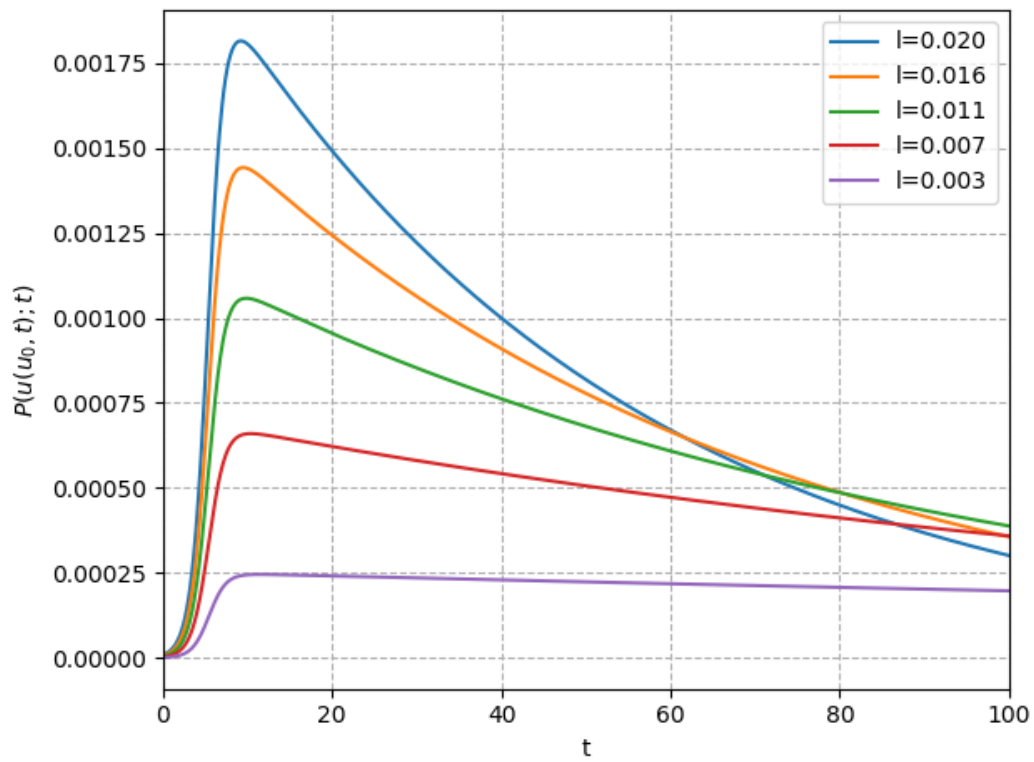
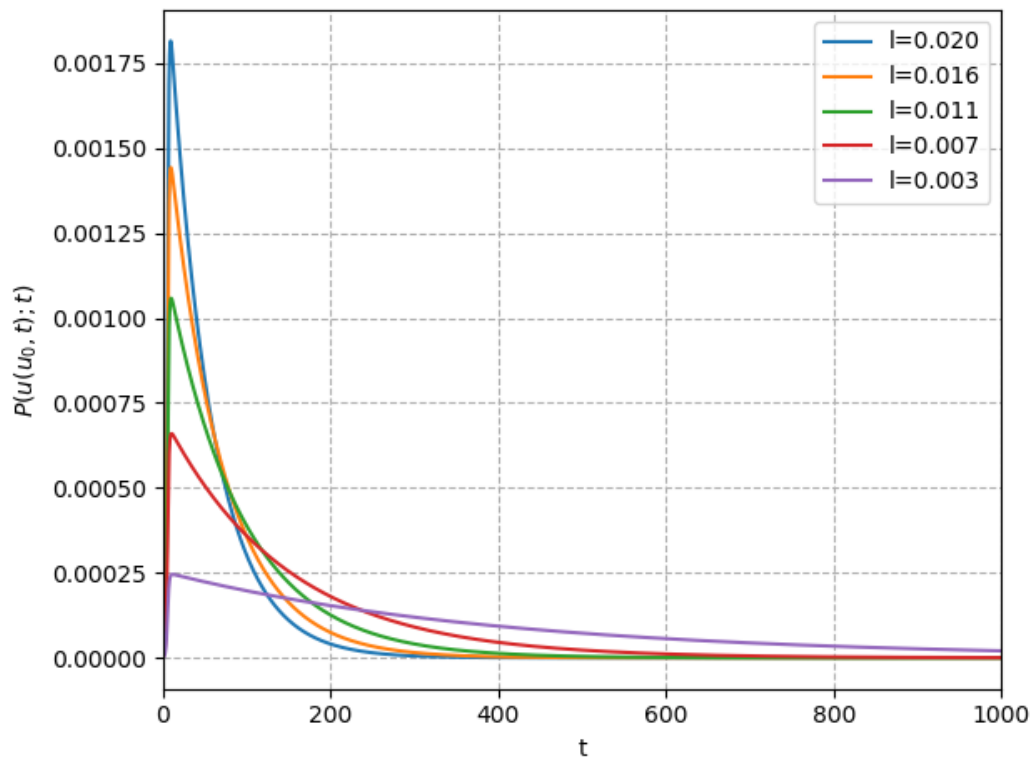


Fig. 7. Distribución probabilística de tiempos de retorno del fuego dependientes de la biomasa para diferentes valores de l que varían entre $1/400$ y $1/50$ y $u_0 = 0.004$. Arriba: distribución comprendida entre $t:(0,1000)$; Abajo: Detalle para $t:(0,100)$.

Las Fig. 8 y Fig. 9 muestran la distribución de valores esperados del tiempo de retorno del fuego en función de ambos parámetros r_1 y l_1 . En ellas se aprecia fácilmente cómo los periodos de incendios son inversamente proporcionales al parámetro de flamabilidad l_1 , mientras que son independientes de la tasa de supervivencia r_1 .

Por otra parte, en la Fig. 10 se tienen los valores esperados de la población de la especie $E(u_1)$ antes y después de los incendios en función de los parámetros l_1 y r_1 . En este caso, se observa cómo prevalece el efecto de r_1 , apreciándose una pequeña variación en la población antes de los incendios en función de l_1 .

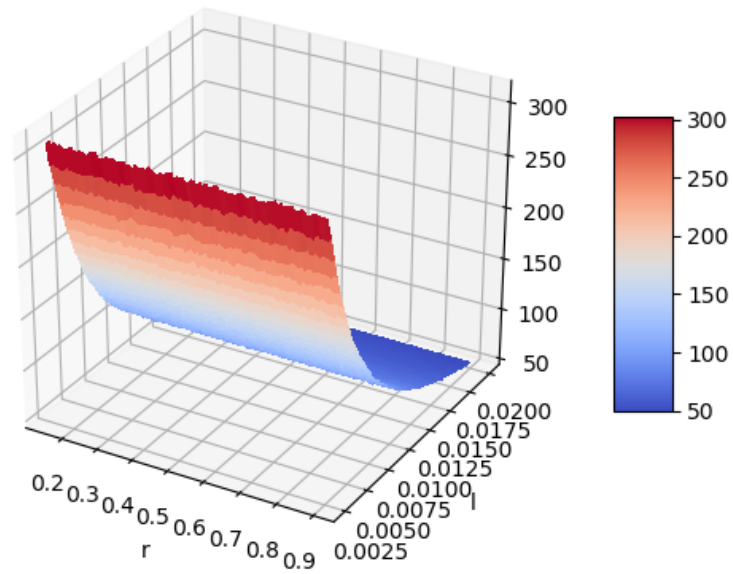


Fig. 8. Valores esperados de tiempo de retornos del fuego para el caso monoespecie en función de r y l , para $u_0 = 0.004$ y un total de 10.000 incendios.

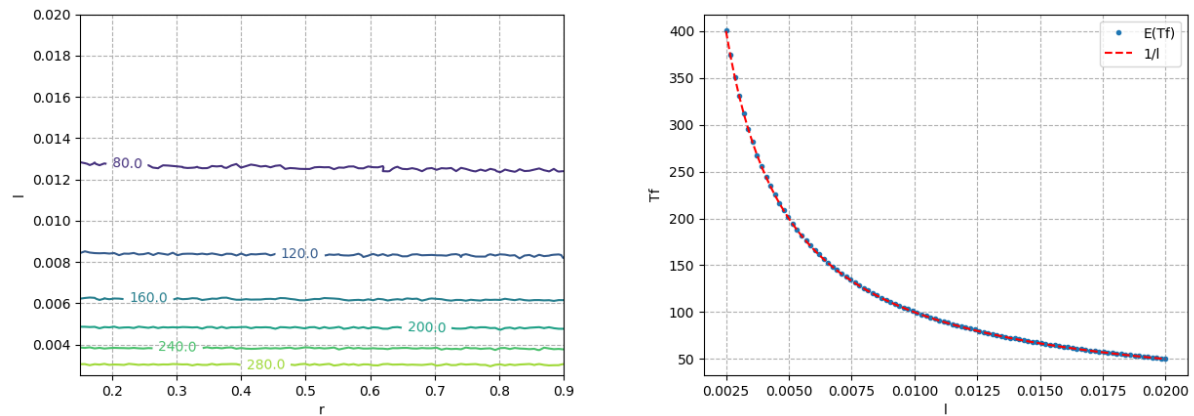


Fig. 9. Isolíneas de los valores esperados del tiempo de retorno del fuego en función de diversos valores de r y l [izq.] y valores esperados del tiempo de retorno del fuego en función de los valores de flabilidad l promediando para todos los valores de r (puntos azules) y función $T_f = 1/l_1$ (línea roja discontinua) [dcha.]

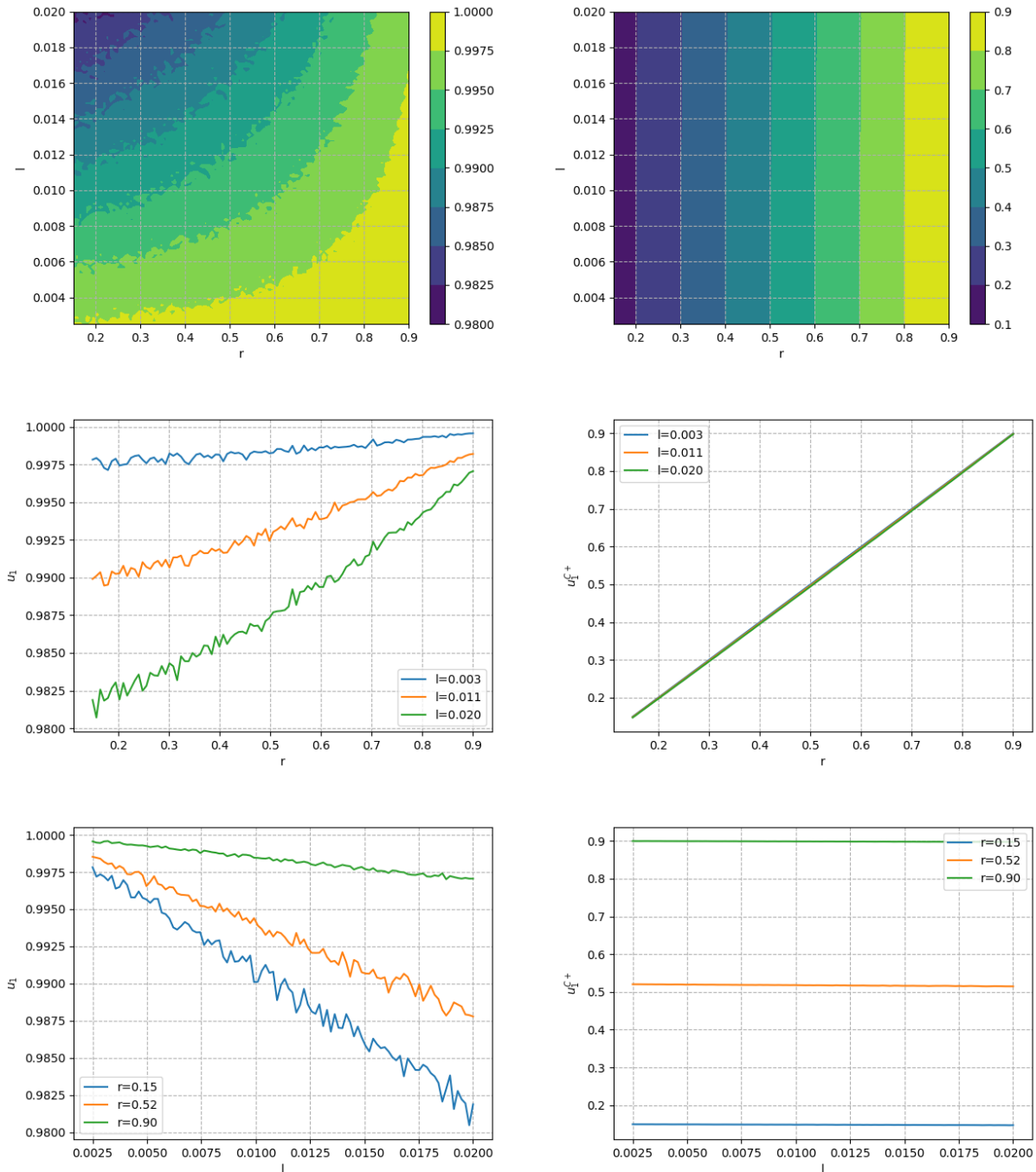


Fig. 10. Valores esperados de la población de la especie $E(u_1)$ antes (columna izq.) y después (columna drcha.) de los incendios en función de los parámetros l_1 y r_1 . Arriba, curvas bidimensionales de la población en función de l_1 y r_1 ; Medio, población en función de r_1 para diferentes valores de l_1 (izq.); Abajo, población en función de l_1 para diferentes valores de r_1 .

5.2 DOS ESPECIES

Para el caso de dos especies, tenemos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned}\frac{db_1}{dt} &= c_1 b_1 (1 - b_1) - m_1 b_1, \\ \frac{db_2}{dt} &= c_2 b_2 (1 - b_1 - b_2) - m_2 b_2 - c_1 b_1 b_2.\end{aligned}\tag{38}$$

Al igual que en el caso de una especie, es conveniente aplicar un cambio de variables para normalizar los valores de población de cada especie. Siguiendo la lógica aplicada para el caso monoespecie, se definen las nuevas variables normalizadas, así como el tiempo τ redimensionado

$$\begin{aligned}b_1 &= \frac{c_1 - m_1}{c_1} u_1, \\ b_2 &= \frac{c_2 - m_2}{c_2} u_2, \\ t &= \frac{1}{c_1 - m_1} \tau.\end{aligned}\tag{39}$$

Tras aplicar el cambio de variables y reordenar los términos es sencillo llegar al siguiente sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{d\tau} &= u_1 (1 - u_1), \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \frac{c_2 - m_2}{c_1 - m_1} u_2 \left(1 - \frac{(c_1 + c_2)(c_1 - m_1)}{c_1(c_2 - m_2)} u_1 - u_2 \right),\end{aligned}\tag{40}$$

donde conviene redefinir los parámetros del sistema

$$\begin{aligned}\rho_2 &= \frac{c_2 - m_2}{c_1 - m_1}, \\ a_{21} &= \frac{(c_1 + c_2)(c_1 - m_1)}{c_1(c_2 - m_2)} = \frac{c_1 + c_2}{c_1 \rho_2},\end{aligned}\tag{41}$$

quedando finalmente el sistema de ecuaciones diferenciales del modelo de Tilman escrito como un modelo del tipo Lotka-Volterra

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= u_1 (1 - u_1) \equiv F(u_1, u_2), \\ \frac{du_2}{dt} &= \rho_2 u_2 (1 - a_{21} u_1 - u_2) \equiv G(u_1, u_2).\end{aligned}\tag{42}$$

Debe tenerse en cuenta que, tal y como se hizo tras el cambio de variables (13), a partir de aquí el análisis sólo es válido para $c_1 - m_1 > 0$ y $c_2 - m_2 > 0$, es decir $a_{21} > 0$ y $\rho_2 > 0$, de forma que se garantice que $u_1, u_2 \geq 0$.

Una vez simplificado, es de interés estudiar las ceroclinas del sistema $F(u_1, u_2), G(u_1, u_2) = 0$, ya que los puntos de intercepción de éstas definen los estados de equilibrio del sistema

$$\begin{aligned} u_1(1 - u_1) &= 0, \\ \rho_2 u_2(1 - a_{21}u_1 - u_2) &= 0. \end{aligned} \quad (43)$$

De aquí es inmediato concluir que se tienen cuatro posibles estados de equilibrio hacia los que puede evolucionar la dinámica del sistema, de los que nos interesa estudiar las condiciones de estabilidad en función de los parámetros a_{21} y ρ_2 :

$$(u_1, u_2)^{\text{eq}} = (0, 0), (1, 0), (0, 1), (1, 1 - a_{21}).$$

Antes que nada, hay que percatarse de que la existencia de una solución positiva con u_1 no nulo es una condición suficiente de estabilidad, ya que tras el cambio de variables aplicado en la ecuación (13) se ha fijado la condición $c_1 - m_1 > 1$. Es decir, la jerarquía del modelo original de Tilman, en el que b_1 es el mejor competidor (aquí escrito como u_1), tiende a que esta especie nunca se extinga (la especie dominante del ecosistema, por ejemplo, los laureles en la laurisilva, los pinos en los pinares, etc.). En otras palabras, es posible afirmar que los estados $(0, 0)$, $(0, 1)$ son inestables.

En este caso se tiene la siguiente matriz jacobiana

$$L(a_{21}) = \begin{bmatrix} 1 - 2u_1 & 0 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - a_{21}u_1 - 2u_2) \end{bmatrix} \quad (44)$$

evaluada en los puntos críticos de referencia, y diagonalizando se llega a

$$\begin{aligned} (0, 0): L(a_{21}) &= \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{bmatrix} \\ (1, 0): L(a_{21}) &= \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & \rho(1 - a_{21}) \end{bmatrix} \\ (0, 1): L(a_{21}) &= \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ -\rho a_{21} & -\rho \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\frac{\rho+1}{\rho a_{21}} & 0 \\ \frac{\rho a_{21}}{1} & 1 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\rho \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} -\frac{\rho a_{21}}{\rho+1} & 0 \\ \frac{\rho a_{21}}{\rho+1} & 1 \end{bmatrix} \\ (1, 1 - a_{21}): L(a_{21}) &= \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ -\rho a_{21}(1 - a_{21}) & -\rho(1 - a_{21}) \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} -\frac{\rho(1 - a_{21}) + 1}{\rho a_{21}(1 - a_{21})} & 0 \\ \frac{1}{1} & 1 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -\rho(1 - a_{21}) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} -\frac{\rho a_{21}(1 - a_{21})}{\rho(1 - a_{21}) - 1} & 0 \\ \frac{\rho a_{21}(1 - a_{21})}{\rho(1 - a_{21}) - 1} & 1 \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (45)$$

De aquí es posible afirmar, considerando el Principio de Estabilidad Lineal presentado en la sección 4.3.2 que el punto crítico $(0, 0)$ es inestable para cualquier valor de a_{21} ; el punto $(1, 0)$ es estable si $a_{21} > 1$ e inestable si $a_{21} \leq 1$; el punto $(0, 1)$ es inestable para cualquier valor de a_{21} ; y el estado $(1, 1 - a_{21})$ es estable si $a_{21} < 1$, mientras que es inestable para $a_{21} \geq 1$. Nótese en este último caso que para $a_{21} = 1$ se recupera el estado $(1, 0)$ inestable, por lo que para el estado $(1, 1 - a_{21})$ se debe acotar la condición de inestabilidad a $a_{21} > 1$. No obstante, el valor de la población normalizada de la especie u_2 para esta

última condición en el punto crítico es negativo, lo que implica $c_2 - m_2 < 0$ o lo que es lo mismo, la segunda especie tiende a la extinción independientemente de la evolución de la primera.

Punto crítico	Estabilidad	Inestabilidad
(0, 0)	-	$\forall a_{21}$
(1, 0)	$a_{21} > 1$	$a_{21} \leq 1$
(0, 1)	-	$\forall a_{21}$
(1, 1 - a_{21})	$a_{21} < 1$	Para $a_{21} \geq 1$ converge al estado (1, 0).

Tabla 1. Condiciones de estabilidad para los diferentes puntos críticos del modelo de dos especies sin incendios.

Para el caso de dos (o más) especies no es posible el cálculo de la expresión analítica para la trayectoria de la población de u_2 , mostrándose en las soluciones numéricas para diferentes valores iniciales y de a_{21} . En cada figura, la primera columna representa el espacio de fases, correspondiendo el eje horizontal a u_1 y el vertical a u_2 , mientras que en la segunda columna se dibujan las series temporales de ambas especies para el periodo $t = [0, 20]$, representando las curvas azul y naranja las evoluciones de las poblaciones de u_1 y u_2 , correspondientemente. Para cada fila se tienen valores de a_{21} que oscilan de 0 a 2 en intervalos de 0.5.

Tal y como se aprecia en las gráficas, los resultados de las simulaciones numéricas están en concordancia con las condiciones de estabilidad expuestas en la Tabla 1. Partiendo de poblaciones muy pequeñas para las dos especies (arriba izq.) se tiene que el sistema tiende al estado $(1, 1 - a_{21})$ para $a_{21} < 1$, mientras que una vez se supera el umbral $a_{21} = 1$ el sistema converge al punto crítico $(1, 0)$. En este caso, se aprecia cómo la población de la especie u_2 crece hasta cierto valor máximo, a partir del que decrece tendiendo a $u_2 = 0$. El resto de casos se comportan de forma similar independientemente de los valores de condiciones iniciales, convergiendo al estado $(1, 1 - a_{21})$ ó $(1, 0)$ en función de si a_{21} supera o no el valor umbral.

Conviene ahora introducir un método alternativo a la estimación del Jacobiano y la aplicación del Principio de Estabilidad Lineal para el cálculo de las condiciones de estabilidad que, a pesar de mostrarse en este caso –de no incendios– como una opción más compleja, servirá de presentación a la metodología empleada para el caso de dos especies bajo la presencia de incendios periódicos.

Para ello, inspirado en el método aplicado en [12] y siguiendo la propuesta del tutor de este trabajo, para dos constantes positivas γ y η se considera la siguiente función (de tipo Lyapunov) de relación entre especies

$$V(t) = \ln \frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma}. \quad (46)$$

Es necesario calcular su derivada respecto al tiempo

$$\dot{V}(t) = \frac{d}{dt} \left[\ln \frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma} \right]. \quad (47)$$

Desarrollando el lado derecho de (47), e introduciendo (42) se llega a

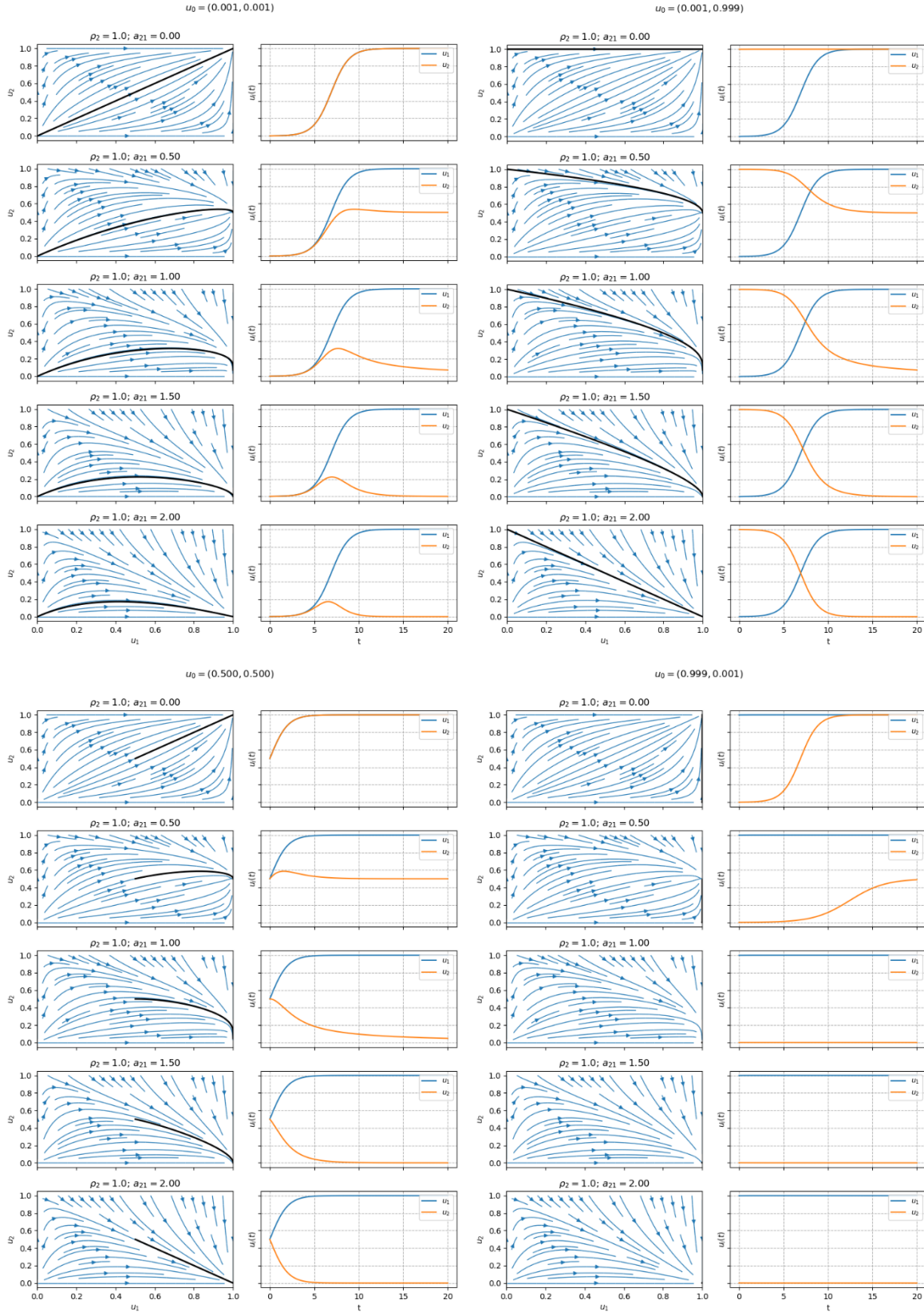


Fig. 11. Arriba izq: Dinámica biespecie para las condiciones iniciales $u_0 = (0.001, 0.001)$ (arriba izq.), $u_0 = (0.001, 0.999)$ (arriba drcha.), $u_0 = (0.5, 0.5)$ (abajo izq.) y $u_0 = (0.999, 0.001)$ (abajo drcha.), $\rho = 1$ y distintos valores de a_{21} .

$$\begin{aligned}\dot{V}(t) &= \frac{d}{dt} \left[\ln \frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma} \right] = \frac{\eta u_2'(t)}{u_2(t)} - \frac{\gamma u_1'(t)}{u_1(t)} \\ &= \eta \rho_2 - \gamma - (\eta \rho_2 a_{21} - \gamma) u_1(t) - \eta \rho_2 u_2(t).\end{aligned}\quad (48)$$

Conviene ahora, para anular el tercer término del lado derecho de (48), fijar $\gamma = \rho a_{21} \eta$, de forma que se tiene

$$\dot{V}(t) = \eta \rho_2 - \eta \rho_2 a_{21} - \eta \rho_2 u_2(t) = \eta \rho_2 (1 - a_{21} - u_2(t)). \quad (49)$$

a partir de $\dot{V}(t) > 0$ se obtiene que la condición límite de coexistencia de las dos especies, para el caso sin incendios, es $a_{21} < 1$. Este resultado coincide con el obtenido a través del método anterior. De nuevo, aunque a priori parezca un modo más complicado de estimar la condición de extinción para u_2 , posibilitará la estimación pertinente para el caso de incendios periódicos desarrollado en la siguiente sección.

5.2.1 Incendios periódicos

De nuevo, es de interés estudiar el impacto de los incendios sobre la dinámica del sistema compuesto por dos especies que compiten entre sí por los recursos del ecosistema. En este caso se tiene el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales impulsivas para dos especies, con incendios periódicos

$$\left. \begin{aligned} \frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 - u_1), \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \rho_2 u_2(1 - a_{21} u_1 - u_2), \end{aligned} \right\} \tau \neq n\tau_p, \quad (50)$$

$$u_i^+ = r_i u_i, \quad \tau = n\tau_p.$$

Cabe repetir que aquí se tienen tres nuevos parámetros: el periodo de incendios τ_p , que no es más que el intervalo temporal entre dos incendios; y las tasas de supervivencia de las especies r_1 y r_2 , que representan a la proporción de la población que sobrevive al incendio. Los instantes de impulsos son en este caso $\tau = n\tau_p$, donde $n = 1, 2, 3, \dots, \infty$ es el número de incendios

Es lógico pensar que la adición de los dos nuevos parámetros podría producir una o más bifurcaciones en la dinámica del sistema, teniéndose ahora nuevas condiciones para la supervivencia de las especies. Además, es posible preguntarse si la adición de los nuevos parámetros r_i y τ_p puede provocar algún tipo de estado en el que, a diferencia del caso sin incendios, la especie menos competitiva sea capaz de superar en número de habitantes a la especie dominante del ecosistema produciéndose un cambio cualitativo general en la descripción de éste.

Ahora bien, la aparición de efectos impulsivos hace que para estudiar la estabilidad de los distintos puntos críticos del sistema no sea posible hacer uso del Principio de Estabilidad aplicado en la sección anterior. Inspirándose en distintas publicaciones que abarcan el estudio de la estabilidad de los sistemas diferenciales impulsivos, se aplicará en este caso el método de las desigualdades impulsivas.

En este caso, algo más complejo que en el caso monoespecie, es conveniente introducir los siguientes lemas que fundamentarán el estudio analítico de los criterios de estabilidad. En base a la demostración propuesta por Chen et al. para sistemas impulsivos de carácter general [12], se aplican aquí los siguientes

lemas simplificados para el caso del sistema de ecuaciones diferenciales impulsivas de dos especies que compiten entre sí:

Lema 1. Siendo la función $m \in PC^b[R_+, R]$ (ver nota¹), con puntos de discontinuidad y continua por la izquierda en $t = n\tau_p, n \in \mathbb{N}$, y cumpliéndose

$$\begin{cases} D^+m(t) \leq g(t, m(t)), & t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ m(t)^{C^+} \leq \phi_k(m(t)^{C^+}), & t = n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \end{cases} \quad (51)$$

donde $g \in C[R_+ \times R_+, R]$, $\phi_k \in C[R, R]$ y $\phi_k(u)$ es una función no creciente en u para cada $n \in \mathbb{N}$. Sea además $u_{max}(t)$ la "solución máxima" del sistema de ecuaciones impulsivo escalar definido como

$$\begin{cases} \dot{u}(t) = g(t, u(t)), & t \neq \tau_k, k \in \mathbb{N}, \\ u(\tau_k^+) = \phi_k(u(\tau_k)) \geq 0, & \tau_k > t_0, k \in \mathbb{N}, \\ u(t_0^+) = u_0, \end{cases} \quad (52)$$

existiendo dicha solución en $[t_0, \infty)$, entonces $m(t_0^+) \leq u_0$ implica que $m(t) \leq u_{max}(t), t \geq t_0$. El concepto de "solución máxima" significa que, para cualquier solución $u(t) = u(t, t_0, u_0)$ de (52) existente en el intervalo $[t_0, \infty)$, se cumple

$$u(t) \leq u_{max}(t), \quad t \in [t_0, \infty). \quad (53)$$

Es posible también definir la "solución mínima" de (52), para lo que basta con invertir la desigualdad de (53). Si se quiere más detalle acerca de la demostración de este teorema es posible consultar [7], donde se desarrolla en el capítulo 1.4..

En palabras más sencillas, **este lema afirma que si el valor inicial de la función $m(t)$ es menor al valor inicial de la función $u(t)$ entonces $m(t)$ estará acotado por $u_{max}(t)$ siempre que se cumpla la condición (51)**. Además, si las desigualdades de (51) se invierten y se define $u_{min}(t)$ como la solución mínima de (52) existente en $[t_0, +\infty)$, entonces si se cumple $m(t_0^+) \geq u_0$ se tiene que $m(t) \geq u_{min}(t), t \geq t_0$.

Lema 2. Se considera el siguiente sistema impulsivo

$$\begin{cases} x'(t) = x(t)(a - bx(t)), & t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ x(n\tau_p^+) = rx(n\tau_p), \end{cases} \quad (54)$$

donde $a, b, r > 0$ son constantes positivas y, en nuestro caso, los instantes impulsivos tienen periodo τ_p . Entonces (54) tiene una única solución positiva y periódica si y sólo si se cumple

$$r \cdot \exp\{a \cdot \tau_p\} > 1 \quad (55)$$

¹ PC denota a la clase de funciones continuas por partes de R_+ a R , con discontinuidades del primer tipo sólo en $t = t_k, k = 1, 2, \dots, \infty$.

que equivale a la desigualdad $a \cdot \tau_p + \ln r > 0$, expresión que asemeja a la condición de supervivencia (28). Además, dicha solución es asintóticamente estable globalmente. Al igual que para el lema anterior, la demostración de éste puede consultarse en [7].

Lema 3. Sea $U(t) = (u_1(t), u_2(t))$ una solución cualquiera del sistema (50) de forma que $u_i(0^+) > 0, i = 1, 2$, entonces se puede afirmar que existe una constante positiva α de forma que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} u_i(t) \leq \alpha, i = 1, 2.$$

Una vez introducidos estos lemas, se presentan los teoremas de los que se concluye el análisis de estabilidad. En primer lugar, se demuestra que bajo las condiciones supuestas en el **Teorema 1** se extingue la especie u_2 , para a continuación demostrar que la especie u_1 manifiesta una solución globalmente atractiva.

Teorema 1. Se demuestra que bajo las restricciones

$$\frac{\tau_p + \ln r_1}{\tau_p + \ln r_2} > 0, \quad \frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{1}{\rho_2 a_{21}}, \quad (56)$$

la especie u_2 del sistema (50) tenderá hacia la extinción mientras que la especie u_1 será globalmente atractiva con cualquier solución positiva de una ecuación logística impulsiva. Considerando la segunda desigualdad de (56) se pueden escoger unas constantes positivas γ y η de forma que se garantice la siguiente condición

$$\frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{\eta}{\gamma} \geq \frac{1}{\rho_2 a_{21}}, \quad (57)$$

a partir de la segunda desigualdad se tiene

$$\eta \rho_2 a_{21} - \gamma \geq 0. \quad (58)$$

Por otra parte, es posible definir una constante positiva δ de forma que a partir de la primera desigualdad de se tiene

$$\eta \left(\rho_2 + \frac{1}{\tau_p} \ln(r_2) \right) - \gamma \left(1 + \frac{1}{\tau_p} \ln(r_1) \right) < -\frac{\delta}{\tau_p} < 0. \quad (59)$$

Considerando ahora la ya conocida función de Lyapunov

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left[\ln \frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma} \right] &= \frac{\eta u_2'(t)}{u_2(t)} - \frac{\gamma u_1'(t)}{u_1(t)} \\ &= \eta \rho_2 - \gamma - (\eta \rho_2 a_{21} - \gamma) u_1(t) - \eta \rho_2 u_2(t) \\ &\leq \eta \rho_2 - \gamma, \quad t \neq n \tau_p \end{aligned} \quad (60)$$

y

$$\ln \left[\frac{(u_2^{c+}(n\tau_p))^\eta}{(u_1^{c+}(n\tau_p))^\gamma} \right] = \ln \left[\frac{r_2^\eta}{r_1^\gamma} \right] + \ln \left[\frac{(u_2(n\tau_p))^\eta}{(u_1(n\tau_p))^\gamma} \right], \quad t = n\tau_p. \quad (61)$$

Para cualquier $t \in [\tau_\sigma, \tau_{\sigma+1})$ y $\tau_\sigma \in [n\tau_p, (n+1)\tau_p)$, $n \in N$, integrando ambos lados de (60) sobre los intervalos $[0, \tau_p)$, $[\tau_p, 2\tau_p)$, \dots , $[(n-1)\tau_p, n\tau_p)$ y $[n\tau_p, t)$, respectivamente, y añadiendo los efectos de los n incendios a través de (61) se tiene

$$\begin{aligned} \ln \left[\frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma} \right] - \ln \left[\frac{(u_2(0))^\eta}{(u_1(0))^\gamma} \right] &< \int_0^t (\eta\rho_2 - \gamma) dt + \ln \left[\frac{\prod_{0 < \tau_k < t} (r_2)^\eta}{\prod_{0 < \tau_k < t} (r_1)^\gamma} \right] \\ &= n \int_0^{\tau_p} (\eta\rho_2 - \gamma) dt + n\eta \ln(r_2) - n\gamma \ln(r_1) + \int_{n\tau_p}^t (\eta\rho_2 - \gamma) dt \\ &\quad + \ln \left[\frac{\prod_{n\tau_p < \tau_k < t} (r_2)^\eta}{\prod_{n\tau_p < \tau_k < t} (r_1)^\gamma} \right] \\ &\leq n\eta(\tau_p\rho_2 + \ln(r_2)) - n\gamma(\tau_p + \ln(r_1)) + B \leq -n\delta + B, \end{aligned} \quad (62)$$

donde

$$B = \max_{0 \leq s \leq \tau_p} \left(\int_0^s (\eta\rho_2 - \gamma) dt + \ln \frac{\prod_{0 \leq \tau_k < s} (r_2)^\eta}{\prod_{0 \leq \tau_k < s} (r_1)^\gamma} \right).$$

En palabras más sencillas, integrando ambos lados de la ecuación (60) se consideran los intervalos entre incendios, mientras que para los instantes impulsivos se deben añadir los efectos de los incendios a través de (61).

Es decir, se demuestra que

$$(u_2(t))^\eta \leq (u_1(t))^\gamma \exp(-n\delta + B) \frac{(u_2(0))^\eta}{(u_1(0))^\gamma}, \quad (63)$$

que, acorde al **Lema 3** ($u_1(t)$ se encuentra acotada superiormente), se obtiene $\lim_{t \rightarrow +\infty} u_2(t) = 0$.

Teorema 2. Si se cumplen las condiciones (56) la especie u_1 es permanente, es decir, existe una constante positiva λ de forma que cualquier solución positiva del sistema $(u_1(t), u_2(t))$ satisface

$$\lambda \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} u_1(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} u_1(t) \leq \alpha, \quad (64)$$

donde α viene definida según el **Lema 3**.

En primer lugar, a partir del **Teorema 1** se tiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u_2(t) = 0. \quad (65)$$

Además, a partir de la primera desigualdad de (56) es posible definir una constante positiva ε suficientemente pequeña, y una constante positiva T_1 , de forma que $\tau_p + \ln r_1 - \varepsilon > 0$ y $u_2(t) < \varepsilon$ para $t > T_1$. A partir de las ecuaciones del sistema se tiene

$$\begin{cases} u_1'(t) \geq u_1(t)(1 - u_1(t) - \varepsilon), t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ u_1^{c+}(n\tau_p) = r_1 u_1(n\tau_p). \end{cases} \quad (66)$$

Considerando ahora el siguiente sistema escalar auxiliar

$$\begin{cases} u'(t) = u(t)(1 - u(t) - \varepsilon), t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ u^{c+}(n\tau_p) = r_1 u(n\tau_p), \end{cases} \quad (67)$$

éste posee una única solución periódica $U^*(t)$ que es globalmente asintóticamente estable, según el **Lema 2**. Se tiene según el **Lema 1** que para cualquier constante positiva ε' existen una constante positiva $T_2 > T_1$ de forma que para $t > T_2$,

$$u_1(t) > U^*(t) - \varepsilon',$$

Sea $\lambda = \inf(U^*(t), t)$, y fijando $\varepsilon' \rightarrow 0$, entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} u_1(t) \geq \lambda$, tal y como se quería demostrar.

5.2.2 Jerarquía de competencia imperfecta

En la sección anterior se demostró que, bajo las condiciones (56), la especie u_2 tiende a la extinción mientras que la especie dominante u_1 es permanente. Tal y como se viene comentando a lo largo de este estudio, debido a cómo se define el sistema (50), la especie u_1 se considera un competidor perfecto puesto que no depende de los valores de u_2 en ningún momento, lo que obliga a que las condiciones de supervivencia de la especie u_1 dependan únicamente del periodo de incendios y de su tasa de supervivencia.

No obstante, una situación más realista es la de suponer que la evolución de la especie u_1 dependa de los valores de su competidor inferior

$$\begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - a_{12}u_2 - u_1), \\ \frac{du_2}{d\tau} = \rho_2 u_2(1 - a_{21}u_1 - u_2), \end{cases} \left. \vphantom{\begin{cases} \frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - a_{12}u_2 - u_1), \\ \frac{du_2}{d\tau} = \rho_2 u_2(1 - a_{21}u_1 - u_2), \end{cases}} \right\} \tau \neq n\tau_p, \quad (68)$$

$$u_i^+ = r_i u_i, \quad \tau = n\tau_p.$$

Donde se introduce el término de competencia inversa a_{12} que representa la interferencia de la especie u_2 sobre la u_1 .

En primer lugar, debe hacerse una extrapolación de las conclusiones de los **Teorema 1** y **Teorema 2** a este caso. En el caso del **Teorema 1** el método a seguir es idéntico, tomando ahora las condiciones

$$\frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{a_{12}}{\rho_2}, \quad \frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{1}{\rho_2 a_{21}}, \quad (69)$$

Definiendo ahora unas constantes positivas γ y η que cumplan

$$\begin{aligned}\eta\rho_2 a_{21} - \gamma &\geq 0, \\ \eta - \gamma a_{12} &> 0.\end{aligned}\tag{70}$$

Teniendo en cuenta las ecuaciones del sistema (68), y aplicando las desigualdades de (70)

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt} \left[\ln \frac{(u_2(t))^\eta}{(u_1(t))^\gamma} \right] &= \frac{\eta u_2'(t)}{u_2(t)} - \frac{\gamma u_1'(t)}{u_1(t)} \\ &= \eta\rho_2 - \gamma - (\eta\rho_2 a_{21} - \gamma)u_1(t) - (\eta\rho_2 - \gamma a_{12})u_2(t) \\ &\leq \eta\rho_2 - \gamma, \quad t \neq n\tau_p\end{aligned}\tag{71}$$

y

$$\ln \left[\frac{(u_2^{c^+}(n\tau_p))^\eta}{(u_1^{c^+}(n\tau_p))^\gamma} \right] = \ln \left[\frac{r_2^\eta}{r_1^\gamma} \right] + \ln \left[\frac{(u_2(n\tau_p))^\eta}{(u_1(n\tau_p))^\gamma} \right], \quad t = n\tau_p.\tag{72}$$

Por otra parte, la definición de una constante positiva δ a través de la expresión (59) es válida en este caso. Así pues, las expresiones (62) y (63) siguen siendo válidas para el caso de competencia imperfecta, pudiéndose afirmar que $\lim_{t \rightarrow +\infty} u_2(t) = 0$.

En cuanto al **Teorema 2**, éste es válido también considerando ahora, a través de la definición de las constantes ε y T_1 , que

$$\begin{cases} u_1'(t) \geq u_1(t)(1 - u_1(t) - a_{12}u_2(t) - \varepsilon), t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ u_1^{c^+}(n\tau_p) = r_1 u_1(n\tau_p). \end{cases}\tag{73}$$

Considerando ahora el siguiente sistema escalar auxiliar

$$\begin{cases} u'(t) = u(t)(1 - u(t) - a_{12}u_2(t) - \varepsilon), t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ u^{c^+}(n\tau_p) = r_1 u(n\tau_p), \end{cases}\tag{74}$$

éste posee una única solución periódica $U^*(t)$ que es globalmente asintóticamente estable, según el **Lema 2**. Se tiene según el **Lema 1** que para cualquier constante positiva ε' existen una constante positiva $T_2 > T_1$ de forma que para $t > T_2$,

$$u_1(t) > U^*(t) - \varepsilon',$$

Sea $\lambda = \inf(U^*(t), t)$, y fijando $\varepsilon' \rightarrow 0$, entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} u_1(t) \geq \lambda$, tal y como se quería demostrar.

En este caso, se introduce el siguiente teorema que asegura la supervivencia de la especie u_1 siguiendo una evolución logística:

Teorema 3. Se demuestra que bajo las condiciones

$$\frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{a_{12}}{\rho_2}, \quad \frac{\tau_p + \ln r_1}{\rho_2 \tau_p + \ln r_2} > \frac{1}{\rho_2 a_{21}},\tag{75}$$

la especie u_1 de es globalmente atractiva, es decir, para cualquier solución positiva del sistema $(u_1(t), u_2(t))$ y cualquier solución positiva $u(t)$ del sistema logístico impulsivo

$$\begin{cases} u'(t) = u(t)(1 - u(t)), & t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \\ u^{c+}(n\tau_p) = r_1 u(n\tau_p), & t = n\tau_p, n \in \mathbb{N}, \end{cases} \quad (76)$$

se tiene $\lim_{t \rightarrow \infty} (u_1(t) - u(t)) = 0$.

En primer lugar, recordemos que según el **Teorema 2** existe una constante positiva $T_3 > T_2$, de forma que para todo $t > T_3$ se cumple $u_1(t), u(t) \geq \frac{\lambda}{2}$. Se considera ahora la siguiente función de Lyapunov

$$V(t) = |\ln u_1(t) - \ln u(t)|, \quad (77)$$

para $t > T_3$ y $t \neq n\tau_p, n \in \mathbb{N}$. Calculando la derivada superior derecha de $V(t)$ se tiene

$$\begin{aligned} D^+V(t) &= \operatorname{sgn} \{\ln u_1(t) - \ln u(t)\} \left(\frac{u_1'(t)}{u_1(t)} - \frac{u'(t)}{u(t)} \right) \\ &= \operatorname{sgn} \{\ln u_1(t) - \ln u(t)\} (u(t) - u_1(t)) \\ &\leq -\frac{\lambda}{2} |\ln u_1(t) - \ln u(t)| = -\phi V(t), \end{aligned} \quad (78)$$

siendo $\phi = \frac{\lambda}{2}$. Aplicando el Teorema de desigualdad diferencial y la variación de la fórmula constante de soluciones de ecuaciones diferenciales lineales de primer orden, se tiene

$$V(t) \leq \exp(-\phi(t - T_3))V(T_3), \quad (79)$$

es decir, en el límite $t \rightarrow \infty$ se tiene que $V(t) \rightarrow 0$. De hecho, para cualquier constante positiva ε'' existe una constante positiva T_4 de forma que para $t > T_4$ se tenga $|\exp(-(t - T_3))| < \frac{\varepsilon''}{2(1+|V(T_3)|)}$, por lo que a través de un simple análisis se puede obtener que $|V(t)| < \varepsilon''$, lo que implica que en el límite $t \rightarrow +\infty$ se tiene $u_1(t) - u(t) \rightarrow 0$. Es decir, la especie u_1 es globalmente atractiva.

5.2.3 Incendios estocásticos

Tal y como se procedió en el capítulo 5.1.2, se desarrolla ahora el análisis del caso de incendios estocásticos para dos especies con jerarquía de competencia perfecta. Esta vez, debido a que se trata del caso más realista, se limitará el estudio a los incendios estocásticos dependientes de la biomasa. Para dos especies, la aparición de incendios sigue una distribución probabilística exponencial cuyo valor esperado es inversamente proporcional a la suma de la biomasa de disponible multiplicada por la flamabilidad de cada especie

$$E(\tau_p) = \frac{1}{l_1 u_1 + l_2 u_2}, \quad (80)$$

quedando la distribución de probabilidades para el caso de retroalimentación como

$$P(\tau_p, t) = [l_1 u_1(u_{10}, t) \cdot l_2 u_2(u_{20}, t)] \exp(-[l_1 u_1 + l_2 u_2]t). \quad (81)$$

Este modelo, más complejo que los anteriores analizados en este estudio, complica aún más el análisis de las condiciones de supervivencia y coexistencia. Así pues, con el fin de simplificar el estudio dichas

condiciones para este caso extrayendo a su vez el posible efecto de los incendios estocásticos frente al de los fuegos periódicos, elegimos estudiar el caso límite en el que las condiciones de supervivencia del caso periódico y el estocástico coincidan. Que equivale a fijar, despejando ρ_2 de la ecuación del caso límite de la segunda desigualdad de (56) e introduciendo (28), el siguiente valor para ρ_2 tanto para el caso periódico como para el estocástico

$$\rho_2 = \frac{\ln(r_2)}{\ln(r_1)}. \quad (82)$$

Si se introduce (82) en la segunda desigualdad de (56) y se despeja a_{21} , se llega a que la condición límite para ambos casos es $a_{21} = 1$.

Se ejecutó, haciendo uso de algoritmos escritos en código Python, un análisis de sensibilidad de las condiciones de supervivencia en base a los valores de los parámetros r_1 , r_2 y a_{21} . El método empleado sigue las siguientes etapas, en base a las que se desarrolló el código adjunto en el **ANEXO II**:

- Se define un intervalo de valores de r_1 , r_2 , y en base a ellos se fija ρ_2 con (82). Se selecciona además el rango de valores de a_{21} y para un valor de c_1 fijo se calculan los valores de c_2 , filtrando únicamente aquellos que cumplan $c_2 > 0$. Se fijan además los valores (u_{10}, u_{20}) , l_1 , l_2 y un rango temporal de 100.000 años.
- En base a un esquema Runge-Kutta de 4º orden se estiman las poblaciones de las especies para todo el rango temporal sin considerar los incendios.
- Se calcula la distribución de probabilidades de incendios y se selecciona, a partir de una muestra aleatoria de la misma, el tiempo de retorno de los incendios.
- Se aplica el efecto del fuego para el instante impulsivo calculado y se redefinen las condiciones iniciales como los valores de las poblaciones tras el incendio.
- Se repite el procedimiento hasta estimar la dinámica del ecosistema para el rango temporal definido.
- Se promedian los valores de retorno de incendios y se toma dicho promedio como el periodo de retorno para el caso periódico, donde se repite la metodología empleada aplicando el método Runge-Kutta.
- Se toman los valores de población justo después de los incendios, promediados para el caso estacionario considerando únicamente los últimos 20.000 años.

Las figuras Fig. 12 y Fig. 13 muestran los resultados para el caso periódico y estocástico, respectivamente. Se tomaron, tanto para r_1 como para r_2 , los valores de 0.15, 0.53 y 0.9, mientras que para a_{21} se seleccionaron 20 valores equidistantes en el rango $[0.01, 2]$. Se fijaron los valores de $l_1 = 1/500$ y $l_2 = 1/50$, $c_1 = 0.005$ y $\mathbf{u}_0 = (0.9, 0.9)$. Para el caso periódico, se tomó un tiempo de retorno de los incendios de $\tau_p = 445$ a partir del promedio de los incendios del caso estocástico.

Los resultados muestran que en ambas simulaciones se cumple que la segunda especie se extingue cuando $a_{21} > 1$. Además, mientras que en el caso periódico los valores de u_1 permanecen independientes tanto de a_{21} como de r_2 ya que seguiría una dinámica logística afectándose únicamente por los incendios, en el caso estocástico, ya que los tiempos de retorno del fuego dependen del valor de las poblaciones de ambas especies, se aprecia (sobre todo para el caso $r_1 = 0.90$) cómo para $a_{21} < 1$ el valor de ésta disminuye a favor de la segunda, mientras que para $a_{21} > 1$ sí es capaz de acaparar el área

del ecosistema ya que la segunda se extingue. Cabe mencionar que, debido a la imposición $c_2 > 0$, para valores pequeños de r_1 se tienen únicamente curvas para valores pequeños de r_2 .

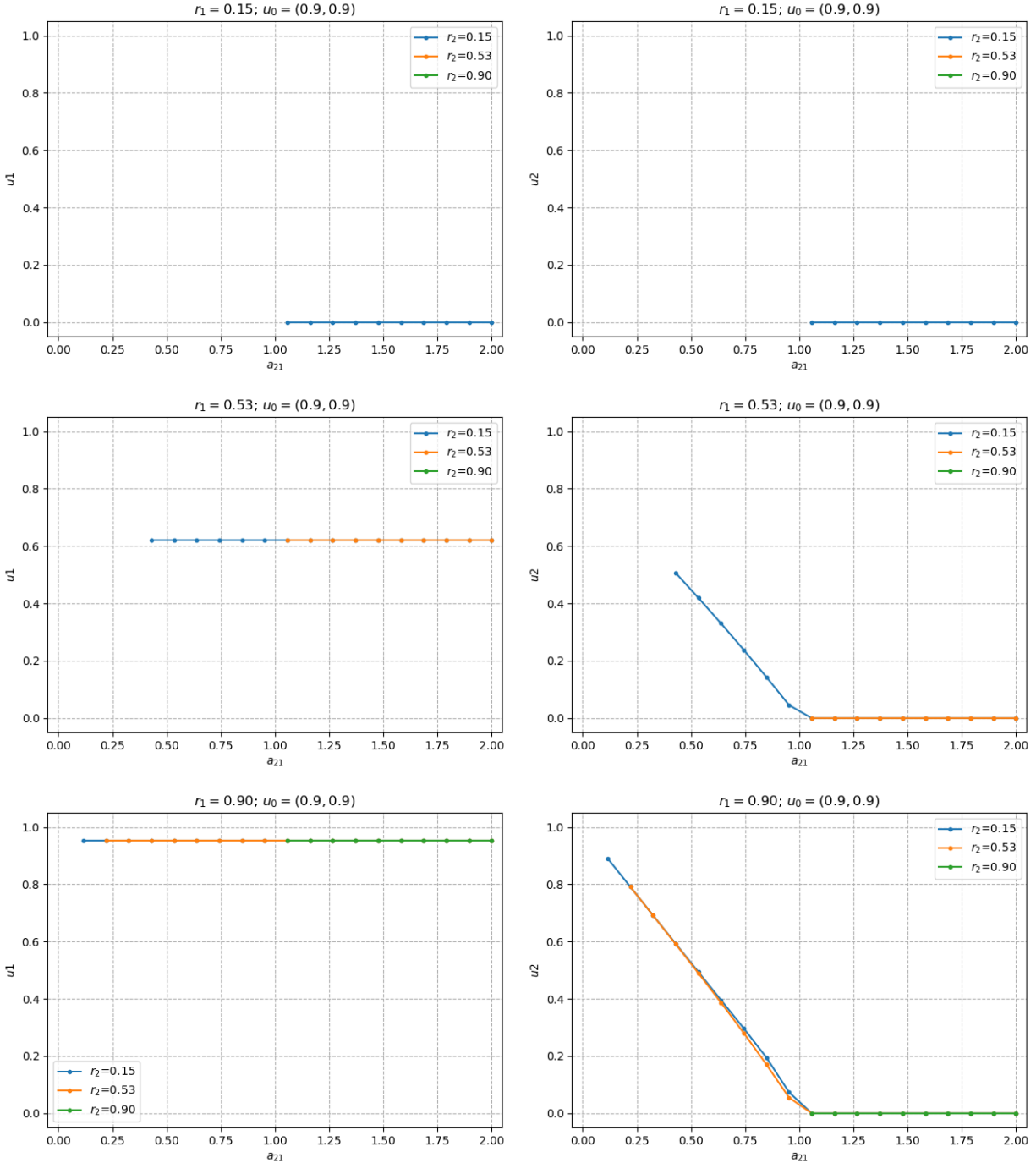


Fig. 12. Valores de u_1 (columna izquierda) y u_2 (columna derecha) para el caso límite $\rho_2 = \ln(r_2)/\ln(r_1)$ y diferentes valores de r_1 , r_2 y a_{21} para el caso de incendios periódicos. De arriba abajo, se tienen $r_1 = 0.15$, $r_1 = 0.53$ y $r_1 = 0.90$, mientras que en cada figura las líneas azul, naranja y verde representan $r_2 = 0.15$, $r_2 = 0.51$ y $r_2 = 0.90$, respectivamente. Nótese que los ejes verticales de la primera fila se multiplican por un factor $1e-54$ y $1e-55$, respectivamente.

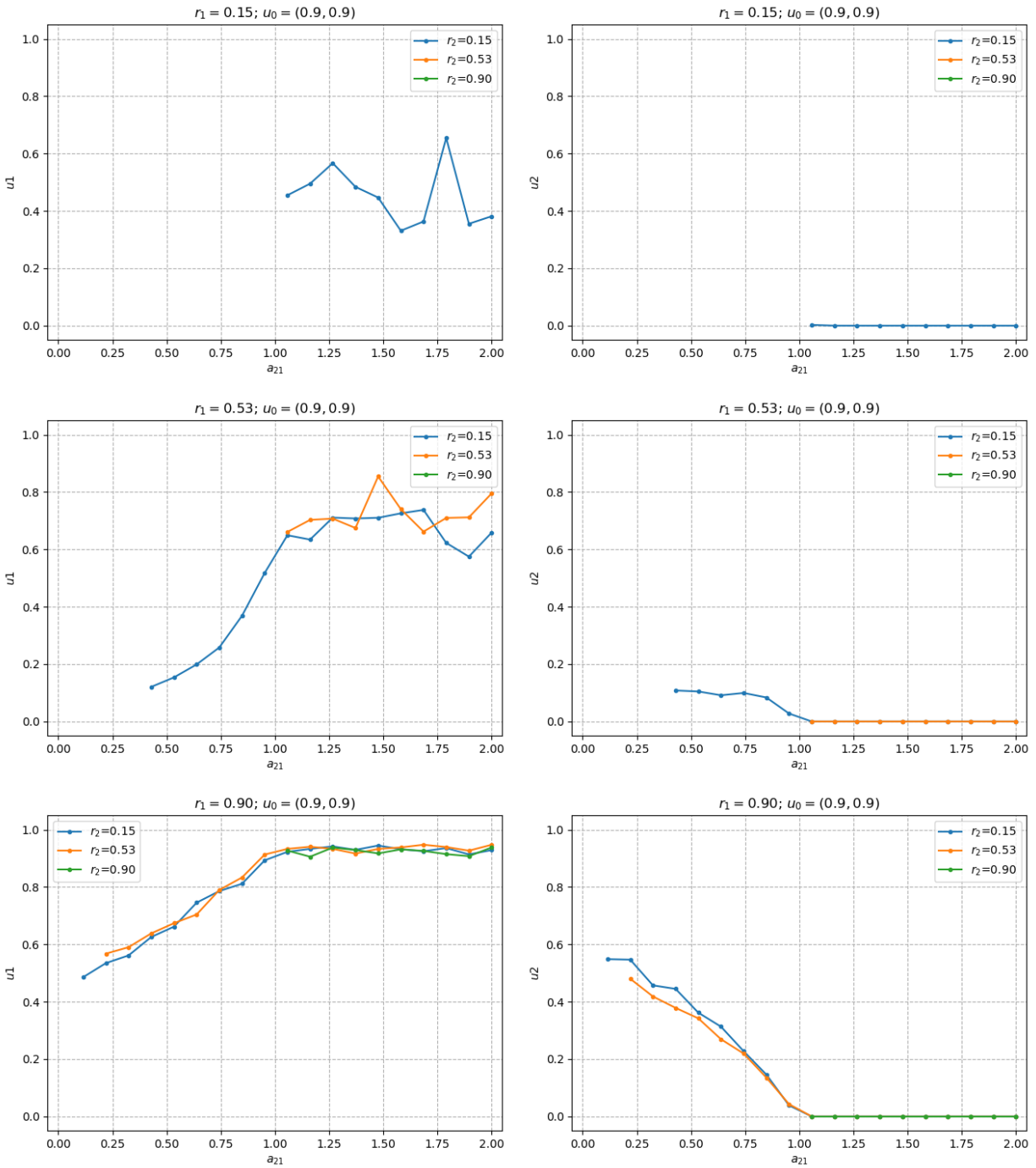


Fig. 13. Valores de u_1 (columna izquierda) y u_2 (columna derecha) para el caso límite $\rho_2 = \ln(r_2)/\ln(r_1)$ y diferentes valores de r_1 , r_2 y a_{21} para el caso de incendios estocásticos. De arriba abajo, se tienen $r_1 = 0.15$, $r_1 = 0.51$ y $r_1 = 0.90$, mientras que en cada figura las líneas azul, naranja y verde representan $r_2 = 0.15$, $r_2 = 0.51$ y $r_2 = 0.90$, respectivamente.

6 CONCLUSIONES

En este trabajo se analizaron las condiciones de supervivencia y coexistencia de las especies vegetales que cohabitan en un ecosistema subdividido jerarquizado modelizado a través de un sistema de ecuaciones diferenciales adimensionalizadas de tipo Lotka-Volterra.

En primer lugar, se analizó el caso de una especie cuya población tiende a ocupar todo el ecosistema siguiendo una evolución logística (capítulo 5.1). Bajo la presencia de incendios periódicos (capítulo 5.1.1), dicha dinámica se ve afectada por los instantes impulsivos, concluyendo el análisis en la condición de supervivencia (28).

A continuación, se consideró el efecto de incendios estocásticos. Considerando el caso de incendios estocásticos sin realimentación, un análisis preliminar concluye que no es sencillo obtener resultados analíticos. En esta línea, es interesante que futuras investigaciones se centren en desarrollar un estudio más detallado del efecto de la estocasticidad. Por otro lado, se consideró un modelo de tiempos de retorno del fuego con una distribución probabilística exponencial cuyo valor esperado es inversamente proporcional a la biomasa disponible multiplicada por un nuevo parámetro definido para cada especie como la flamabilidad l_1 (capítulo 5.1.2.1). En dicho caso, se llevó a cabo un análisis numérico con el fin de estimar los valores promedios de los tiempos de retorno del fuego $E(\tau_p)$ y de la población de la especie $E(u_1)$ en función de los parámetros l_1 y r_1 .

Por otra parte, se estudió el caso de dos especies, para el que se obtuvieron las condiciones de supervivencia de la Tabla 1 aplicando el Principio de Estabilidad Lineal. Dichas condiciones establecen que, en ausencia de incendios, el parámetro a_{21} , definido en (41) base a las tasas de colonización y mortalidad de ambas especies, es la marca de coexistencia de las mismas. El valor límite $a_{21} = 1$ fija la bifurcación de los estados en los que las especies coexisten ($a_{21} < 1$) y en los que, debido a que la capacidad de la primera especie en colonizar las parcelas ocupadas por la segunda predomina sobre la de ésta última en ocupar las parcelas vacías, la segunda especie tiende a la extinción y el competidor superior tiende a invadir todo el ecosistema siguiendo un crecimiento logístico ($a_{21} > 1$).

Considerando el efecto de fuegos periódicos, y aplicando el método de las desigualdades impulsivas, se pudo demostrar que bajo las condiciones (56) la especie u_2 tiende a la extinción mientras que la especie u_1 , si persiste en el sistema, es globalmente atractiva. La adición de incendios en la dinámica del sistema genera nuevas estrategias de competencia para la segunda especie, posibilitando la supervivencia de la especie que mayor tasa de supervivencia muestre frente a los fuegos, tal y como se deduce de las condiciones (56). Asimismo, considerándose un sistema de competencia imperfecta (teniendo en cuenta posibles inferencias de la segunda especie sobre la población de la primera), se concluyó, a través de la aplicación del método de las funciones de Lyapunov, en las condiciones de supervivencia (69). Frente al caso anterior, éste ofrece unas condiciones de supervivencia más suaves para la segunda especie con la introducción del parámetro a_{12} .

Finalmente, se estudió de forma numérica a través de algoritmos escritos en Python el caso límite en el que las condiciones de supervivencia no dependen del tiempo de retorno del fuego, corroborándose tanto en el caso de incendios periódicos como en el de incendios estocásticos que la segunda especie tiende a la extinción para $a_{21} > 1$.

7 REFERENCIAS

- [1] P. Shukla et al., «Technical Summary, 2019. In Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems,» 2019.
- [2] M. Baudena et al., «Increased aridity drives post-fire recovery of Mediterranean forests towards open shrublands,» *New Phytologist*, 2019.
- [3] K. N. Suding y R. J. Hobbs, «Threshold models in restoration and conservation: a developing framework.,» *Trends in Ecology & Evolution*, pp. 271-279, 2009.
- [4] R. Levins, «Some demographic and Genetic Consequences of Enviromental Heterogeneity for Biological Control.,» *Bulletin of Entomology Society America*, 1969.
- [5] D. Tilman, «Competition and biodiversity in spatially structured habitats,» *Ecology*, vol. 75, pp. 2-16, 1994.
- [6] U. Sommer y B. Worm, *Competition and Coexistence*, Berlin: Springer, 2002.
- [7] V. Lakshmikantham, D. D. Bainov y P. S. Simeonov, *Theory of Impulsive Differential Equations*, Singapore: World Scientific, 1989.
- [8] K. E. M. Church y X. Liu, *Bifurcation Theory of Impulsive Dynamical Systems*, Tacoma, USA: Springer, 2021.
- [9] N. Bacaër, *A Short History of Mathematical Population Dynamics*, New York: Springer, 2011.
- [10] C. Li, I. G. W. Corns y R. C. Yang, «Fire frequency and size distribution under natural conditions: a new hypothesis,» *Landscape Ecology*, pp. 533-542, 1999.
- [11] C. Favier et al., «Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity,» *Ecological Modelling*, pp. 85-102, 2004.
- [12] L. Chen, J. Sun, F. Chen y L. Zhao, «Extinction in a Lotka-Volterra competitive system with impulse and the effect of toxic substances,» *Applied Mathematical Modelling*, pp. 2015-2024, 2016.
- [13] M. Baudena et al., «Supplementary Information for the paper "Increased aridity drives post-fire recovery of Mediterranean forests towards open shrublands,» *New Phytologist*, p. Notes S2, 2019.

ANEXO I: CÁLCULO NUMÉRICO DE 1 ESPECIE

```
### LIBRERIAS ###

import numpy as np
np.random.seed(1)
from random import choices
import time
from multiprocessing import Pool, cpu_count

### PARAMETROS DEL SISTEMA ###

c = 0.047
m = 0.0025
b0 = 0.0039
u0 = (b0*c)/(c-m)
fuegos = 100000
rs = np.linspace(0.15,0.9,100) #Valores de r
ls = np.linspace(1./400,1./50,100) #Valores de l
x = np.arange(len(rs))
pairs = [(i, j) for i in x for j in x]
tt = np.arange(0,1000)

### FUNCIONES ###

def u1(u0,t):
    a = np.nan_to_num(np.exp(-t))
    u = 1/(1+(1/u0-1)*a)
    return u

def probt(u0,t,l):
    Tf = 1/(l*u1(u0,t))
    probt = (1/Tf)*np.exp(-(1/Tf)*t)
    nprob = probt/np.sum(probt)
    return nprob

### EJECUCION ###

time0 = time.time()

def parallel(i, j):
    tr = np.zeros(fuegos)
    u = np.zeros(fuegos)
    um = np.zeros(fuegos)
    ui = u0
    for k in range(fuegos):
        t = np.random.choice(tt,p = probt(ui,tt,ls[j]))
        tr[k] = t
        u[k] = u1(ui,t)
        ui = rs[i]*u[k]
        um[k] = ui
    tf = np.mean(tr[int(fuegos*0.8):])
    uf = np.mean(u[int(fuegos*0.8):])
    ufm = np.mean(um[int(fuegos*0.8):])
    tvar = np.var(tr[int(fuegos*0.8):])
    uvar = np.var(u[int(fuegos*0.8):])
```

```
    umvar = np.var(um[int(fuegos*0.8):])
    return tf, uf, ufm, tvar, uvar, umvar

number_of_cores = cpu_count()
pool = Pool(number_of_cores)
results = pool.starmap(parallel, pairs)

### EXPORTACION DE CSV ###

np.savetxt("results.csv", results, delimiter = ",")
print("--- %s seconds ---" % (time.time() - time0))
```

ANEXO II: CÁLCULO NUMÉRICO DE 2 ESPECIES

```
### IMPORTACION DE LIBRERIAS ###

import numpy as np
np.random.seed(1) # Se fija la semilla para gen. num. aleat.
import time

### PARAMETROS FIJOS DEL SISTEMA ###

# --- TIMES --- #
maxT = 100000 # Years
h = 1/365
times = np.arange(0,maxT)

#-- LV PARAMETERS --#

u0 = np.array([0.9, 0.9])

# CASO rho = np.log(r2)/np.log(r1)
rs = np.linspace(0.15, 0.9, 3)
rhos = [np.log(r2)/np.log(r1) for r1 in rs for r2 in rs]
a21s = np.linspace(0.01, 2, 20)
l = np.array([1/500, 1/50])
c1 = 0.005
c2s = [r*(c1*a21)-c1 for r in rhos for a21 in a21s]

pairs = [(u0, np.log(r2)/np.log(r1), a21, np.array([r1, r2]))\
         for r1 in rs for r2 in rs for a21 in a21s]

### FUNCIONES ###

# Sistema LV:

def LV(u, rho, a21):
    du = np.empty(2)
    du[0] = u[0]*(1-u[0])
    du[1] = rho*u[1]*(1-u[1]-a21*u[0])
    return du

# Esquema de integracion RK4:

def rk4(y, rho, a21, f, h):
    k1 = f(y, rho, a21)
    y1 = y + 0.5 * k1 * h
    k2 = f(y1, rho, a21)
    y2 = y + 0.5 * k2 * h
    k3 = f(y2, rho, a21)
    y3 = y + k3 * h
    k4 = f(y3, rho, a21)
    yout = y + h*(k1 + 2*k2 + 2*k3 + k4) / 6
    return yout
```

```

# Distribucion de probabilidad de los periodos de incendios:

def probt(u, l, times):
    Tf = 1 /np.dot(l, u)
    prob = (1 / Tf) * np.exp(-(1 / Tf) * times)
    nprob = prob / np.sum(prob)
    return nprob

# Dinamica del sistema:

def dyn(u0, rho, a21):
    u = np.zeros([2, len(times)])
    for i in times:
        u0 = rk4(u0, rho, a21, LV, h) # Integracion numerica del sist
        u[:,i] = u0
    return u

# Dinamica de incendios:

def par_run(u0, rho, a21, r):
    tr = []
    um = []
    ur = np.zeros((2, len(times)))
    i = 0
    t = 0
    while (i+t) < len(times):
        u = dyn(u0, rho, a21)
        prob = probt(u, l, times)
        t = np.random.choice(times, p=prob)
        #t = 445 # Incendios periodicos
        if (i+t) < len(times):
            ur[:,i:i+t] = u[:,t:]
            u0 = r*u[:,t-1]
            i += t
        # Solo se promedia el ultimo 20%
        if (i+t) >= int(maxT*0.8):
            um.append(u[:,t-1])
            tr.append(t)
    ur[:,i:] = u[:,len(times)-i:]
    return tr, um, ur.tolist()

### EJECUCION ###

time0 = time.time()
ts_mean = []
ts_std = []
umas = []
umas_std = []
for i, pair in enumerate(pairs):
    results = par_run(*pair)
    ts_mean.append(np.mean(np.array(results[0])))
    ts_std.append(np.std(np.array(results[0])))

    umas.append(np.mean(np.array(results[1]), axis = 0))
    umas_std.append(np.std(np.array(results[1]), axis = 0))

results = np.column_stack((ts_mean, ts_std, umas, umas_std))

```

```
### EXPORTACION DE CSV ###
```

```
np.savetxt("results_rho_lim_rand.csv", results)  
print("--- %s seconds ---" % (time.time() - time0))
```