



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

MODELO PRESA – DEPREDADOR
CON BIFURCACIÓN DE HOPF

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

M A T E M Á T I C O

P R E S E N T A :

ERICK YASSER MARTÍNEZ SERRANO



TUTOR: DR.PANAYIOTIS PANAYOTAROS

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos.

**A mis padres, por todo su apoyo y esfuerzo que desde siempre me han dado.
Gracias por todo.**

A mis hermanos y a mi familia, por apoyarme.

**A mi asesor Dr. Panayiotis Panayotaros, por toda la invaluable ayuda y
paciencia que ha tenido durante el desarrollo de esta tesis.**

**A la Dra. Catherine García Reimbert, por su ayuda para poder iniciar
con esta tesis y por sus invaluable consejos para continuar adelante.**

**A mis sinodales, por el tiempo que se tomaron para revisar esta tesis y
por sus valiosos comentarios que me sirvieron para mejorar la tesis.**

Y a todo el Sagrev.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del Alumno

Martínez
Serrano
Erick Yasser
21574900
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Matemáticas
092234220

2. Datos del tutor

Dr.
Panayiotis
Panayotaros

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Catherine
García
Reimbert

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María de Lourdes
Esteva
Peralta

5. Datos del sinodal 3

Dra.
María del Carmen
Jorge y Jorge

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Gustavo
Cruz
Pacheco

7. Datos del trabajo escrito.

Modelo Presa - Depredador con Bifurcación de Hopf
68 p
2006

Modelo Presa – Depredador con
Bifurcación de Hopf

Erick Yasser Martínez Serrano

20 de Octubre del 2006

Contenido

Introducción	5
1. Bifurcación de Hopf	7
1.1 Conceptos básicos sobre puntos fijos y estabilidad	7
1.2 Cambios de variables y formas normales	13
1.3 La bifurcación de Hopf en \mathbb{R}^2	19
1.4 La bifurcación de Hopf en \mathbb{R}^n	30
1.5 Las condiciones de Routh-Hurwitz	33
2. Modelo Presa – Depredador con efecto de emigración	35
2.1 El modelo básico	35
2.2 La paradoja de enriquecimiento	39
3. Puntos de equilibrio y su estabilidad	49
3.1 Propiedades básicas del modelo	49
3.2 Análisis de puntos fijos	51
3.3 Estabilidad lineal de los equilibrios	55
3.4 Análisis de la Bifurcación de Hopf	60
3.5 Conclusiones	67
3.6 Bibliografía	68

Introducción

En esta tesis se estudia un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias que modelan la interacción entre una especie depredadora y una especie de presa que se mueve entre dos hábitats. El modelo, propuesto por Khan, Balakrishnan y Wake [KBW] se inspira en el ecosistema del Serengueti, y en especial en la interacción entre herbívoros grandes como los ñus y sus depredadores. En estos ecosistemas los herbívoros grandes emigran periódicamente cruzando el Serengueti, buscando las zonas donde se encuentren los mejores pastizales. Los depredadores siguen a las presas. Se observa también que los herbívoros grandes se defienden mejor cuando están en rebaños grandes, y esto hace que el depredador caze con más eficiencia en las poblaciones reunidas en rebaños pequeños. El modelo que usamos para describir estos efectos se presenta en el capítulo 2 de la tesis.

Las cuestiones básicas que examinamos en esta tesis se refieren a la existencia y estabilidad de equilibrios del sistema. Estos equilibrios incluyen casos en donde el depredador se extingue, aunque los equilibrios más interesantes corresponden a poblaciones no triviales para todas las especies. Otro problema que abordamos es el de la existencia y estabilidad de órbitas periódicas. Estas soluciones representan oscilaciones entre las poblaciones, y en el modelo que estudiamos estas soluciones se bifurcan en puntos fijos. Estos problemas son también relacionados con el debate (o controversia) sobre la llamada “paradoja del enriquecimiento”, señalada por Rosenzweig (vease [Rs]). En este fenómeno, se observa que en algunos sistemas de presa-depredador, el aumento de la capacidad del ambiente de soportar la presa (o “enriquecimiento” del hábitat) puede provocar la desestabilización de un equilibrio estable, y en algunos casos la extinción de ambas especies. Esta sugerencia ha provocado algunas controversias que aclaramos en el capítulo 2. La idea es que en la mayoría de los ejemplos, y en el modelo que estamos estudiando, el aumento de la capacidad del ambiente de soportar la presa desestabiliza el equilibrio, pero resulta en la aparición de una órbita periódica estable.

En el análisis del modelo en el capítulo 3, encontramos dos casos de equilibrios no triviales. El primer caso representa un equilibrio en donde el depredador se extingue. Encontramos que este punto fijo es estable para un rango de parámetros, que se desestabiliza cuando aumentamos el parámetro de capacidad de

soporte del hábitat, (esto va en contra de la idea de la paradoja del enriquecimiento) y si el parámetro de porcentaje neto de presas en uno de los hábitats es menor que una constante positiva. En el segundo caso de equilibrio que estudiamos todas las poblaciones tienen valores positivos. Encontramos rangos de los parámetros donde este tipo de equilibrios son linealmente estables. También encontramos un rango en que el equilibrio es inestable y determinamos un umbral en donde el equilibrio se bifurca hacia una órbita periódica. El análisis utiliza la teoría de la bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^n , pero no determina la estabilidad de la órbita periódica. Esta cuestión se examina numéricamente, y encontramos que la órbita periódica que bifurca del equilibrio del segundo caso es estable.

El análisis del sistema utiliza herramientas de la teoría básica de sistemas dinámicos, y especialmente de la teoría de la bifurcación de Hopf. La teoría se presenta en el capítulo 1. Presentamos en detalle los argumentos cruciales de la teoría de la bifurcación de Hopf en el plano, utilizando el método de formas normales. También presentamos algunos resultados sobre la bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^n .

La bifurcación de Hopf

0.1. Conceptos básicos sobre puntos fijos y estabilidad

Uno de los temas centrales de esta tesis es el escenario en donde el enriquecimiento del hábitat de la presa hace que el equilibrio entre las poblaciones se vuelva inestable y que el sistema presa-depredador entre en un régimen de oscilación estable. En el modelo que hemos analizado esta transición corresponde a una bifurcación de Hopf. En este capítulo presentamos los elementos de la teoría de la bifurcación de Hopf. En particular, discutimos los conceptos de continuación y bifurcación de puntos fijos y el teorema de Hopf (o Hopf-Andronov). También presentaremos el criterio de Routh-Hurwitz.

Sea la función $f : \mathbf{R}^n \times \mathbf{R}^m \rightarrow \mathbf{R}^n$, $x \in \mathbf{R}^n$, $\mu \in \mathbf{R}^m$ y el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad (1)$$

en \mathbf{R}^n . La variable es $x \in \mathbf{R}^n$, y el vector $\mu \in \mathbf{R}^m$ representa los m parámetros de la ecuación. En los modelos de dinámica de poblaciones los componentes del vector x típicamente representan el número de individuos de cada una de las especies que interactúan, aunque en nuestro modelo utilizamos dos componentes distintos para poblaciones de la misma especie que viven en dos hábitats distintos.

Notamos también que la función f en (1.1) define un *campo vectorial* en \mathbf{R}^n , denotado como X (i.e. en esta notación la dependencia en los parámetros no se hace explícita). En general, supongamos que tenemos un conjunto abierto $A \subseteq \mathbf{R}^n$, entonces un campo vectorial sobre A es una función $X : A \rightarrow \mathbf{R}^n$ que asigna a cada punto x en A un vector $X(x)$. En forma de componentes X está dada por

$$X(x) = (X^1(x), \dots, X^n(x))$$

donde $x \in A$ y $X^i : A \rightarrow \mathbf{R}$, $i = 1, \dots, n$, son las funciones correspondientes de X . Un sistema de ecuaciones diferenciales, define un campo vectorial y viceversa: Si X es un campo vectorial sobre A , el sistema correspondiente de ecuaciones

diferenciales es $\dot{x} = X(x)$ (con la notación $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$), i.e. las soluciones del sistema son curvas $x(t)$ cuyo vector tangente \dot{x} en $x(t)$ es el vector $X(x(t))$.

Ejemplo. Sea $X : \mathbf{R}^2 \rightarrow \mathbf{R}^2$ el campo vectorial dado por

$$X(x_1, x_2) = (x_1x_2, x_1 + x_1^3x_2^4)$$

Las dos funciones componentes son

$$X^1(x_1, x_2) = x_1x_2, \quad X^2(x_1, x_2) = (x_1 + x_1^3x_2^4)$$

y el sistema de ecuaciones diferenciales asociado a X es

$$\dot{x}_1 = x_1x_2, \quad \dot{x}_2 = x_1 + x_1^3x_2^4.$$

Dado un sistema $\dot{x} = f(x)$ y el campo vectorial correspondiente en \mathbf{R}^n , existen criterios generales para determinar la existencia de soluciones. Notamos que una solución $x(t)$ del sistema, definida para t en un intervalo, define también una curva parametrizada en \mathbf{R}^n , llamada *curva integral* del sistema o campo vectorial. El vector tangente de cada curva integral en un punto $x(t)$ es por definición el vector $X(x(t))$. Para enunciar el teorema básico sobre existencia de soluciones primero definimos lo siguiente

Definición 0.1. Sea $\|\cdot\|$ la norma Euclídeana en \mathbf{R}^n y $E \subset \mathbf{R}^n$ un conjunto abierto. Una función $g : E \rightarrow \mathbf{R}^n$ es Lipschitz en E si existe $C > 0$ tal que

$$\|g(x) - g(y)\| < C\|x - y\|, \quad \forall x, y \in E$$

Notamos que la propiedad de ser Lipschitz implica continuidad. También la definición puede usar otras normas en \mathbf{R}^n . Dado que todas las normas en \mathbf{R}^n son equivalentes, se puede checar que una función que es Lipschitz en la norma Euclídeana es también Lipschitz en cualquier otra norma.

Teorema 0.1. Sean $E \subset \mathbf{R}^n$ un conjunto abierto, y una función $f : E \rightarrow \mathbf{R}^n$ que es Lipschitz en E . Sea también el sistema $\dot{x} = f(x)$ y un punto inicial $x_0 \in E$. Entonces existe un $\epsilon > 0$ y una solución $x(t)$ del sistema que está definida para $t \in (-\epsilon, \epsilon)$ y que satisface la condición inicial $x(0) = x_0$.

La demostración se encuentra en casi todos los libros sobre ecuaciones diferenciales ordinarias, vease e.g. [Rb].

Sea entonces $x(t; x_0)$ la única solución $x(t)$ del teorema de existencia local que satisface $x(0) = x_0$. La variable t está definida en un intervalo $(-\epsilon, \epsilon)$ y podemos escoger un $\epsilon > 0$ que sea independiente de x_0 para x_0 en un abierto $U \subset E$. Así, para cada $t \in (-\epsilon, \epsilon)$, definimos la función $\phi_t : E \rightarrow \mathbf{R}^n$ por $\phi_t(x_0) = x(t; x_0)$. La función ϕ_t se llama *flujo (local) del sistema*

Notamos que el teorema anterior es un teorema “local” en el sentido de que la existencia de la solución se garantiza para $t \in (-\epsilon, \epsilon)$. Es importante en muchos problemas saber que el intervalo de existencia se puede extender para

$t \in \mathbf{R}$, o por lo menos para cada $t \geq 0$. No existen teoremas generales sobre esta existencia “global” de soluciones, y también se pueden construir ejemplos en donde las soluciones solo existan para intervalos finitos.

En nuestro estudio de sistemas de poblaciones nos interesan algunas soluciones de un tipo especial, como puntos fijos y órbitas periódicas (definidas en la siguiente sección).

Definición 0.2. *Un equilibrio (o punto fijo) del sistema $\dot{x} = f(x)$ en \mathbf{R}^n es un $x_0 \in \mathbf{R}^n$ que satisface la ecuación*

$$f(x_0) = 0. \quad (2)$$

Algunas de las cuestiones importantes son (i) como depende el punto fijo de los parámetros, (ii) la estabilidad del punto fijo, i.e. como evolucionan condiciones iniciales cerca del punto fijo, y (iii) como depende la estabilidad de los parámetros.

Para empezar a entender estas preguntas estudiamos la derivada de f en el punto fijo. En particular, sea (x_0, μ_0) una solución de (1.1), y $Df(x_0, \mu_0)$ la derivada (i.e. matriz Jacobiana) de f respecto a las variables x , evaluada en (x_0, μ_0) . Notamos que $Df(x_0, \mu_0)$ es una matriz $n \times n$. En lo que sigue vamos a suponer siempre que $Df(x_0, y_0)$ existe y es continua en un conjunto abierto alrededor de (x_0, y_0) . Recordemos la siguiente definición.

Definición 0.3. *Sean $E \subset \mathbf{R}^n$ abierto, y $g : E \rightarrow \mathbf{R}^m$. La función g se llama C^r ($r \geq 0$) en E si las derivadas de orden $k \leq r$*

$$\frac{\partial^k g_i}{\partial x_{j_1} \dots \partial x_{j_n}}, \quad \text{con } j_1 + \dots + j_n = k$$

de las componentes de g_i , $i = 1, \dots, m$ existen y son continuas en E .

La misma definición se usa para campos vectoriales: usamos la identificación de campos vectoriales X en $E \subset \mathbf{R}^n$ con funciones $f : E \rightarrow \mathbf{R}^n$.

Primero consideramos el problema de la dependencia de un punto fijo de los parámetros. Observamos que el teorema de la función implícita nos da una condición que garantiza que la ecuación (1.1) con un valor del parámetro cerca de y_0 también tiene un punto fijo cerca de x_0 .

Teorema 0.2. *Supongamos que $f : \mathbf{R}^n \times \mathbf{R}^m \rightarrow \mathbf{R}^n$, y que existe un $(x_0, y_0) \in \mathbf{R}^n \times \mathbf{R}^m$ que satisface*

$$f(x_0, y_0) = 0. \quad (3)$$

Supongamos además que g es C^r , $r \geq 1$, en una vecindad abierta $E \subset \mathbf{R}^n \times \mathbf{R}^m$ de (x_0, y_0) y que la derivada $D_1 f(x_0, y_0)$ de f respecto a x en (x_0, y_0) es invertible. Entonces existe una vecindad U de y_0 y una función única $h : U \rightarrow \mathbf{R}^n$ tal que

$$f(h(y), y) = 0, \quad \forall y \in U. \quad (4)$$

Además la función h es C^r en U .

La demostración se encuentra en e.g. [Rb]. Entonces si conocemos una solución x_0 para una ecuación $f(x, y) = 0$ para cierto valor fijo y_0 de los parámetros y la matriz jacobiana de la ecuación es invertible en x_0 , entonces existen soluciones para valores cercanos de los parámetros.

En el caso especial en donde tenemos solo un parámetro $\mu \in \mathbf{R}$ y un punto fijo $f(x_0, \mu_0) = 0$, $x_0 \in \mathbf{R}^n$, con $D_1 f(x_0, \mu_0)$ invertible, existe un $\epsilon > 0$ y una curva única $h(\mu_0 - \epsilon, \mu_0 + \epsilon) \rightarrow \mathbf{R}^n$ con $h(\mu_0) = x_0$ tal que $h(\mu)$ satisface

$$f(h(\mu), \mu) = 0, \quad \forall \mu \in (\mu_0 - \epsilon, \mu_0 + \epsilon). \quad (5)$$

En otras palabras $x = h(\mu)$ es una solución del sistema cerca de $\mu = \mu_0$.

Dado que en las aplicaciones que nos interesan la función f es normalmente C^r , $r \geq 1$ en todo el dominio de las variables y de los parámetros, el teorema deja de ser aplicable en puntos fijos y valores de parámetros (x_0, y_0) para los cuales la matriz Jacobiana $D_1 f(x_0, y_0)$ es singular. En estos puntos uno puede en general esperar que la solución no pueda continuar para parámetros y cercanos a y_0 , o que la continuación no sea única. Vemos algunos ejemplos sencillos.

Ejemplo. Sea el sistema

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad \text{con} \quad f(x, \mu) = \mu x - x^3$$

en la línea con el parámetro $\mu \in \mathbf{R}$. Resolviendo la ecuación $f(x, \mu) = 0$ tenemos los siguientes puntos fijos

$$x = 0, \quad \text{para} \quad \mu < 0$$

y

$$x = 0, \quad x = \pm\sqrt{\mu}, \quad \text{para} \quad \mu \geq 0.$$

Entonces vemos que cuando el parámetro μ aumenta pasando por el valor $\mu = 0$, entonces aparecen dos puntos fijos más. Observamos que en el punto fijo $x = 0$ tenemos $D_1 f(0, \mu) = \mu$. Del teorema de la función implícita, para cada $\mu = \mu_0 \neq 0$ existe una única solución $x = h(\mu)$ definida para $\mu \in (\mu_0 - \epsilon, \mu_0 + \epsilon)$ que satisface $h(\mu_0) = 0$. Observamos que $h(\mu) = 0, \forall \mu \in (\mu_0 - \epsilon, \mu_0 + \epsilon)$. En el caso $\mu = \mu_0 = 0$, tenemos $D_1 f(0, \mu_0) = 0$, y el teorema no se aplica. En este caso vemos que el número de soluciones cambia y que no podemos tener una función $h(\mu)$ única con $h(0) = 0$ y $f(h(\mu), \mu)$ para $\mu \in (-\epsilon, \epsilon)$.

Ejemplo. Sea el sistema

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad \text{con} \quad f(x, \mu) = \mu - x^2$$

en la línea con el parámetro $\mu \in \mathbf{R}$. Resolviendo la ecuación $f(x, \mu) = 0$ tenemos los puntos fijos

$$x = \pm\sqrt{\mu} \quad \text{para} \quad \mu \geq 0.$$

Para $\mu < 0$ no hay puntos fijos. Sean ahora los puntos fijos $x_{\pm} = \pm\sqrt{\mu}$, con $\mu \geq 0$. Sea $\mu_0 > 0$. Tenemos que $D_1 f(x_{\pm}(\mu), \mu) = -2\sqrt{\mu_0} \neq 0$. Del teorema

de la función implícita existe una curva única $h(\mu)$, $\mu \in (\mu_0 - \epsilon, \mu_0 + \epsilon)$, de puntos fijos con $h_+(\mu_0) = x_+(\mu_0)$. Claramente esta curva coincide con $x_+(\mu)$. (De la misma manera, el teorema se aplica a las soluciones $x_-(\mu)$.) Para $\mu = 0$ tenemos el punto fijo $x = 0$, para el cual $Df(0, 0) = 0$. El teorema de la función implícita no se aplica. En este caso vemos que para $\mu < 0$ no hay soluciones, y para $\mu > 0$ aparecen dos soluciones distintas.

Antes de estudiar estos fenómenos notamos que la derivada en un punto fijo también contiene información sobre el comportamiento de las soluciones con condiciones iniciales cercanas al punto. Para caracterizar el comportamiento utilizaremos la siguiente noción de *estabilidad asintótica*.

Definición 0.4. Sean la función $g : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ y $z_0 \in \mathbf{R}^n$ un punto fijo de la ecuación diferencial ordinaria $\dot{z} = g(z)$. Decimos que z_0 es *asintóticamente estable* si existe una vecindad U de z_0 para la cual, cada solución $z_w(t)$ de $\dot{z} = g(z)$ con condición inicial $w \in U$ satisface

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|z_w(t) - z_0\| = 0$$

donde $\|\cdot\|$ es la norma euclídeana en \mathbf{R}^n .

Esta definición captura la situación en donde todas las soluciones con condiciones iniciales en un conjunto abierto alrededor de z_0 eventualmente van a z_0 cuando $t \rightarrow +\infty$. Notamos que la definición no especifica el conjunto U , e.g. puede ser muy pequeño. Además, es posible definir otros tipos de estabilidad para un punto fijo, e.g. para casos en donde las trayectorias que empiezan cerca de z_0 que van a z_0 eventualmente pero tampoco se alejan de z_0 .

Un criterio para la estabilidad asintótica de un punto fijo es el siguiente (vease e.g. [Rb])

Proposición 0.3. Sea z_0 un punto fijo del sistema $\dot{z} = g(z)$ en \mathbf{R}^n (con la notación de la Definición 1.1). Sea $L = Dg(z_0)$ la derivada de g en z_0 . Si todos los valores propios de L tienen parte real estrictamente negativa entonces z_0 es *asintóticamente estable*.

En otras palabras, una condición suficiente para la estabilidad de z_0 es que el espectro $\sigma(L)$ de L (i.e. el conjunto de los valores propios de L) esté en el semiplano izquierdo (abierto) del plano de los complejos. En el caso donde L tiene por lo menos un valor propio con parte real estrictamente positiva decimos que z_0 es *linealmente inestable*.

Veamos algunos ejemplos que indican el uso de la noción de estabilidad asintótica.

Ejemplo. Sea el sistema

$$\dot{x} = Ax$$

en \mathbf{R}^n donde A es una matriz $n \times n$ con las siguientes propiedades: (i) A es diagonalizable sobre \mathbf{C} , es decir, existen matrices $n \times n$ complejas M y Λ tales

que Λ es diagonal y $A = M\Lambda M^{-1}$, y (ii) los valores propios de A tienen parte real negativa. Notamos que los valores propios de A son los elementos diagonales de Λ . Usamos entonces la notación $\lambda_j = \Lambda_{jj}$, $j = 1, \dots, n$. Sea ahora el cambio de variables

$$x = My.$$

Entonces,

$$\begin{aligned} \dot{x} = M\dot{y} &\iff Ax = M\dot{y} \iff AMy = M\dot{y} \iff \dot{y} = M^{-1}AMy \\ &\iff \dot{y} = \Lambda y. \end{aligned}$$

Denotando la componente j de $y \in \mathbf{R}^n$ por y_j tenemos entonces que

$$y_j(t) = e^{t\lambda_j} y_j(0), \quad j = 1, \dots, n$$

y dado que $\operatorname{Re}\lambda_j < 0$, $j = 1, \dots, n$, todas las componentes de la solución decaen a cero cuando $t \rightarrow \infty$, y entonces

$$\|y(t)\| \rightarrow 0, \quad \text{para } t \rightarrow \infty.$$

En este caso el origen es un punto fijo asintóticamente estable.

Ejemplo. Sea la ecuación de segundo orden

$$\ddot{y} = -\omega^2 y, \quad \text{con } \omega \in \mathbf{R}, \quad \omega \neq 0$$

(el oscilador armónico). Definiendo $x_1 = y$, $x_2 = \dot{y}$, la ecuación anterior es equivalente al sistema

$$\dot{x}_1 = x_2, \quad \dot{x}_2 = -\omega^2 x_1.$$

El único punto fijo es el origen $x_1 = x_2 = 0$. Observamos que

$$\frac{d}{dt}(\omega^2 x_1^2 + x_2^2) = 2(\omega^2 x_1 \dot{x}_1 + x_2 \dot{x}_2) = 2(\omega^2 x_1 x_2 - \omega^2 x_2 x_1) = 0.$$

Entonces las soluciones del sistema permanecen en las elipses

$$\omega^2 x_1^2 + x_2^2 = c^2, \quad c \geq 0$$

para cada $t \in \mathbf{R}$. Para condiciones iniciales fuera del origen tenemos $c > 0$ y el origen no pertenece a la elipse correspondiente. El origen entonces no es un punto fijo asintóticamente estable dado que las trayectorias cercanas no van al origen. Al mismo tiempo las órbitas del sistema tampoco se alejan del origen.

Otro concepto importante, es el de un punto fijo *hiperbólico*.

Definición 0.5. Sea x_0 un punto fijo del sistema $\dot{x} = f(x)$ en \mathbf{R}^n , donde f es C^1 en una vecindad abierta de x_0 . El punto x_0 se llama un punto fijo hiperbólico si la parte real de todos los valores propios de la matriz $Df(x_0)$ son distintas de cero.

En el primer ejemplo el origen es un punto fijo hipérbolico. En el segundo ejemplo el origen no es un punto fijo hipérbolico: checamos que los valores propios de la matriz son $\pm i\omega$. Notamos que un punto fijo hipérbolico puede ser asintóticamente estable o inestable. Eso dependerá de la parte real de los valores propios de la linealización. La propiedad importante de un punto fijo hipérbolico es que la parte lineal (la linealización alrededor del punto fijo) determina en forma cualitativa el comportamiento en una vecindad del punto fijo, aun con la presencia de términos no lineales.

Teorema 0.4. *Sea $x_0 = 0$ un punto fijo hipérbolico del sistema $\dot{x} = f(x)$ en \mathbf{R}^n , con $f \in C^1$ en una vecindad abierta E de x_0 . Entonces existe un conjunto abierto $U \subset E$ y un homomorfismo $h : U \rightarrow U$ tal que $\phi_t(h(x)) = h(e^{tA}x)$, para cada $x \in U$ y t que satisfacen $e^{tA}x \in U$.*

Este es el teorema de Hartman-Grobman (vease [H], [Rb]). El teorema dice que existe un cambio de variables continuo, definido en una vecindad del punto fijo, tal que en las nuevas variables el sistema se convierte en su linealización alrededor del punto fijo. En comparación, si el punto fijo no es hipérbolico, la parte lineal no siempre determina el comportamiento cerca del punto fijo, y uno tiene que estudiar también los términos no lineales. Enseguida presentamos uno de los métodos más útiles para analizar la influencia de los términos no lineales.

0.2. Cambios de variables y formas normales

Una herramienta general para estudiar el comportamiento de un sistema alrededor de un punto fijo, especialmente la influencia de los términos no lineales, es el método de las formas normales. El método se basa en una manera sistemática de cambiar variables cerca de un punto fijo de un campo vectorial. En muchas situaciones, estos cambios de variables simplifican el sistema y nos permiten entender su comportamiento fácilmente. Este método se usará en la siguiente sección para entender la bifurcación de Hopf. Aquí presentamos algunas de las ideas básicas. Estas se encuentran en varios libros sobre sistemas dinámicos, e.g. [M], [W], [Gh].

Nos interesa estudiar el comportamiento en la vecindad de un punto fijo x_0 de un sistema $\dot{x} = F(x)$ en \mathbf{R}^n donde $F : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ es C^r , $r > 1$. Podemos suponer que $x_0 = 0$ (i.e. cambiando variables por una translación si es necesario) y que el sistema entonces tenga la forma

$$\dot{x} = F(x) = Ax + f(x) \quad (6)$$

con

$$A = DF(0) \quad (7)$$

la linealización de F en $x = 0$.

Sea $H : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ un difeomorfismo C^r , $r \geq 1$, con

$$H(0) = 0 \quad (8)$$

y definamos la nueva variable $y \in \mathbf{R}^n$ por

$$x = H(y). \quad (9)$$

La suposición (1.9) dice que el cambio de variables no cambia el origen. De (1.6)-(1.9) tenemos

$$\dot{x} = [DH(y)]\dot{y} \iff Ax + f(x) = [DH(y)]\dot{y} \iff \quad (10)$$

$$[DH(y)]\dot{y} = AH(y) + f(H(y)) \iff \quad (11)$$

$$\dot{y} = [DH(y)]^{-1} (AH(y) + f(H(y))). \quad (12)$$

De la suposición que H es un difeomorfismo C^r , $r \geq 1$, la matriz $[DH(y)]$ esta bien definida y es no singular, para cada $y \in \mathbf{R}^n$. Esta expresión es válida para cada $y \in \mathbf{R}^n$. Además, alrededor del punto fijo $y = 0$ de (1.12) podemos simplificarla. Este punto se explica en la siguiente proposición.

Proposición 0.5. *Sean el sistema (1.6) y $H : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ un difeomorfismo. Supongamos que $H(0) = 0$ y que H es C^r , $r \geq 2$, cerca del origen. Sea además el cambio de variables $x = H(y)$. Entonces, para x en una vecindad del origen, el sistema (1.6) es equivalente a*

$$\dot{y} = [DH(0)]^{-1} A [DH(0)]y + \tilde{f}(y) \quad (13)$$

con

$$\|f(y)\| \leq C\|y\|^2 \quad (14)$$

y $C > 0$ una constante ($\|\cdot\|$ es la norma Euclidiana).

Demostración: De la suposición sobre H y el teorema de Taylor tenemos

$$H(y) = H(0) + [DH(0)]y + \tilde{H}(y), \quad \text{con } \|\tilde{H}(y)\| \leq C\|y\|^2 \quad (15)$$

para y suficientemente cerca de $y = 0$. Además, la función \tilde{H} es C^r , $r \geq 1$, cerca del origen, y entonces podemos escribir

$$DH(y) = [DH(0)] + D\tilde{H}(y) = [DH(0)] \left(I + [DH(0)]^{-1} D\tilde{H}(y) \right), \quad (16)$$

con I la matriz de identidad. Sea ahora M una matriz real $n \times n$, y definamos la norma $\|\cdot\|_0$ para matrices $n \times n$ por

$$\|M\|_0 = \sup_{\|v\|=1} \|Mv\| \quad (17)$$

Recordemos que si I, M son matrices $n \times n$, con I la matriz identidad, y $\|M\|_0 < 1$, entonces la matriz $I + M$ es invertible y

$$(I + M)^{-1} = I - M + M^2 + \dots \quad (18)$$

Notemos también que si A, B son matrices $n \times n$, entonces

$$\|AB\|_0 \leq \|A\|_0 \|B\|_0. \quad (19)$$

Dado que la función $D\tilde{H}$ es C^r , $r \geq 1$, cerca del origen tenemos

$$\|DH(y)v\| \leq C\|y\| \rightarrow 0, \quad \text{cuando } y \rightarrow 0, \quad (20)$$

$\forall v$ tal que $\|v\| = 1$. La constante C depende de v , pero el conjunto de los vectores v es compacto y podemos escoger una constante C que no dependa de v . Entonces,

$$\|[DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y)\|_0 \leq C\|y\|, \quad \text{cuando } \|y\| \rightarrow 0, \quad (21)$$

y la matriz $I + [DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y)$ es invertible con

$$\left(I + [DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y)\right)^{-1} = I - [DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y) + O(y^2). \quad (22)$$

De (1.16) tenemos, que para $\|y\| \rightarrow 0$,

$$[DH(y)]^{-1} = \left(I + [DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y)\right)^{-1} [DH(0)]^{-1}, \quad (23)$$

y usando (1.22) y (1.23), la ecuación (1.12) se puede escribir como

$$\dot{y} = \left(I + [DH(0)]^{-1}D\tilde{H}(y)\right)^{-1} [DH(0)]^{-1} (AH(y) + f(H(y))) \iff (24)$$

$$\dot{y} = ([DH(0)]^{-1} + O(y)) (ADH(0)y + O(y^2)) \iff (25)$$

$$\dot{y} = [DH(0)]^{-1}A[DH(0)]y + O(y^2), \quad (26)$$

para $\|y\|$ suficientemente cerca de $y = 0$.

El cálculo en la demostración de la proposición indica una manera explícita de invertir la matriz $DH(y)$ en (1.12) usando expansiones. Notamos que estas expansiones son validas solo para x, y cerca del origen. También hemos demostrado que cualquier cambio de variable que preserve un punto fijo y que es lo suficientemente diferenciable solo cambia la parte lineal del sistema por una transformación de similitud. Entonces el espectro de la linealización y las propiedades de estabilidad lineal del sistema no cambian: son invariantes bajo difeomorfismos (que preservan el punto fijo).

La idea que surge de lo anterior es tratar de simplificar la parte no lineal de un sistema alrededor de un punto fijo usando cambios de variables. Para ver como funcionan estos, escribimos el sistema (1.6) en la forma

$$\dot{x} = Ax + f_2(x) + f_3(x) + \dots, \quad x \in \mathbf{R}^n \quad (27)$$

donde cada componente de $f_j : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ es un polinomio homogéneo de grado j en las variables $x = [x_1, \dots, x_n] \in \mathbf{R}^n$. El sistema tiene un punto fijo en $x = 0$, además la forma (1.27) de (1.6) puede pensarse como la expansión de Taylor alrededor del origen de un sistema general con suficientes derivadas en una vecindad de cero, i.e. para $F \in C^r$ la serie en (1.27) contiene r términos f_j (hasta f_r) más el término remanente.

Trataremos ahora de eliminar primero los términos cuadráticos f_2 usando un cambio de variables. Sea una función $h_2 : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ tal que cada uno de sus componentes es un polinomio homogéneo de grado 2 (en las variables y_1, \dots, y_n) y definamos la nueva variable y por

$$x = y + h_2(y) \quad (28)$$

Notamos que para $y = 0 \iff x = 0$ y que para y cerca del origen (1.28) define un difeomorfismo C^∞ . Del cálculo en la demostración de la Proposición 1.5 este cambio de variables no va a cambiar la parte lineal. Además, calculamos

$$\dot{x} = \dot{y} + [Dh_2(y)]\dot{y} \iff \quad (29)$$

$$(I + [Dh_2(y)])\dot{y} = A(y + h_2(y)) + f_2(y + h_2(y)) + \dots \quad (30)$$

La matriz $[Dh_2(y)]$ es lineal en y , y

$$\|[Dh_2(y)]\|_0 \rightarrow 0, \quad \text{cuando } y \rightarrow 0.$$

Entonces, cerca del origen, la matriz $I + [Dh_2(y)]$ es invertible y tenemos

$$\dot{y} = (I + [Dh_2(y)])^{-1} \cdot \quad (31)$$

$$(Ay + Ah_2(y) + f_2(y) + [Df_2(y)]h_2(y) + f_3(y) + O(y^4)) \iff$$

$$\dot{y} = (I - [Dh_2(y)] + [Dh_2(y)]^2 + O(y^3)) \cdot \quad (32)$$

$$(Ay + Ah_2(y) + f_2(y) + [Df_2(y)]h_2(y) + f_3(y) + O(y^4))$$

donde también hemos expandido los polinomios f_2, f_3 , etc. alrededor de y . Calculando el producto tenemos entonces

$$\begin{aligned} \dot{y} = & Ay + Ah_2(y) - Dh_2(y)Ay + f_2(y) + [Df_2(y)]h_2(y) \quad (33) \\ & + f_3(y) - [Dh_2(y)]Ah_2(y) - [Dh_2(y)]f_2(y) \\ & + [Dh_2(2)]^2 Ay + O(y^4). \end{aligned}$$

Aquí hemos indicado los términos lineales, cuadráticos, y cúbicos. La expresión $O(y^4)$ denota términos de orden mayor que 4. Los términos cuadráticos son

$$Ah_2(y) - Dh_2(y)Ay + f_2(y)$$

y la idea es escoger h_2 para que

$$Ah_2(y) - Dh_2(y)Ay + f_2(y) = 0.$$

Esta es la ecuación *homológica*. En el caso que tal h_2 exista, el nuevo sistema solo tendrá términos cúbicos y de orden más alto. Además, denotando los términos cúbicos en y en (1.33) por \tilde{f}_3 , tenemos

$$\begin{aligned} \tilde{f}_3 = & [Df_2(y)]h_2(y) + f_3(y) - [Dh_2(y)]Ah_2(y) \quad (34) \\ & - [Dh_2(y)]f_2(y) + [Dh_2(2)]^2 Ay \end{aligned}$$

y el sistema (1.33) tiene la forma

$$\dot{y} = Ay + \tilde{f}_3 + O(y^4). \quad (35)$$

Podemos además tratar de iterar el procedimiento, definiendo un nuevo cambio de variables $y = z + h_3(z)$ donde los componentes de $h_3 : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ son polinomios homogéneos de grado 3 (en las variables z_1, \dots, z_n). En general la ecuación homológica para h_2 no tiene solución pero podemos siempre escoger h_2 (cuadrática) y una función $\bar{f}_2 : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ cuadrática (i.e. cuyos componentes son polinomios homogéneos de grado 2) que satisfacen

$$Ah_2(y) - Dh_2(y)Ay + f_2(y) = \bar{f}_2 \quad (36)$$

y que además es más sencilla que la parte cuadrática original f_2 en un sentido que definiremos precisamente más adelante. Entonces, en general, la ecuación en la nueva variable y será

$$\dot{y} = Ay + \bar{f}_2 + \tilde{f}_3 + O(y^4). \quad (37)$$

Para ver cómo iterar el procedimiento consideramos la ecuación

$$\dot{x} = Ax + \bar{f}_2(x) + \dots + \bar{f}_{r-1}(x) + f_r(x) + O(y^{r+1}), \quad x \in \mathbf{R}^n, \quad r \geq 3 \quad (38)$$

donde cada componente de los f_j y \bar{f}_i es un polinomio homogéneo de grado j e i respectivamente en las variables $x = [x_1, \dots, x_n] \in \mathbf{R}^n$. Usamos también la notación

$$\bar{N}_{r-1} = \bar{f}_2(x) + \dots + \bar{f}_{r-1}(x). \quad (39)$$

Queremos ahora simplificar f_r usando el cambio de variables definido por

$$x = y + h_r(y) \quad (40)$$

donde cada componente de $h_r : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ es un polinomio homogéneo de grado r en las variables y_1, \dots, y_n . Calculamos

$$(I + [Dh_r(y)])\dot{y} = A(y + h_r(y)) + \quad (41)$$

$$\bar{N}_{r-1}(y + h_r(y)) + f_r(y + h_r(y)) + O(y^{r+1}) \iff$$

$$\dot{y} = (I - [Dh_r(y)] + O(y^{r+1})) \cdot \quad (42)$$

$$(Ay + \bar{N}_{r-1} + Ah_r(y) - Dh_r(y)Ay + f_r + O(y^{r+1})).$$

Aquí hemos usado expansiones de Taylor alrededor de y y que $r \geq 3$. Los términos que son homogéneos de grado r son

$$Ah_r(y) - Dh_r(y)Ay + f_r,$$

entonces para eliminar estos términos h_r tiene que satisfacer

$$Ah_r(y) - Dh_r(y)Ay + f_r = 0. \quad (43)$$

Esta es la ecuación *homológica* para términos de grado r . Notamos que tiene la misma estructura que la ecuación homológica para h_2 . Además el cambio de variables (1.40) no afecta la parte \bar{N}_{r-1} de grado $r-1$, i.e. los términos de menor grado. Entonces cada paso de la iteración trata de simplificar términos de orden más alto, dejando los términos simplificados sin cambio.

Como en el primer paso de la iteración, la ecuación homológica (1.43) no siempre tiene solución. Lo que podemos hacer siempre es escoger h_r y una función $\bar{f}_r : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ homogénea de grado r (i.e. cuyos componentes son polinomios homogéneos de grado r) que satisfacen

$$Ah_r(y) - Dh_r(y)Ay + f_r(y) = \bar{f}_r \quad (44)$$

y que además es más sencilla que f_r (la definición de \bar{f}_r y el sentido en que esta es más sencilla que f_r se darán enseguida). Entonces, en general, la ecuación en la nueva variable y será

$$\dot{y} = Ay + \bar{N}_{r-1} + \bar{f}_r + O(y^{r+1}), \quad (45)$$

i.e. definiendo \bar{N}_r por

$$\bar{N}_r = \bar{N}_{r-1} + \bar{f}_r \quad (46)$$

e iteramos tratando de eliminar o simplificar los términos que son homogéneos y de orden $r+1$. En (1.45) estos términos están incluidos en la expresión $O(y^{r+1})$.

Examinamos ahora la ecuación homológica y definimos los \bar{f}_r de arriba. Consideremos primero el conjunto \mathbf{Y}_r^n de funciones $f : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ cuyos componentes son polinomios homogéneos de grado r de las n variables reales y_1, \dots, y_n . Definiendo la adición y el producto escalar en la manera natural en \mathbf{Y}_r^n (i.e. por componentes), \mathbf{Y}_r^n es un espacio vectorial real. Sean $\hat{e}_j, j = 1, \dots, n$ los vectores de la base estándar en \mathbf{R}^n . Es fácil checar que el conjunto de los elementos

$$(y_1^{k_1} \dots y_n^{k_n})\hat{e}_j, \quad [k_1, \dots, k_n] \in \mathbf{Z}^r, \quad k_1 + \dots + k_n = r, \quad j \in \{1, \dots, n\} \quad (47)$$

de \mathbf{Y}_r^n forma una base para \mathbf{Y}_r^n . Sea además $h_r(y) \in \mathbf{Y}_r^n$, y A una matriz real $n \times n$. Definimos la función $L_A : \mathbf{Y}_r^n \rightarrow \mathbf{Y}_r^n$ por

$$L_A(h_r(y)) = Dh_r(y)Ay - Ah_r(y). \quad (48)$$

Es fácil checar las siguientes propiedades básicas de la función L_A .

Proposición 0.6. *Sea A una matriz real $n \times n$, y la función L_A definida anteriormente. Entonces (i) $L_A(h_r(y)) \in \mathbf{Y}_r^n, \forall h_r(y) \in \mathbf{Y}_r^n$, y (ii) L_A es una transformación lineal*

De (1.43) y (1.48) la ecuación homológica es entonces

$$L_A(h_r(y)) = f_r(y), \quad \text{con } f_r(y) \in \mathbf{Y}_r^n. \quad (49)$$

Dado que h_r, f_r son elementos de Y_r^n , i.e. vectores, y que L_A es un operador lineal en Y_r^n la ecuación homológica (1.49) solo tiene solución para $f_r(y)$ en el rango $\mathcal{R}(L_A)$ del operador L_A . En general, dada una matriz A podemos escoger un subespacio \mathbf{V} de Y_r^n para que

$$Y_r^n = \mathcal{R}(L_A) \oplus \mathbf{V}. \quad (50)$$

Con esta elección de \mathbf{V} , cada $f_r \in Y_r^n$ tiene una descomposición única

$$f_r(y) = \tilde{f}_r(y) + \bar{f}_r(y), \quad \text{con } \tilde{f}_r(y) \in \mathcal{R}(L_A), \quad \bar{f}_r(y) \in \mathbf{V}. \quad (51)$$

Además, dados A y \mathbf{V} , y cualquier $f_r(y) \in Y_r^n$ podemos siempre escoger $h_r(y) \in Y_r^n$ para que

$$L_A(h_r(y)) = \bar{f}_r(y). \quad (52)$$

con $\bar{f}_r(y) \in \mathbf{V}$. La parte $\bar{f}_r(y)$ se llama la parte resonante de $f_r(y)$ (respecto a \mathcal{V}). Notamos desde luego que el subespacio \mathbf{V} no es único. Una posibilidad es definir \mathbf{V} por $\mathbf{V} = \mathcal{N}(L_A^T)$, el núcleo del operador transpuesto de L_A . En el caso de A semisencilla (i.e. diagonalizable sobre los complejos) podemos escoger $\mathbf{V} = \mathcal{N}(L_A)$, el núcleo de L_A .

0.3. La bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^2

Considerando el caso uniparamétrico, fijando el parámetro $\mu = \mu_0$, y comparando las condiciones para continuación de un punto fijo vemos que un punto fijo x_0 de una matriz jacobiana con espectro en el semiplano estrictamente negativo no solo es asintóticamente estable sino también se puede continuar únicamente para valores de parámetros cercanos a μ_0 . Si aumentando el valor del parámetro μ encontramos un $\mu_1 > \mu_0$ para el cual la matriz jacobiana tiene un valor propio con parte real cero, la estabilidad del punto fijo puede cambiar para $\mu > \mu_1$. Notamos que en tal caso el teorema de la función implícita no garantiza la persistencia del punto fijo para $\mu > \mu_1$. Pero aún en el caso que este persista, el retrato del espacio fase cerca del punto fijo puede cambiar drásticamente. Estos cambios abruptos en el retrato fase local debido a un cambio en un parámetro se llaman (informalmente) bifurcaciones. Aquí estudiaremos con más detalle una de las bifurcaciones más básicas, la bifurcación de Hopf.

Para ver el fenómeno básico examinemos primero un ejemplo en donde la parte lineal cambia de un sumidero espiral a una fuente. Más adelante veremos que este ejemplo describe un fenómeno que ocurre bajo condiciones bastante generales.

Ejemplo básico. Sea el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\omega^2 y + x(\mu - x^2 - y^2) \\ \dot{y} &= x + y(\mu - x^2 - y^2) \end{aligned} \quad (53)$$

con $\omega \in \mathbf{R}$, $\omega \neq 0$. El parámetro μ es real.

Podemos checar que el único punto de equilibrio es el origen $(x, y) = (0, 0)$, para cada valor real del parámetro μ . Primero examinamos la linealización alrededor del origen. La matriz jacobiana, evaluada en el punto de equilibrio es

$$\mathcal{A} = Df(0, 0, \mu) = \begin{bmatrix} \mu & -\omega^2 \\ 1 & \mu \end{bmatrix} \quad (54)$$

Ahora encontremos los valores propios de esta matriz para saber como es su estabilidad

$$\det(\mathcal{A} - \lambda I) = \begin{vmatrix} \mu - \lambda & -\omega^2 \\ 1 & \mu - \lambda \end{vmatrix} = (\mu - \lambda)^2 + \omega^2 = 0 \quad (55)$$

$$\Rightarrow (\mu - \lambda)^2 = -\omega^2 \Rightarrow \mu - \lambda = \pm i\omega. \quad (56)$$

Tenemos entonces que los valores propios son

$$\lambda = \mu \pm i\omega \quad (57)$$

y el sistema linealizado tiene el siguiente comportamiento:

Si $\mu < 0$, la parte real de los valores propios es negativa. Entonces el plano fase es un sumidero espiral en el origen. También el origen es un punto fijo asintóticamente estable.

Si $\mu = 0$, entonces $Df(0, 0, 0)$ tiene un par de valores propios imaginarios puros, i.e, de la forma $\lambda = \pm i\omega$, con ω real y no igual a cero. El plano fase para este caso es un centro en el punto de equilibrio.

Por último, el caso en que $\mu > 0$ los valores propios tienen parte real positiva por lo tanto tenemos en el origen una fuente espiral.

Esto es solo el comportamiento de la parte lineal. En este ejemplo podemos entender el comportamiento del sistema completo usando coordenadas polares. Sean entonces las coordenadas polares radio ρ , y ángulo θ definidas por

$$\rho = \sqrt{x^2 + y^2}, \quad \theta = \tan^{-1} \frac{y}{x}. \quad (58)$$

Entonces el sistema (1.53) tiene la forma polar

$$\dot{\rho} = \rho(\mu - \rho^2), \quad \dot{\theta} = \omega \quad (59)$$

La segunda ecuación es independiente de la evolución del radio ρ y describe una rotación con velocidad constante. En particular, la solución de una condición inicial ρ_0, θ_0 es $\theta = \omega t + \theta_0$. Notamos también que la primera ecuación tiene un punto de equilibrio en $\rho = 0$ para todo valor de μ (esta propiedad se ve

inmediatamente también con la forma original del sistema). Para condiciones iniciales más generales el comportamiento de ρ depende del parámetro μ .

Si $\mu < 0$ la primera ecuación tiene solo un punto de equilibrio, $\rho = 0$. Notamos además que

$$\dot{\rho} = \rho(\mu - \rho^2) < 0, \quad \forall \rho > 0.$$

Entonces, para cada condición inicial el radio disminuye hasta que $\rho(t) \rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$. El plano fase se verá como un sumidero espiral en el origen. Notamos que el origen aquí es un punto fijo asintóticamente estable. Esto sigue también de la Proposición 1.3, dado que en el análisis anterior los valores propios de la linealización tienen parte real negativa.

Si $\mu = 0$, la primera ecuación tiene solo un punto de equilibrio, $\rho = 0$. Además

$$\dot{\rho} = -\rho^3 < 0, \quad \forall \rho > 0.$$

Entonces, para cada condición inicial el radio disminuye hasta que $\rho(t) \rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$. El plano fase se verá como un sumidero espiral en el origen. Además el origen aquí es un punto fijo asintóticamente estable, aunque aquí no podemos aplicar la Proposición 1.3, dado que del análisis anterior los valores propios de la linealización tienen parte real cero.

Si $\mu > 0$, la primera ecuación tiene dos puntos de equilibrio, $\rho = 0$, y $\rho = \sqrt{\mu}$. El segundo punto corresponde a la trayectoria

$$\rho(t) = \sqrt{\mu}, \quad \theta = \omega t + \theta_0, \quad t \in \mathbf{R}$$

en el plano fase. Esta trayectoria es un círculo y representa un nuevo tipo de solución especial (*órbita periódica*) que examinamos en términos más generales adelante. Sea ahora una condición inicial ρ_0, θ_0 en el espacio fase. Vemos que

$$\dot{\rho} = \rho(\mu - \rho^2) > 0, \quad \forall 0 < \rho < \sqrt{\mu},$$

entonces el radio de las trayectorias que parten de una condición inicial ρ_0 , con $0 < \rho_0 < \sqrt{\mu}$ aumenta hasta que $\rho(t) \rightarrow \sqrt{\mu}$ para $t \rightarrow \infty$. Al mismo tiempo,

$$\dot{\rho} = \rho(\mu - \rho^2) < 0, \quad \forall \rho > \sqrt{\mu},$$

entonces el radio de las trayectorias que parten de una condición inicial ρ_0 , con $\rho_0 > \sqrt{\mu}$ disminuye hasta que $\rho(t) \rightarrow \sqrt{\mu}$ para $t \rightarrow \infty$. Entonces, para cada condición inicial ρ_0, θ_0 tenemos que

$$\rho(t) \rightarrow \sqrt{\mu}, \quad \text{para } t \rightarrow \infty,$$

y dado que $\theta = \omega t + \theta_0$, todas las trayectorias se acercan a un círculo con radio $\sqrt{\mu}$.

En resumen, cuando el parámetro μ aumenta y pasa por $\mu = 0$ la parte real de los valores propios de la linealización se vuelve positiva y aparece una órbita

periódica que “atrae” a todas las órbitas en el espacio fase (esta órbita también se llama *ciclo límite*). Además el origen es un punto fijo inestable. Se puede mostrar que todo ciclo límite en el plano debe encerrar al menos un punto de equilibrio.

La observación importante es que este comportamiento se observa en sistemas con términos no lineales más generales, e.g. con términos cuadráticos en x, y . El fenómeno de la aparición de una órbita periódica cuando un par de valores propios de la linealización se vuelven inestables (y tienen parte imaginaria no trivial) es conocido como bifurcación de Hopf. Las condiciones precisas para este fenómeno se dan por el teorema de bifurcación de Hopf que examinamos enseguida. Primero presentamos algunas definiciones básicas sobre órbitas periódicas.

Definición 0.6. Sea $\dot{x} = f(x)$ un sistema en \mathbf{R}^n , con f Lipschitz. Una solución $x_1(t)$ del sistema, definida para cada $t \in \mathbf{R}$, y para la cual existe $T > 0$ tal que

$$x_1(t+T) = x_1(t), \quad \forall t \in \mathbf{R}. \quad (60)$$

Supongamos además que T es el mínimo real positivo con la propiedad anterior. Entonces $x_1(t)$ es una órbita periódica del sistema con período T

Ejemplo. La órbita $\rho(t) = \sqrt{\mu}$, $\theta(t) = \omega t + \theta_0$ es una órbita periódica en el ejemplo básico anterior.

Entonces una órbita periódica es una trayectoria que regresa a cada uno de sus puntos después de un tiempo $T > 0$. La condición $T > 0$ distingue este tipo de órbitas de los puntos fijos. Además, la trayectoria regresa en múltiplos enteros del período T . La órbitas periódicas se llaman también círculos invariantes. Es fácil mostrar que el conjunto de los puntos que pertenecen a una órbita periódica es un círculo. Notamos que los puntos fijos y las órbitas periódicas son ejemplos de *conjuntos invariantes* de un sistema.

Definición 0.7. Sea un sistema $\dot{x} = f(x)$ en \mathbf{R}^n con f Lipschitz. Un conjunto $U \subset \mathbf{R}^n$ es un conjunto invariante del sistema si para cada $x_0 \in U$ la trayectoria del sistema $x(t)$ que pasa por x_0 satisface $x(t) \in U$, para cada t (en que este definida).

La condición de f Lipschitz garantiza que las soluciones son únicas. Algunas de las nociones de estabilidad que fueron usadas para puntos fijos también tienen sentido para órbitas periódicas y cualquier tipo de conjunto invariante. La pregunta básica es el comportamiento de trayectorias que parten de las condiciones iniciales cercanas a un conjunto invariante. Una noción que es semejante a la noción de la estabilidad asintótica de un punto fijo es la siguiente.

Definición 0.8. Sea $x \in \mathbf{R}^n$ y un conjunto $U \subset \mathbf{R}^n$. Definimos la distancia $dist(x, U)$ entre x y U por

$$dist(x, U) = \inf_{y \in U} \|x - y\|, \quad (61)$$

donde $\|\cdot\|$ es la norma euclidiana en \mathbf{R}^n .

Definición 0.9. Sea un sistema $\dot{x} = f(x)$ en \mathbf{R}^n con f localmente Lipschitz, y $U \subset \mathbf{R}^n$ un conjunto invariante del sistema. Decimos que U es asintóticamente estable si existe una vecindad abierta V de U tal que cada trayectoria $x(t)$ con condición inicial $X_0 \in V$ satisface

$$\text{dist}(x(t), U) \rightarrow 0, \quad \text{cuando } t \rightarrow +\infty. \quad (62)$$

Ejemplo. La órbita periódica $\rho(t) = \sqrt{\mu}$, $\theta(t) = \omega t + \theta_0$ en el ejemplo básico es asintóticamente estable.

Formulamos ahora el problema más general que nos dirige al teorema de bifurcación de Hopf en el plano. La idea es considerar un sistema cuya parte lineal alrededor de un punto fijo tiene dos valores propios complejos conjugados con parte real que cambia su signo para cierto valor del parámetro.

Sistema general: Sea $\mathbf{x} = [x_1, x_2] \in \mathbf{R}^2$ y consideremos el sistema

$$\dot{\mathbf{x}} = F_\mu(\mathbf{x}) = A_\mu \mathbf{x} + \tilde{f}(\mathbf{x}), \quad \mu \in \mathbf{R} \quad (63)$$

en el plano, donde A_μ es una matriz 2×2 que depende del parámetro μ . Suponemos lo siguiente.

Suposición I. Para cada $\mu \in \mathbf{R}$, la función $F_\mu : \mathbf{R}^2 \rightarrow \mathbf{R}^2$ es C^∞ en una vecindad abierta U del origen y satisface

$$F_\mu(0) = 0, \quad DF_\mu(0) = A_\mu, \quad (64)$$

i.e. A_μ es la parte lineal de la expansión de Taylor de F alrededor del origen.

Suposición II. La matriz A_μ es

$$A_\mu = \begin{bmatrix} a_\mu & -b_\mu \\ b_\mu & a_\mu \end{bmatrix} \quad (65)$$

con a_μ, b_μ reales que dependen de manera C^∞ del parámetro μ . Además existe un parámetro real μ_0 tal que, alrededor de μ_0 tenemos

$$a_\mu = a_1(\mu - \mu_0) + a_2(\mu - \mu_0)^2 + \dots, \quad a_1 \neq 0, \quad (66)$$

$$b_\mu = \omega + b_1(\mu - \mu_0) + \dots, \quad \omega \neq 0. \quad (67)$$

El problema es entender el comportamiento de las soluciones con condiciones iniciales cerca del origen para μ cerca de μ_0 . Antes de analizar el sistema examinamos las suposiciones.

Primero, por el teorema de Taylor, sabemos que, para μ cerca de μ_0 , los a_μ y b_μ pueden expandirse en potencias de $\epsilon = \mu - \mu_0$. La suposición I es entonces equivalente a

$$a_\mu(\mu_0) = 0, \quad a'_\mu(\mu_0) = a_1 \neq 0, \quad b_\mu(\mu_0) = \omega \neq 0. \quad (68)$$

Lo importante es el espectro de A_μ para $\epsilon = \mu - \mu_0$ cerca de cero. Tenemos

$$\det(A_\mu - \lambda I) = (a_\mu - \lambda)^2 + b_\mu^2 = 0 \quad (69)$$

$$\iff \lambda = a_\mu \pm ib_\mu. \quad (70)$$

Entonces

$$\operatorname{Re}(\lambda) = \epsilon a_1 + O(\epsilon^2), \quad \operatorname{Im}(\lambda) = \omega + O(\epsilon) \quad (71)$$

i.e. cerca de $\epsilon = 0$ la parte real cambia su signo, y la parte imaginaria se mantiene cerca de $\omega \neq 0$. En el ejemplo básico teníamos el caso especial $\mu_0 = 0$ y $a_1 = 1 > 0$. Para $a_1 > 0$ ($a_1 < 0$) el punto fijo se vuelve inestable (estable) cuando $\epsilon = \mu - \mu_0$ se hace positivo.

También, de la suposición I y el teorema de Taylor podemos escribir f como una suma de términos cuadráticos, cúbicos, de orden cuarto, etc., en las variables x_1, x_2 . En particular, escribimos

$$\tilde{f}(\mathbf{x}) = \tilde{f}_2(\mathbf{x}) + \tilde{f}_3(\mathbf{x}) + \dots \quad (72)$$

donde cada componente de \tilde{f}_n , $n \geq 2$, es un polinomio homogéneo de grado n en x_1, x_2 , i.e.

$$\tilde{f}_n(\mathbf{x}) = \tilde{f}(x_1, x_2) = [\tilde{f}_{n,1}(x_1, x_2), \tilde{f}_{n,2}(x_1, x_2)] \quad (73)$$

con

$$\tilde{f}_{n,j}(\mathbf{x}) = \tilde{f}_{n,j}^{n,0} x_1^n + \tilde{f}_{n,j}^{n-1,1} x_1^{n-1} x_2 + \dots + \tilde{f}_{n,j}^{0,n} x_2^n, \quad j = 1, 2, \quad (74)$$

con coeficientes $\tilde{f}_{n,j}^{k,l}$ reales. El ejemplo básico es un caso especial ya que la parte no lineal solo contiene términos cúbicos. Además, identificando $x_1 = x$, $x_2 = y$, tenemos que en las ecuaciones (1.53) del ejemplo básico

$$\tilde{f}_{3,1}^{3,0} = \tilde{f}_{3,1}^{1,2} = \tilde{f}_{3,2}^{2,1} = \tilde{f}_{3,2}^{0,3} = -1.$$

Todos los demás coeficientes son cero. Vemos entonces que la parte lineal es esencialmente la del ejemplo básico. Por otra parte, la parte no lineal del sistema que hemos presentado es general. Analizaremos que bajo ciertas condiciones generales que veremos más adelante el comportamiento de este sistema es semejante al del ejemplo. La idea básica es que bajo estas condiciones el sistema del ejemplo es el sistema general con un cambio de variables. Para analizar el sistema plano (1.64) conviene usar las variables $z, \bar{z} \in \mathbf{C}$, donde

$$z = x_1 + ix_2, \quad \bar{z} = x_1 - ix_2 \quad (75)$$

(\bar{z} significará conjugado complejo de z .) Sea además

$$\lambda = a_\mu + ib_\mu, \quad (76)$$

i.e. uno de los valores propios de la matriz A_μ . Entonces (1.64) es

$$\dot{z} = \lambda z + f(z, \bar{z}), \quad (77)$$

$$\dot{z} = \lambda \bar{z} + \bar{f}(z, \bar{z}) \quad (78)$$

donde

$$f(z, \bar{z}) = f_2(z, \bar{z}) + f_3(z, \bar{z}) + \dots, \quad (79)$$

y los \tilde{f}_n , $n \geq 2$, son polinomios homogéneos de grado n en z, \bar{z} . Usamos la notación

$$f_n(z, \bar{z}) = f_n^{n,0} z^n + f_n^{n-1,1} z^{n-1} \bar{z} + f_n^{n-2,2} z^{n-2} \bar{z}^2 \dots + f_n^{0,n} \bar{z}^n, \quad (80)$$

con coeficientes $f_n^{k,l}$ complejos. En estas variables la parte lineal es diagonal.

Proposición 0.7. *Sea el sistema (1.63) con la suposiciones I, II en la notación compleja $\dot{z} = \lambda z + f(z, \bar{z})$ de (1.77). Entonces existe un cambio de variables $z = h(p)$, con $h(0) = 0$, definido en una vecindad U del origen y tal que el sistema en la variable p , \bar{p} tiene la forma*

$$\dot{p} = \lambda p + g_3^{2,1} p^2 \bar{p} + O(v^4) \quad (81)$$

con $g_3^{2,1} \in \mathbf{C}$ y $O(v^4)$ tiene términos de orden 4 en p, \bar{p} .

Demostración: Eliminamos primero la parte cuadrática. Sean las variables $q, \bar{q} \in \mathbf{C}$, definidas por

$$z = q + h(q, \bar{q}), \quad \bar{z} = \bar{q} + \bar{h}(q, \bar{q}) \quad (82)$$

con h cuadrática

$$h(q, \bar{q}) = h^{2,0} q^2 + h^{1,1} q \bar{q} + h^{0,2} \bar{q}^2. \quad (83)$$

Tenemos

$$\dot{q} + \frac{\partial h}{\partial q} \dot{q} + \frac{\partial h}{\partial \bar{q}} \dot{\bar{q}} = \lambda(q + h) + f(q + h, \bar{q} + \bar{h}) \quad (84)$$

$$\dot{\bar{q}} + \frac{\partial \bar{h}}{\partial q} \dot{q} + \frac{\partial \bar{h}}{\partial \bar{q}} \dot{\bar{q}} = \bar{\lambda}(\bar{q} + \bar{h}) + \bar{f}(q + h, \bar{q} + \bar{h}). \quad (85)$$

Definiendo

$$u = [q, \bar{q}]^T, \quad A = [\lambda, \bar{\lambda}]^T, \quad F(u) = [f(u), \bar{f}(u)]^T, \quad H = [h, \bar{h}]^T \quad (86)$$

$$M = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial q} & \frac{\partial f}{\partial \bar{q}} \\ \frac{\partial \bar{f}}{\partial q} & \frac{\partial \bar{f}}{\partial \bar{q}} \end{bmatrix}, \quad (87)$$

(1.84) - (1.85) es equivalente a

$$\dot{u} = (I + M)^{-1} (Au + AH + F(u + H)). \quad (88)$$

Para $\|u\|$ suficientemente pequeño la matriz $I + M$ es invertible, y entonces

$$\dot{u} = (I - M + O(u^2)) (Au + AH + f_2(u) + O(u^3)) \iff \quad (89)$$

$$\dot{u} = Au + AH - MAu + f_2(u) + O(u^3) \quad (90)$$

donde $O(u^n)$ denota polinomios de grado mayor que n en q, \bar{q} . Para eliminar los términos cuadráticos necesitamos entonces que H satisfaga la ecuación homológica

$$Au + AH - MAu + f_2(u) = 0, \quad (91)$$

Usando (1.87), la ecuación homológica (1.91) es

$$\lambda h - \lambda q \frac{\partial h}{\partial q} - \bar{\lambda} \bar{q} \frac{\partial h}{\partial \bar{q}} + f_2 = 0 \quad (92)$$

$$\bar{\lambda} \bar{h} - \lambda q \frac{\partial \bar{h}}{\partial q} - \bar{\lambda} \bar{q} \frac{\partial \bar{h}}{\partial \bar{q}} + \bar{f}_2 = 0 \quad (93)$$

Usando la expresión (1.83) para h y la notación de (1.81) para f_2 la ecuación (1.92) es

$$-\lambda h^{2,0} + f_2^{2,0} = 0, \quad -\bar{\lambda} h^{1,1} + f_2^{1,1} = 0, \quad (\lambda - 2\bar{\lambda})h^{0,2} + f_2^{0,2} = 0, \quad (94)$$

y entonces

$$h = \frac{f_2^{2,0}}{\lambda} z^2 + \frac{f_2^{1,1}}{\lambda} z\bar{z} + \frac{f_2^{0,2}}{\lambda - 2\bar{\lambda}} \bar{z}^2. \quad (95)$$

Observamos que para $\epsilon = \mu - \mu_0$ los denominadores en (1.95) son

$$\lambda = i\omega + O(\epsilon), \quad \bar{\lambda} = -i\omega + O(\epsilon), \quad \lambda - 2\bar{\lambda} = -i\omega + O(\epsilon), \quad (96)$$

i.e. para ϵ cerca de $\epsilon = 0$. Entonces h esta bien definida para cada ϵ cerca de 0. Observamos también que la ecuación (1.96) es la conjugada de (1.95) y entonces nos da la misma ecuación para los coeficientes de h . Entonces los términos cuadráticos se pueden eliminar.

El segundo paso es eliminar los términos cúbicos no resonantes. En las nuevas variables q, \bar{q} la ecuación es

$$\dot{q} = Aq + g(q, \bar{q}) \quad (97)$$

con

$$g(q, \bar{q}) = g_3(q, \bar{q}) + O(x^4) \quad (98)$$

donde g_3 contiene los términos cúbicos. Escribimos también

$$g_3(q, \bar{q}) = g_3^{3,0} q^3 + g_3^{2,1} q^2 \bar{q} + g_3^{1,2} q \bar{q}^2 + g_3^{0,3} \bar{q}^3 \quad (99)$$

Los coeficientes $g_3^{i,j}$ son complejos y se pueden expresar en términos de los coeficientes $f_2^{i,j}, f_3^{k,l}$ de los términos cuadráticos y cúbicos en las variables originales (este cálculo se presenta más adelante).

Definimos ahora las nuevas variables $p, \bar{p} \in \mathbf{C}$ por

$$q = p + w(p, \bar{p}), \quad \bar{q} = \bar{p} + \bar{w}(p, \bar{p}) \quad (100)$$

donde w es un polinomio homogéneo de grado 3 en p, \bar{p} . Usamos también la notación

$$w(p, \bar{p}) = w^{3,0}p^3 + w^{2,1}p^2\bar{p} + w^{1,2}p\bar{p}^2 + w^{0,3}\bar{p}^3 \quad (101)$$

Definiendo

$$v = [p, \bar{p}]^T, \quad A = [\lambda, \bar{\lambda}]^T, \quad G(u) = [g(v), \bar{g}(v)]^T, \quad W = [w, \bar{w}]^T, \quad (102)$$

$$N = \begin{bmatrix} \frac{\partial g}{\partial p} & \frac{\partial g}{\partial \bar{p}} \\ \frac{\partial \bar{g}}{\partial p} & \frac{\partial \bar{g}}{\partial \bar{p}} \end{bmatrix}, \quad (103)$$

(1.97) es

$$\dot{v} = (I + N)^{-1} (Av + AW + G(v + W)). \quad (104)$$

Para $\|\mathbf{x}\|$ suficientemente pequeño la matriz $I + N$ es invertible, y entonces

$$\dot{v} = (I - N + O(v^4))^{-1} (Av + AW + g_3(v) + O(v^4)) \iff \quad (105)$$

$$\dot{v} = Av + AW - NAv + g_3(v) + O(v^4) \quad (106)$$

donde $O(v^n)$ denota polinomios de grado mayor que n en p, \bar{p} . La ecuación homológica para los términos cúbicos es

$$Av + AW - NAv + g_3(v) = 0, \quad (107)$$

o, usando (1.103),

$$\lambda w - \lambda p \frac{\partial w}{\partial p} - \bar{\lambda} \bar{p} \frac{\partial w}{\partial \bar{p}} + g_3 = 0 \quad (108)$$

$$\bar{\lambda} \bar{w} - \lambda p \frac{\partial \bar{w}}{\partial p} - \bar{\lambda} \bar{p} \frac{\partial \bar{w}}{\partial \bar{p}} + \bar{g}_3 = 0 \quad (109)$$

Usando la expresión (1.101) para w y la notación de (1.99) para g_3 la ecuación (1.108) es

$$-2\lambda w^{3,0} + g_3^{3,0} = 0, \quad -(\lambda + \bar{\lambda})w^{2,1} + g_3^{1,1} = 0, \quad (110)$$

$$-2\bar{\lambda} w^{1,2} + g_3^{1,2} = 0, \quad (\lambda - 3\bar{\lambda})w^{1,2} + g_3^{1,2} = 0. \quad (111)$$

(Checamos que (1.109) nos da la misma ecuación para w .) Definimos entonces w por

$$w = \frac{g_3^{3,0}}{2\lambda} z^3 + \frac{g_3^{1,2}}{2\lambda} z\bar{z}^2 + \frac{g_3^{0,3}}{3\bar{\lambda} - \lambda} \bar{z}^3 \quad (112)$$

notando que los denominadores son

$$\lambda = i\omega + O(\epsilon), \quad \bar{\lambda} = -i\omega + O(\epsilon), \quad 3\bar{\lambda} - \lambda = -4i\omega + O(\epsilon), \quad (113)$$

i.e. w en (1.112) está bien definida para ϵ cerca de 0. Con la función $w(p, \bar{p})$ de (1.101) tenemos

$$\dot{p} = \lambda p + g_3^{2,1} p^2 \bar{p} + O(v^4). \quad (114)$$

Notamos además que $\lambda + \bar{\lambda} = a_1\epsilon + O(\epsilon^2)$, i.e. existe ϵ cerca de 0 para la cual $w^{2,1}$ no tiene solución. Entonces el término correspondiente no se elimina.

Aproximamos ahora el sistema (1.114) por

$$\dot{p} = \lambda p + g_3^{2,1} p^2 \bar{p}. \quad (115)$$

Definimos las coordenadas polares

$$\rho = |p|, \quad \theta = \arg(p) \quad (116)$$

y $K, \Lambda \in \mathbf{R}$ por

$$K + i\Lambda = g_3^{2,1}. \quad (117)$$

Con esta notación y las suposición *II* sobre λ , (1.115) es equivalente a

$$\dot{\rho} = \epsilon a_1 \rho + K \rho^3 + O(\epsilon^2), \quad \dot{\theta} = \omega + \Lambda \rho^2 + O(\epsilon) \quad (118)$$

El comportamiento de (1.118) es facil de entender. Suponemos que $K \neq 0$. Caso $\frac{a_1}{K} < 0$: Si $\epsilon \leq 0$ la ecuación para $\dot{\rho}$ tiene solo el punto fijo trivial $\rho = 0$. Para $\epsilon > 0$ tenemos dos puntos fijos, $\rho = 0$, y además

$$\rho^2 = -\frac{a_1}{K} \epsilon + O(\epsilon^2) > 0 \quad (119)$$

El punto fijo no trivial corresponde a la órbita periódica

$$\rho(t) = \rho_0 = \sqrt{\left| \frac{a_1}{K} \right|} \sqrt{\epsilon} + O(\epsilon), \quad \theta(t) = (\omega + O(\epsilon))t + \theta_0 \quad (120)$$

del sistema (1.115). La estabilidad de la órbita periódica depende del signo de a_1 . Linealizando la ecuación para $\dot{\rho}$ alrededor del punto fijo no trivial ρ_0 tenemos

$$\frac{d}{d\rho}(\epsilon a_1 \rho + K \rho^3)|_{\rho=\rho_0} = -2a_1 \epsilon + O(\epsilon^2), \quad (121)$$

entonces la órbita periódica es estable para $a_1 > 0$ e inestable para $a_1 < 0$.

Caso $\frac{a_1}{K} > 0$: Si $\epsilon \geq 0$ la ecuación para $\dot{\rho}$ tiene solo el punto fijo trivial $\rho = 0$. Para $\epsilon < 0$ tenemos dos puntos fijos, el punto trivial $\rho = 0$, y el punto $\rho = \rho_0$, dado por (1.120). La estabilidad de la órbita periódica correspondiente es determinada por (1.121.), como en el caso anterior. Encontramos que la órbita periódica es estable para $a_1 < 0$ e inestable para $a_1 > 0$.

Los cálculos anteriores subrayan la importancia de calcular la parte real del coeficiente $g_3^{2,1}$. Entonces tenemos lo siguiente.

Proposición 0.8. *Sea el sistema (1.63) con la suposiciones I, II, y la notación (1.73)-(1.75). Entonces*

$$g_3^{2,1} = 3 \frac{f_2^{2,0} f_2^{1,1}}{|\lambda|^2} + \frac{|f_2^{1,1}|^2}{|\lambda|^2} + 2 \frac{|f_2^{0,2}|^2}{|\lambda - 2\bar{\lambda}|^2} + f_3^{2,1}. \quad (122)$$

Demostración: Es suficiente calcular los términos cúbicos de la ecuación después del cambio de variables que elimina la parte cuadrática de la ecuación original (1.64). Tenemos entonces que calcular la parte cúbica en (1.89). La notación es de la demostración de la Proposición 1.5. Calculamos

$$\begin{aligned} \dot{u} = & Au + (AH + MAu + f_2(u)) + \\ & (Df_2(u)H + f_3(u) - MAH - Mf_2(u) + M^2Au) + O(u^4) \end{aligned} \quad (123)$$

El primer parentesis contiene los términos cuadráticos y el segundo contiene los términos cúbicos. Con H como en (1.95), (1.86) los términos cuadráticos desaparecen, además la parte cúbica se simplifica y la ecuación anterior es

$$\dot{u} = Au + (Df_2(u)H + f_3(u)) + O(u^4) \quad (124)$$

con términos cúbicos $g_3 = Df_2(u)H + f_3(u)$. Usando la notación de (1.81), (1.83), y (1.99) obtenemos que

$$g_3^{1,2} = 3h^{2,0}h^{1,1} + |h^{1,1}|^2 + 2|h^{2,0}|^2 + f_3^{2,1} \quad (125)$$

La formula sigue de (1.95).

Podemos ahora enunciar la primera versión del teorema de bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^2 .

Teorema 0.9. *Sea el sistema (1.63) con la suposiciones I, II. Supongamos además que $K \neq 0$. Sea $R = \frac{K}{a_1}$. Entonces existen $\epsilon_0, C, C' > 0$ tales que, $\forall \epsilon \in (0, \epsilon_0)$ (si $R < 0$), y $\forall \epsilon \in (-\epsilon_0, 0)$ (si $R > 0$), existe un disco de radio $c\sqrt{|\epsilon|}$ alrededor del origen que contiene una órbita periódica de (1.63) con período $T = \frac{2\pi}{\omega} + O(\epsilon)$. La órbita periódica es única en un disco de radio C' ($\leq c\sqrt{|\epsilon|}$) y es asintóticamente estable si $a_1 > 0$ (i.e. $K < 0$ si $R > 0$, $K > 0$ si $R > 0$) y linealmente inestable si $a_1 < 0$ (i.e. $K > 0$ si $R < 0$, $K < 0$ si $R > 0$).*

La idea de la demostración es la siguiente: Usando la Proposición 1.6, el sistema (1.63) tiene la forma (1.114) con el cambio de variable $z = h(p)$ definido en un disco $|z| < C'$ alrededor del origen $z = 0$. Notamos que el radio C' no depende de ϵ . El teorema sigue del análisis del sistema aproximado de (1.115) en los dos casos $R < 0$ y $R > 0$ y mostrando que los términos $O(v^4)$ en (1.114) no afectan los resultados del análisis del sistema aproximado. Esta última parte de la demostración se encuentra en [W] o [Rb].

Existe también una versión más general del teorema anterior en donde la condición $K \neq 0$ no aparece y solo se usan las suposiciones I y II. Esta segunda versión no nos da la estabilidad de las órbitas periódicas que se bifurcan del origen.

Teorema 0.10. *Sea el sistema (1.63) con la suposiciones I, II. Entonces existen $\epsilon_0, C, C' > 0$ tales que, $\forall \epsilon \in (0, \epsilon_0)$ (si $a_1 > 0$), y $\forall \epsilon \in (-\epsilon_0, 0)$ (si*

$a_1 < 0$), existe un disco de radio $c\sqrt{|\epsilon|}$ alrededor del origen que contiene una órbita periódica de (1.63) con período $T = \frac{2\pi}{\omega} + O(\epsilon)$. La órbita periódica es única en un disco de radio C' ($\leq c\sqrt{|\epsilon|}$).

Demostraciones de este teorema se encuentran en e.g. [MM], [Rb]. Las condiciones de esta segunda versión son más fáciles de verificar ya que no necesitamos calcular el coeficiente $g_3^{2,1}$ en la forma normal.

Aquí vemos que por el Teorema de la Función Implícita para cada μ cercana a μ_0 habrá un único punto de equilibrio x_μ cercano a x_{μ_0} ; sin embargo, dado que los valores propios de la matriz jacobiana $Df(x_\mu, \mu)$ cruzan el eje imaginario en $\mu = \mu_0$, las dimensiones de las variedades estables e inestables pueden cambiar. Lo más importante, y la parte no trivial del teorema es que además del punto fijo que se vuelve inestable va a aparecer una órbita periódica estable cerca del punto fijo. Notamos que la condición

$$\frac{d}{d\mu} \operatorname{Re}\lambda(\mu_0) > 0$$

pide que el cruce de los valores propios en el eje imaginario sea transversal en $\mu = \mu_0$. Si todos los valores propios tienen parte real estrictamente negativa, entonces el punto fijo es estable. Si $d > 0$, los valores propios cruzan desde el semiplano izquierdo al semiplano derecho conforme μ se incrementa, por otra parte, si $d < 0$ los valores propios cruzan desde el semiplano derecho al semiplano izquierdo conforme μ se incrementa.

0.4. La bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^n

El análisis de la bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^n se basa en lo anterior y en el teorema de la variedad central que presentamos adelante. Notamos que también el caso multidimensional se puede entender usando formas normales extendiendo el análisis anterior sin mencionar la variedad central explícitamente.

Para formular el teorema de la variedad central primero consideramos un sistema

$$\dot{x} = G(x) = Lx + g(x) \tag{126}$$

con $x \in \mathbf{R}^n$. La función $G : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$ es C^r , $r \geq 2$, en una vecindad de $x = 0$, además $L = DG(0)$, la linealización de G en el origen. Notamos que $x = 0$ es un punto fijo del sistema. El espectro $\sigma(L)$ de L se puede descomponer como

$$\sigma(L) = \sigma_s(L) \cup \sigma_u(L) \cup \sigma_c(L) \tag{127}$$

donde

$$\sigma_s(L) = \{\lambda \in \sigma(L) : \operatorname{Re}\lambda < 0\}, \tag{128}$$

$$\sigma_u(L) = \{\lambda \in \sigma(L) : \operatorname{Re}\lambda > 0\}, \tag{129}$$

$$\sigma_c(L) = \{\lambda \in \sigma(L) : \operatorname{Re}\lambda = 0\}, \tag{130}$$

Además tenemos que

$$\mathbf{R}^n = E_s(L) \oplus E_u(L) \oplus E_c(L) \quad (131)$$

donde $E_s(L)$, $E_u(L)$, $E_c(L)$ son los subespacios generados por los vectores propios que corresponden a los valores propios en $\sigma_s(L)$, $\sigma_u(L)$, $\sigma_c(L)$ respectivamente. Estos tres subespacios se llaman respectivamente espacio *estable*, *inestable*, y *central*. Notamos que los tres subespacios son invariantes bajo L y bajo el flujo del sistema linealizado $\dot{x} = Lx$. Suponemos además que

$$\sigma_c(L) \neq \emptyset, \quad (132)$$

que también es equivalente a

$$\dim E_c(L) \geq 1 \quad (133)$$

Sean P_c , P_{su} las proyecciones a $E_c(L)$, $E_s(L) \oplus E_u(L)$ respectivamente. Entonces, cada $x \in \mathbf{R}^n$ se puede escribir como

$$x = u + v, \quad u \in E_c(L), \quad v \in E_s(L) \oplus E_u(L) \quad (134)$$

Definimos también L_c , L_{su} , y $g_c : \mathbf{R}^n \rightarrow E_c(L)$, $g_{su} : \mathbf{R}^n \rightarrow E_s(L) \oplus E_u(L)$ por

$$L_c = L|_{E_c(L)}, \quad L_{su} = L|_{E_{su}(L)}, \quad g_c = P_c g, \quad g_{su} = P_{su} g. \quad (135)$$

Notamos que

$$P_c Lx = LP_c x = Lu = L_c u, \quad P_{su} Lx = LP_{su} x = Lv = L_{su} v. \quad (136)$$

Entonces (1.122) se puede escribir como

$$\dot{u} = L_c u + g_c(u, v), \quad (137)$$

$$\dot{v} = L_{su} v + g_{su}(u, v) \quad (138)$$

Bajo estas suposiciones y con esta notación tenemos lo siguiente.

Teorema 0.11. *Sea el sistema (1.122) en \mathbf{R}^n con las suposiciones anteriores. Entonces existe una vecindad U del origen y una variedad $W_c^{loc} \subset \mathbf{R}^n$ que es C^{r-1} y que tiene las siguientes propiedades:*

1. W_c^{loc} es invariante bajo el flujo del sistema (1.122).
2. W_c^{loc} pasa por el origen, y su espacio tangente en el origen coincide con $E_c(L)$.
3. W_c^{loc} es la gráfica de una función $h : U \cap E_c(L) \rightarrow E_s(L) \oplus E_u(L)$

Además, en $U \cap \mathbf{R}^n$ el sistema (1.122) se puede escribir como

$$\dot{u} = L_c u + g_c(u, h(u)), \quad (139)$$

$$\dot{v} = L_{su} v + g_{su}(u, h(u)). \quad (140)$$

La variedad W_c^{loc} se llama *variedad central*.

Observación 0.12. *La variedad W_c^{loc} no es, en general única.*

Notamos que (1.134) es precisamente la ecuación en W_c^{loc} . El teorema nos permite primero entender el comportamiento de la variable u usando (1.134) y es particularmente útil en situaciones en donde el análisis de (1.134) es simple, e.g. en casos donde $E_c(L)$ tiene una o dos dimensiones. Notamos que la función h se puede calcular usando la expansión de Taylor. El comportamiento de v puede ser también más fácil de entender porque la ecuación (1.135) tiene la estructura de una ecuación lineal con un término de forzamiento que es pequeño. Por ejemplo no hay direcciones inestables $E_{su} = E_s$ y la parte lineal que es atractiva domina.

Para aplicar el teorema de la variedad central en el análisis de la bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^n suponemos que tenemos un sistema de la forma (1.122) donde $x = [x_1, \dots, x_n]$ y la matriz L_μ es diagonal en bloques, con la forma

$$L_\mu = \begin{bmatrix} A_\mu & 0 \\ 0 & B_\mu \end{bmatrix} \quad (141)$$

con

$$A_\mu = \begin{bmatrix} a_\mu & -b_\mu \\ b_\mu & a_\mu \end{bmatrix} \quad (142)$$

con a_μ, b_μ reales que dependen de manera C^∞ del parámetro μ y que tienen la forma

$$a_\mu = a_1(\mu - \mu_0) + a_2(\mu - \mu_0)^2 + \dots, \quad a_1 \neq 0, \quad (143)$$

$$b_\mu = \omega + b_1(\mu - \mu_0) + \dots, \quad \omega \neq 0. \quad (144)$$

y B_μ una matriz cuyos valores propios tienen parte real negativa, para cada $\epsilon = \mu - \mu_0$ cerca de $\epsilon = 0$. Entonces, para $\epsilon = 0$, L_μ tiene exactamente dos valores propios imaginarios, y $\dim(E_c(L_{\mu_0})) = 2$. Notamos que la matriz A_μ es precisamente la que teníamos en el teorema de bifurcación de Hopf en el plano.

Nos interesa analizar el sistema para ϵ cerca de cero. A primera vista esta situación es más general que la del teorema de la variedad central, pero es todavía posible aplicar el teorema directamente considerando el parámetro ϵ como una variable más. Primero escribimos L_μ en términos de $\epsilon = \mu - \mu_0$, y escribimos el sistema como

$$\dot{x} = L_\epsilon x + g(x), \quad \dot{\epsilon} = 0 \quad (145)$$

para $y = (x, \epsilon) \in \mathbf{R}^{n+1}$. Entonces hemos añadido una ecuación para ϵ . La solución es obviamente $\epsilon = \text{constante}$. Linealizando alrededor del punto fijo $(x, \epsilon) = (0, 0)$ tenemos el sistema $\dot{y} = \tilde{L}y$ con \tilde{L} la matriz $(n+1) \times (n+1)$

$$\tilde{L} = \begin{bmatrix} L_0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (146)$$

(escrita aquí en bloques). La parte lineal tiene entonces tres valores propios con parte real cero. El subespacio central correspondiente es el conjunto de los puntos $[x_1, x_2, 0, \dots, 0, \epsilon]$, con $x_1, x_2, \epsilon \in \mathbf{R}$. Del teorema de la variedad

central, cerca del origen $x = 0$ y de ϵ , el sistema se puede describir usando solo las variables x_1, x_2 y el parámetro ϵ . Usando el análisis en \mathbf{R}^2 se puede demostrar que los resultados se generalizan a \mathbf{R}^n . En particular el componente u se comporta como en el plano. Además el componente v decae rápidamente y es atraído a la órbita periódica.

Teorema 0.13. *Sea el sistema (1.122) donde L_μ tiene la forma (1.137) Entonces existen $\epsilon_0, C > 0$ tales que, $\forall \epsilon \in (0, \epsilon_0)$ (si $a_1 > 0$), y $\forall \epsilon \in (-\epsilon_0, 0)$ (si $a_1 < 0$), existe un disco de radio $c\sqrt{|\epsilon|}$ alrededor del origen que contiene una órbita periódica de (1.63) con período $T = \frac{2\pi}{\omega} + O(\epsilon)$.*

Este teorema corresponde a la versión más débil del teorema de bifurcación de Hopf en \mathbf{R}^2 que no nos da información sobre la estabilidad de la órbita periódica. Esta es la versión que usamos en el modelo de presa-depredador que hemos estudiado, y solo tuvimos que verificar la condición $a_1 \neq 0$. Para obtener información sobre la estabilidad de la órbita periódica necesitamos calcular el coeficiente K que aparece en el problema en el plano. Esto se puede hacer primero calculando una expansión de Taylor de la función h alrededor de $u = 0$ (vease e.g. [W]), y usando la expansión de h hasta orden cúbico en u para obtener la ecuación (1.136) hasta orden cúbico en u . La ecuación (1.136) tiene la forma del sistema básico en el plano, y podemos entonces calcular el coeficiente K siguiendo el procedimiento para el problema en el plano.

0.5. Las condiciones de Routh-Hurwitz

Presentamos aquí un criterio de estabilidad de un punto fijo que se basa en las condiciones de Routh-Hurwitz para que un polinomio con coeficientes reales tenga raíces con parte real negativa. Sea la ecuación

$$P(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_n = 0 \quad (147)$$

donde los coeficientes $a_i, i = 0, 1, \dots, n$ son reales con $a_n \neq 0$.

Teorema 0.14. *Sea λ una raíz del polinomio P . Entonces $\text{Re}\lambda < 0$ si y solo si se satisfacen las condiciones*

$$a_n > 0, \quad (148)$$

$$D_1 = a_1 > 0, \quad D_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix} > 0, \quad D_3 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_2 \end{vmatrix} > 0, \quad (149)$$

$$D_k = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & \dots & \dots & \dots \\ 1 & a_2 & a_4 & \dots & \dots \\ 0 & a_1 & a_3 & \dots & \dots \\ 0 & 1 & a_2 & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_1 & 0 & 0 & \dots & a_k \end{vmatrix} > 0 \quad (150)$$

Por ejemplo, para la ecuación cúbica

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0 \quad (151)$$

con a_1, \dots, a_n reales, $a_n \neq 0$, $\operatorname{Re}\lambda < 0$ solo si

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1a_2 - a_3 > 0. \quad (152)$$

Modelo de Presa - Depredador con efecto de emigración

0.1. El modelo básico

En esta tesis estudiamos un sistema de presa-depredador en donde la presa ocupa dos hábitats. El modelo incluye también efectos de migración y defensa de grupo y fue propuesto por Khan, Balakrishnan y Wake (vease [KBW]). Una de las motivaciones atrás de este sistema fue modelar algunos sistemas de la interacción de poblaciones de presa-depredador en el Serengueti. Las observaciones que dirigen el modelo de [KBW] se presentarán más adelante en este capítulo. Notamos además que el modelo que estudiamos esta motivado por el debate acerca de la llamada “paradoja de enriquecimiento”. Esta motivación biológica adicional se considera en la siguiente sección.

El modelo básico que estudiaremos es

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 g_1 \left(1 - \frac{x_1}{\kappa_1}\right) + e_2 p_{21} x_2 - \frac{\beta_1 x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} \quad (1)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 g_2 \left(1 - \frac{x_2}{\kappa_2}\right) + e_1 p_{12} x_1 - \frac{\beta_2 x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} \quad (2)$$

$$\frac{dy}{dt} = \left(-\mu + \frac{\delta_1 \beta_1 x_1 x_2}{x_1 + x_2} + \frac{\delta_2 \beta_2 x_1 x_2}{x_1 + x_2}\right) y \quad (3)$$

donde x_1 , x_2 representan las poblaciones de la presa en hábitats 1 y 2 respectivamente, y y representa la población de los depredadores. (Notamos que y es la población total de los depredadores, i.e. en ambos hábitats.)

En las dos ecuaciones para las poblaciones x_1 , x_2 el primer término representa el *crecimiento logístico*, el segundo término representa la *migración* de la presa de un hábitat a otro, y el tercer término representa la depredación con efectos de *defensa de grupo*.

En la ecuación para el depredador y tenemos un término de $-\mu y$ ($\mu > 0$) de mortalidad, y dos términos que representan el beneficio de la depredación.

Suponemos que las constantes g_i , k_i , e_i , p_{ij} , β_i , δ_i , μ son positivos y tienen el siguiente significado (que también se explica más adelante):

g_i representa el efecto neto o porcentaje de nacimientos, muertes y de emigración de las presas.

k_i representa la capacidad de soporte del hábitat.

e_i representa la barrera inversa de efectivos que emigran del primer hábitat y del segundo hábitat.

p_{ij} es la probabilidad de éxito de transición del hábitat- i al hábitat- j .

β_i porcentaje de respuesta del depredador hacia las 2 presas.

δ_i beneficio a la población depredadora por una presa devorada.

μ porcentaje de muerte per capita del depredador.

Examinamos ahora los distintos términos. En el término logístico notamos que

$$x_i g_i \left(1 - \frac{x_i}{k_i}\right) \begin{cases} = 0 & \text{si } x_i = k_i \\ > 0 & \text{si } x_i < k_i \\ < 0 & \text{si } x_i > k_i \end{cases} \quad (4)$$

Por ejemplo, la forma logística modela la situación en donde la sobrepoblación, i.e. $x > k$, resulta en una disminución de la población. El parámetro k_i representa la capacidad de soporte del hábitat (que después llamaremos también parámetro de enriquecimiento del hábitat i). El parámetro g_i describe el crecimiento exponencial de una pequeña población de los x_i . Estas interpretaciones siguen del modelo unidimensional $\dot{x} = gx(1 - \frac{x}{k})$ que tienen los puntos de equilibrio $x = 0$ y $x = k$. El equilibrio $x = 0$ representa la extinción de x , pero es inestable, y la linealización alrededor de $x = 0$ es $\dot{x} = -gx$.

El equilibrio $x = k$ es estable. Esto es de alguna manera la población soportada por un hábitat sin depredadores. Esta población de equilibrio estable es obviamente proporcional a k , así que aumentado k estamos "enriqueciendo" el hábitat.

El segundo término de (2.1) y (2.2) representa la migración de la presa del hábitat 2 al 1 y viceversa. Los parámetros e_i y p_{ij} representan el éxito de emigración de los individuos. Hay que tener en cuenta el tamaño de la barrera e_i ya que de esta dependerá la cantidad de individuos que puedan emigrar de un hábitat a otro. En la ausencia de otros efectos, los términos de migración nos dan el sistema $\dot{x}_1 = Ax_2$, $\dot{x}_2 = Bx_1$ con $A, B > 0$. Los valores propios de este sistema lineal son $\lambda_{\pm} = \pm i\sqrt{AB}$. Entonces los términos de migración representan una oscilación entre x_1 y x_2 , algo no muy preciso pero razonable dado que implica que las poblaciones se mueven de un lugar a otro.

El último término de (2.1) y (2.2) es la interacción de las presas con el depredador, esta se da únicamente durante el tiempo que dura la cacería, como

este encuentro disminuye la cantidad de presas se le antepone un signo negativo.

El parámetro β_i representa la respuesta del depredador hacia las poblaciones de presas, obviamente, si $\beta_1 > \beta_2$ entonces

$$\frac{\beta_1 x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} > \frac{\beta_2 x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} \quad (5)$$

i.e. el depredador tiende a cazar en mayor cantidad a la presa con el mayor parámetro β_i .

Una manera más general de ver los términos de depredación que usamos es suponer que la depredación de la población x_i es proporcional a x_i y a la población de depredadores. Uno puede también pensar en un término de depredación de x_i con la forma $yq(x_i)$ donde q es una función no negativa con $q(0) = 0$, y que además crece hasta cierto M y después decrece. Esta forma de depredación a sido llamado por algunos autores “defensa de grupo”. En nuestro caso en donde hay dos poblaciones de presas, vemos que la depredación de x_1 es

$$-\frac{\beta_1 x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} = -\beta_1 x_1 y \frac{1}{1 + \frac{x_1}{x_2}}. \quad (6)$$

Comparando el caso $\frac{x_1}{x_2} > 1$ con el caso $\frac{x_1}{x_2} < 1$, vemos cuando la población x_1 que es más grande tiene un “coeficiente de depredación” $(1 + \frac{x_1}{x_2})^{-1}$ menor. Lo mismo se observa para el término de depredación de x_2 en (2.2). Entonces la forma de los términos de depredación que estamos usando aquí pueden interpretarse como una especie de defensa de grupo, aunque notamos que la depredación total de cada presa es simétrica en x_1, x_2 y la razón entre la tasa de consumo de las dos poblaciones solo depende de los parámetros β_1, β_2 .

En la ecuación (2.3) para el depredador vemos que el término $-\mu y$ significa que el depredador no puede sobrevivir sin las presas. Los otros dos términos describen el beneficio que obtiene el depredador de la caza de las presas. Estos términos son claramente positivos para poblaciones positivas.

Examinamos ahora con más detalle el ecosistema de Serengeti que motivó el modelo de [KBW]. La idea surge de la observación de que algunos herbívoros y sus depredadores en el Serengeti dividen su tiempo entre varios hábitats. Un ejemplo son los ñus que dividen su tiempo entre

1. Praderas del Sur, con pocas lluvias por lo que soporta una baja cantidad de pastizales.
2. Praderas del Norte, altas cantidades de lluvias por lo que soporta una gran cantidad de pastizales.

El factor clave de ambas praderas son las lluvias que influye en la productividad de ambos tipos de praderas. En particular cada año cerca de 1 millón de ñus emigran cruzando el Serengeti, buscando las zonas donde se encuentren los mejores pastizales. En la temporada seca necesitan de agua por lo que

se ubican cerca de las riberas. Al comienzo de la época de lluvias, los ñus se dirigen a las praderas donde se alimentarán predominantemente de los nuevos pastos, hierbas y algunas plantas que crecen solo en la temporada de lluvia. Los movimientos pueden estar influenciados por un cambio en los requerimientos de algunos nutrientes específicos (vease Braun [B], Sinclair [S], McNaughton [Mc]). Se considera que de esta manera los herbívoros maximizan el potencial de la vegetación, con un pastoreo rotacional a lo que se le conoce como temporada de migración. Una manera sencilla de modelar la población de estos herbívoros en dos hábitats con características distintas es usar las dos variables x_1 y x_2 para cada hábitat. Además, hemos supuesto que en la ausencia de otros efectos, el crecimiento de la población de los herbívoros se describe por términos logísticos.

Otro fenómeno que se ha observado es que el movimiento de un hábitat a otro implica un costo para la población de la presa, en el sentido de que la probabilidad de supervivencia durante un cambio de hábitat es menor a 1, es decir, cuando una presa emigra de un hábitat a otro no es seguro que llegue con vida (vease Sinclair [S]). En el caso de los ñus, Sinclair estima que el costo de migración es relativamente pequeño (vease [S]), así que nuestro modelo, que como hemos señalado describe una oscilación entre las poblaciones x_1 , x_2 , es adecuado.

La modelación de la depredación es más complicada. Se considera que los individuos de especies pequeñas de herbívoros son vulnerables de ser cazadas por un porcentaje mayor de depredadores además de que son menos capaces de defenderse o de huir de posibles ataques. Todas las pequeñas especies evitan ser detectadas por los depredadores, y estos herbívoros buscan cuidadosamente su alimento dispersándose, por lo tanto forman grupos de pastoreo poco cohesivos y coordinados. Además, viven solitarios o en parejas y encuentran sus recursos en un territorio que defienden. Este territorio es una área donde las presas viven y no salen de este para alimentarse debido a que no tienen una capacidad de defensa contra los depredadores. Como son pequeñas y vulnerables, se mueven, se alimentan lentos y cautelosos y nunca se alejan para protegerse. Estas especies se alimentan de un solo tipo de vegetación durante todas las estaciones del año. Para este tipo de presa es razonable pensar que los depredadores prefieren cazar en donde la población de las presas sea mayor.

Por otra parte, los individuos de especies grandes como los ñus se alimentan en cantidades abundantes, dispersas, fáciles de localizar, y es probable que toleren alimentos de poca calidad. Ellos forman enormes rebaños, con congregaciones de varios miles de individuos. Además, forman grupos de defensa y de alerta para defenderse contra los depredadores. Densa vegetación y terrenos difíciles interrumpen la comunicación visual y los llanos abiertos les favorecen a estas presas. Entonces para estos grupos la probabilidad es mayor de que se les encuentre donde la comunicación visual les favorezca y donde cada uno de los individuos pueden integrar al grupo, velocidad y dirección en los movimientos. Al menos el grupo permanecerá cohesivo y coordinado. Todo el tiempo los individuos del grupo deben permanecer en comunicación, su velocidad y movimiento deberá variar muy poco entre los individuos (vease e.g. las referencias en

[KBW]). Por ejemplo, se ha observado que parejas de búfalos pueden ser cazados exitosamente por lobos, pero grupos de búfalos raramente son atacados. Los rebaños permanecen coordinados incluso bajo ataque y los individuos pueden beneficiarse de la alerta y la comunicación dentro del rebaño. Los individuos tienden a formar actividades con sus vecinos, varios cientos e incluso miles de ñus pueden coordinarse rápidamente ante una alarma. Incluso, cuando los leones cazan, su éxito disminuye si el tamaño del grupo de la presa es muy grande. Para este tipo de presa es más razonable pensar que los depredadores prefieran evitar cazar en donde la población de la presa sea mayor.

En ambos casos, hay evidencia también de que los depredadores cambian el hábitat en donde se alimentan con el propósito de encontrar las condiciones más favorables. Este fenómeno preferencial de cambio de hábitat por el depredador se le conoce como intercambio (“switching”). Además, a diferencia de las presas los depredadores pueden moverse libremente en ambos hábitats sin ningún costo para estos.

Una manera de modelar la situación en donde el depredador cambia su hábitat es a través de términos de depredación de la forma

$$\frac{dx_1}{dt} = -x_1 y \frac{1}{1 + \left(\frac{x_1}{x_2}\right)^\nu}. \quad (7)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = -x_2 y \frac{1}{1 + \left(\frac{x_2}{x_1}\right)^\nu}, \quad (8)$$

donde x_1 , x_2 son las poblaciones de presas en los dos hábitats respectivamente, y es la población del depredador, y ν es un constante real. Aquí solo hemos incluido los términos de depredación para cada población de presas. La depredación de x_i es proporcional a x_i y y , pero hemos incluido también un factor que depende de la razón entre x_1 , x_2 .

Vemos ahora que si $\nu > 0$, este factor es menor para la población que es más grande. Esto representa una especie de defensa de grupo. En el modelo hemos usado $\nu = 1$. Por otra parte, si $\nu < 0$, el factor es menor para la población que es más pequeña. Esto corresponde a la situación en donde el depredador prefiere cazar en el hábitat en donde la presa es más abundante.

0.2. La paradoja de enriquecimiento

Además de su interés como modelo de sistemas biológicos concretos, el modelo anterior se estudia también por su relación del debate acerca de la llamada “paradoja de enriquecimiento” (paradox of enrichment) de Rosenzweig (véase [Rs]). Examinamos ahora las ideas principales de esta teoría, y algunas de las críticas al respecto.

La “paradoja de enriquecimiento” surge de un trabajo de Rosenzweig ([Rs]) en donde se estudian algunos modelos de presa-depredador de la forma general.

Los modelos de [Rs] son de la forma

$$\frac{dx}{dt} = f_1(x, y) \quad (9)$$

$$\frac{dy}{dt} = f_2(x, y), \quad (10)$$

La población de presas se denota por x y la población de depredadores se denota por y .

Nos interesan soluciones con $x, y > 0$, y especialmente los puntos fijos del sistema. Estos se encuentran en la intersección de las dos curvas $f_1(x, y) = 0$, $f_2(x, y) = 0$ (llamadas también *isoclinas*).

Supongamos lo siguiente:

Suposición I. $f_2(x, y) = x - c$, con $c > 0$ constante.

La forma de f_2 es muy sencilla y significa que la población de depredadores aumenta o disminuye linealmente en el tiempo t dependiendo de si el número de las presas es mayor o menor que un umbral c . La población de presas en un equilibrio es c .

Suposición II. $f_1(x, y)$ es tal que la ecuación $f_1(x, y) = 0$ tiene una solución única $y = H(x)$, $\forall x \geq 0$. Además la función H se maximiza para un $x_0 > 0$ que es único. Entonces si H es diferenciable $H'(x) > 0$ para $x < x_0$, $H'(x_0) = 0$, y $H'(x) < 0$ para $x > x_0$.

Suposición III. f_1 contiene un parámetro $K > 0$.

Un ejemplo es el modelo con

$$f_1(x, y) = rx\left(1 - \frac{x}{k}\right) - kyx^s, \quad r, k > 0, s \in [0, 1]. \quad (11)$$

El primer término representa el crecimiento logístico de la presa, y el segundo término representa la depredación, que es proporcional a las poblaciones de depredadores y y presas x . Otro ejemplo es

$$f_1(x, y) = rx\left(1 - \frac{x}{k}\right) - ky(1 - e^{-\gamma x}), \quad \gamma, k > 0. \quad (12)$$

Aquí la depredación disminuye cuando el número de presas es grande, y el modelo contiene una especie de “defensa de grupo” de las presas. Una generalización de estos ejemplos es

$$f_1(x, y) = q(x) - yp(x) \quad (13)$$

con q, p funciones arbitrarias para las cuales $H = \frac{q}{p}$ satisface las suposiciones de arriba tal que aumentando K aumentamos x_0 , el punto en donde H se maximiza.

En los ejemplos, tenemos $K = k$. En [Rs] K es el parámetro de enriquecimiento de las presas. En los ejemplos anteriores donde $K = k$ se identifica como la capacidad de soporte del ambiente de las presas (sin tomar en cuenta los efectos de depredación).

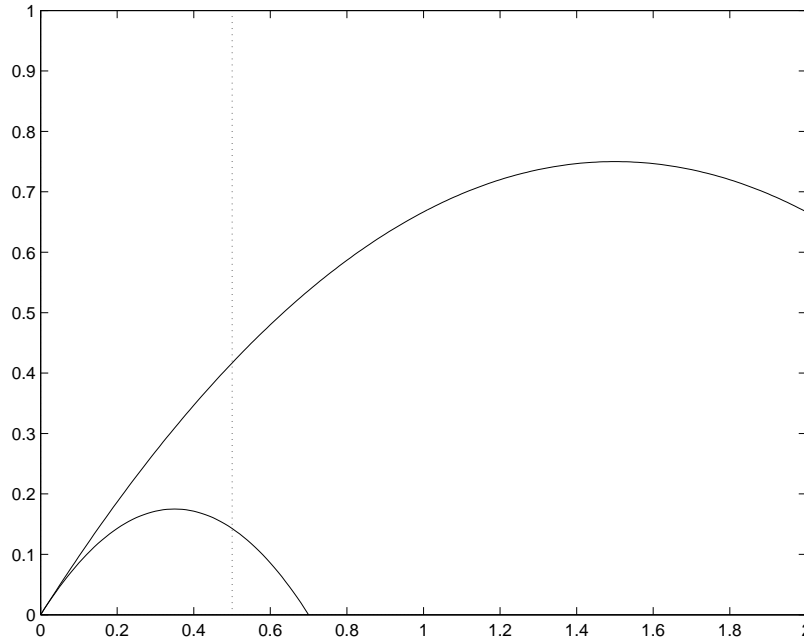


Figura 2.1

Bajo estas suposiciones, y dada la forma de las isoclinas que implican, el sistema va a tener un punto fijo único. [Rs] nota lo siguiente:

Observación Si $c > x_0$ el punto fijo es estable, y si $c < x_0$ el punto fijo es inestable. Entonces, cuando K aumenta (desde $K = 0$), x_0 aumenta (por suposición II) y el equilibrio se vuelve inestable.

En la figura 2.1 vemos la intersección de la isoclina $x = 0.5$ con las isoclinas $y = H(x) = x(1 - \frac{x}{K})$ con $K = 0.7$ (donde el máximo de H es mayor que 0.5) y $K = 3$ (donde el máximo de H es menor que 0.5). Según la observación el punto fijo es estable para $K = 0.7$ e inestable para $K = 3$.

El hecho de que el enriquecimiento, i.e. el incremento de la capacidad de soporte de la presa, pueda causar una desestabilidad de un equilibrio interior estable ha sido llamado por Rosenzweig "*paradoja de enriquecimiento*" (paradox of enrichment). Como consecuencia de esto Rosenzweig advirtió "El hombre debe de ser cuidadoso al intentar enriquecer sus ecosistemas para incrementar su producción de alimentos. Existe la posibilidad real de que cada una de estas actividades puedan diezmar a las especies de las que se alimenta y escasearían en grandes cantidades". Esta es la llamada Paradoja de Enriquecimiento.

Explicamos ahora la observación básica de [Rs] acerca de la pérdida de estabilidad del punto fijo cuando aumentamos el parámetro K . Sea (\tilde{x}, \tilde{y}) el punto fijo. Tenemos que $\tilde{x} = c$, $\tilde{y} = H(c)$. De la primera suposición la linealización del

sistema alrededor del punto fijo tendrá la forma general

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax + by \\ \frac{dy}{dt} &= x\end{aligned}\tag{14}$$

con a, b reales. Notamos que la recta tangente a $y = H(x)$ en (\tilde{x}, \tilde{y}) tiene la forma $ax + by + C = 0$ con C en los reales. La pendiente de esta recta es $-\frac{a}{b}$. Entonces, el caso $c > x_0$, donde $H'(c) < 0$ por la segunda suposición corresponde a $-\frac{a}{b} < 0$, i.e. $\frac{a}{b} > 0$. Asimismo, el caso $c < x_0$, donde $H'(c) > 0$ por la segunda suposición, corresponde a $-\frac{a}{b} > 0$, i.e. $\frac{a}{b} < 0$.

Veamos ahora la estabilidad lineal del punto fijo para los dos casos. Los valores propios λ_{\pm} de la matriz

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ 1 & 0 \end{pmatrix}\tag{15}$$

son

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}(a \pm \sqrt{a^2 + 4b}).\tag{16}$$

Sea b fijo, con $b < 0$. En el caso $a < 0$ con $a^2 - 4|b| > 0$ tenemos

$$\lambda_{-} = \frac{1}{2}(-|a| - \sqrt{a^2 - 4|b|}) < 0, \quad \lambda_{+} = \frac{1}{2}(-|a| + \sqrt{a^2 - 4|b|}) < 0,\tag{17}$$

y el punto fijo es linealmente estable.

Si $a^2 - 4|b| < 0$, i.e. cuando $a \rightarrow 0_{-}$, tenemos que

$$\operatorname{Re}\lambda_{\pm} = -\frac{|a|}{2} < 0,\tag{18}$$

y el punto fijo es linealmente estable. Entonces en el caso $\frac{a}{b} > 0$ que corresponde a $H'(c) < 0$ el punto fijo es estable, como predice la observación.

En el caso $a > 0$ con $a^2 - 4|b| > 0$ tenemos

$$\lambda_{-} = \frac{1}{2}(|a| - \sqrt{a^2 - 4|b|}) > 0, \quad \lambda_{+} = \frac{1}{2}(|a| + \sqrt{a^2 - 4|b|}) > 0,\tag{19}$$

y el punto fijo es linealmente inestable. Si $a^2 - 4|b| < 0$, i.e. cuando $a \rightarrow 0_{+}$, tenemos que

$$\operatorname{Re}\lambda_{\pm} = \frac{|a|}{2} > 0,\tag{20}$$

y el punto fijo es linealmente inestable. Entonces en el caso $\frac{a}{b} < 0$ que corresponde a $H'(c) > 0$ el punto fijo es inestable, como predice la observación.

Vemos entonces que para $b < 0$, la observación de [Rs] sobre desestabilización del punto fijo cuando aumentamos K es válida.

Notamos que para $b > 0$ y $a > 0$ en donde la observación predice estabilidad tenemos que λ_+ es real y positivo, i.e. el punto fijo es inestable. Entonces en este caso la observación no es correcta. Al mismo tiempo observamos que la condición $b < 0$ que usamos es equivalente a

$$\frac{\partial f_1}{\partial y} < 0 \quad (21)$$

en el punto fijo. Vemos que en los ejemplos esta condición se satisface, $\forall x \geq 0$. Pero esta condición dice precisamente que el segundo término de f_1 , que es proporcional a y , es negativo para x, y positivos. Dado que este segundo término representa la depredación, la condición adicional $b < 0$ debe satisfacerse en estos modelos.

Hemos visto que aumentando K se desestabiliza el equilibrio. Varios autores (vease [G], [M]) notaron que esto no implica necesariamente que las especies se extingan, i.e. que $x(t)$ o $y(t)$ (o ambos) se van a cero para $t \rightarrow \infty$ como sugirió [Rs] basándose en su análisis lineal. En particular, es posible que cuando el punto fijo se vuelve inestable aparece una órbita periódica estable alrededor del punto fijo, y que todas las condiciones con $x, y > 0$ dan soluciones que van a este estado de oscilación cuando $t \rightarrow \infty$. En particular, notamos en el análisis anterior que cuando a pasa de negativo a positivo, $\text{Re}\lambda_{\pm} \neq 0$. Entonces la parte real de los valores propios cambia su signo pasando por dos valores propios con parte imaginaria no trivial. En esta situación es posible que aparezca una órbita periódica estable. Este fenómeno se conoce como bifurcación de Hopf y la teoría básica se presentó en el primer capítulo de la tesis. Al mismo tiempo la aparición de una órbita periódica estable no implica que todas las condiciones iniciales van a ella. Es incluso posible que para algunas condiciones iniciales haya extinción.

Entonces, aunque el análisis de estabilidad local del equilibrio de [Rs] es correcto bajo las condiciones que señalamos, este análisis no predice todos los efectos posibles. Una posibilidad es que la desestabilización de un equilibrio resulte en el nacimiento de una órbita periódica asintóticamente estable. También se han reportado sistemas biológicos de presa-depredador en donde el enriquecimiento tiene efectos variados, i.e. en algunos casos el enriquecimiento puede causar extinciones y en algunos casos no. Esto ha motivado el estudio de varios modelos más precisos en sus suposiciones, algunos de ellos más complicados y con mayores efectos. La meta es entender los distintos escenarios cuando variamos los parámetros de enriquecimiento, i.e. estabilidad e inestabilidad de equilibrios, órbitas periódicas y extinciones.

En algunos modelos presa-depredador, la respuesta del depredador a la densidad de la presa se supone creciente y monótona, en donde halla más presas. Este es el caso de la función f_1 de (2.11) y de (2.13) con p monótona creciente. Sin embargo, hay evidencia experimental y observada que indica que esto no siempre es el caso, por ejemplo en el caso de defensa de grupo en (2.12).

Un modelo de este tipo, estudiado por Freedman y Wolkowicz [FW], es

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f_1(x, y) = xg(x, K) - yp(x) \\ \frac{dy}{dt} &= f_2(x, y) = y(-s + q(x))\end{aligned}\tag{22}$$

donde x y y denotan la densidad de la presa y el depredador respectivamente. Nos interesan condiciones iniciales positivas. Las funciones g , p y q son positivas y suaves en sus variables, s , K son constantes positivas.

La función $g(x, K)$ representa el porcentaje de crecimiento específico de la presa en ausencia de depredación, y suponemos que satisface

$$g(0, K) > 0, \quad g(K, K) = 0, \quad g_x(x, K) \leq 0,\tag{23}$$

$$g_x(K, K) < 0, \quad g_K(x, K) > 0.\tag{24}$$

Estas propiedades implican que g tiene un máximo único que se obtiene en una x positiva y que además esta depende de K y aumenta con K . El prototipo de g es el término logístico $g = r(1 - \frac{x}{K})$ con $r > 0$.

La función p denota la respuesta del depredador, i.e. la eficiencia de depredación como función de la población de las presas x_i . También q representa la conversión o beneficio de la depredación para el depredador. Suponemos que q , p tienen forma similar, e.g. q es un múltiplo (menor de 1) de p . Suponemos en particular que $q(0) = 0$, y que existe M tal que

$$q', p' \begin{cases} = 0 & \text{si } x = M \\ > 0 & \text{si } x > M \\ < 0 & \text{si } x < M \end{cases}\tag{25}$$

Esto significa que p , q tienen un máximo en $x = M$. Esta propiedad modela precisamente la defensa de grupo: después de un umbral M la depredación se hace más difícil. Es razonable suponer que la misma M se mantenga para p y q ya que la conversión de presa a depredador deberá incrementarse o decrementarse conforme el consumo de presas aumente o disminuya. También añadimos las suposiciones que $q(M) = \max_{x>0} q(x) > s$ y que $c_1 < K$. La primera evita que $f_2(x, y) < 0, \forall x, y > 0$, i.e. la extinción del depredador para cada condición inicial positiva. La segunda evita que $f_1(x, y) < 0, \forall x, y > 0$, i.e. la extinción de la presa para cada condición inicial positiva.

La función f_2 es más complicada que en los modelos de [Rs]. Primero, la tasa de crecimiento de la población y es proporcional a y , algo que es razonable. El crecimiento también depende de $q(x) - s$, y el equilibrio se mantiene para x que satisface $q(x) = s$. De las propiedades de q tenemos por lo menos una solución que denotamos como c_1 . Notamos que $c_1 < M$. Pero es posible que

haya dos soluciones $c_1 < M < c_2$, en otras palabras dos equilibrios. Esto se debe precisamente a que q decae para $x > M$, y es una propiedad que no se presenta en todos los modelos de [Rs]

Con estas condiciones Freedman y Wolkowicz [FW] demuestran las siguientes posibilidades.

1. Si $q(x) = s$ existe una solución c_1 o dos soluciones $c_1 < c_2$ con $K < c_2$ entonces todas las condiciones iniciales positivas van a un punto fijo o a una órbita periódica alrededor de este punto fijo.
2. Si $q(x) = s$ existen dos soluciones $c_1 < c_2$ con $K > c_2$ entonces existen condiciones iniciales para cuales $x(t)$ y $y(t)$ van a cero cuando $t \rightarrow \infty$.

Entonces en estos modelos existe la posibilidad de extinciones para K lo suficientemente grande. También tenemos la posibilidad de órbitas periódicas que atraen todas las condiciones iniciales.

Otro modelo que examinamos brevemente es un modelo de Freedman y Ruan [FR] que describe una cadena alimenticia de tres especies con defensa de grupo. El parámetro es otra vez el enriquecimiento (la capacidad de soporte del medio), y la meta ha sido encontrar bifurcaciones de Hopf. El propósito biológico de este modelo es demostrar que en el caso de cadenas alimenticias simples con defensa de grupo puede existir una región de estabilidad en la cual las tres poblaciones puedan sobrevivir, a pesar de que el estado de equilibrio positivo puede ser inestable.

Las ecuaciones del modelo son

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= xg(x, K) - yp(x) \\ \frac{dy}{dt} &= y[-r + cp(x)] - zq(y) \\ \frac{dz}{dt} &= z[-s + dq(y)]\end{aligned}\tag{26}$$

donde x denota la población de la presa, y denota la población intermedia que se alimenta de x y es a la vez presa de z y z denota al depredador que se alimenta de y . Suponemos que g, p y q son funciones suaves y que K, r, c y d son constantes positivas.

La función $g(x, K)$ representa el porcentaje de crecimiento específico de la presa en ausencia de depredación. Suponemos que g satisface las condiciones (2.23) y (2.24) del término análogo en el modelo anterior.

La función p denota la función de respuesta del depredador como en el modelo anterior. De la misma manera la función q es interpretada como una función de respuesta del depredador z sobre y , y del depredador y sobre x . Suponemos que g, p tienen las propiedades del modelo anterior, así que el hecho que tienen un

máximo modela el efecto de defensa de grupo. (Por razones técnicas en el análisis de las bifurcaciones del sistema suponemos también que $p(x) - xp'(x) > 0$, $\forall x > 0$.)

El sistema tiene los equilibrios

$$E_0 = (0, 0, 0), \quad E_K = (K, 0, 0), \quad E_\lambda = \left(\lambda, \frac{c\lambda}{r}g(\lambda, K), 0\right) \quad (27)$$

y bajo ciertas condiciones (vease [FR]) otro equilibrio con $z = 0$. En cierto rango de parámetros (que no se especifica en [FR]) el sistema también posee un equilibrio $E^* = (x^*, y^*, z^*)$ con $x^*, y^*, z^* > 0$.

Las conclusiones de este trabajo son las siguientes:

1. Existen un $K_1 > 0$ y conjunto $I(K_1)$ para cual $K \in I(K_1)$ implica que el sistema tiene una órbita periódica. Además $I(K_1)$ es $(K_1, K_1 + \epsilon)$, o $(K_1 - \epsilon, K_1)$, o el punto K_1 .
2. Suponemos que $E^* = (x^*, y^*, z^*)$ con $x^*, y^*, z^* > 0$ existe y que $\lambda < x^* < M < K$, $m_{11} < 0$, $m_{22} \leq 0$ (estas son condiciones técnicas que se explican en [FR]). Entonces, existen $K_2 > 0$ y conjunto $I(K_2)$ para cual $K \in I(K_2)$ implica que el sistema tiene una órbita periódica contenida en el octante $x, y, z > 0$. El conjunto $I(K_2)$ es $(K_2, K_2 + \epsilon)$, o $(K_2 - \epsilon, K_2)$, o el punto K_2 .

Ambos resultados muestran la posibilidad de aparición de órbitas periódicas. Además estas órbitas se bifurcan en puntos fijos y las demostraciones utilizan la teoría de la bifurcación de Hopf que se desarrolló anteriormente. Una desventaja de ambos resultados es que no predice la estabilidad de estas órbitas periódicas. Además en el primer resultado no se garantiza que la órbita periódica quede dentro del octante positivo.

El segundo resultado es más relevante aunque tiene la desventaja de que la condición de existencia del punto fijo E^* no es trivial de verificar. Aun así presentamos aquí algunas de las herramientas usadas en la demostración. Ideas semejantes se usan en el análisis del modelo básico más adelante.

Considerando la linealización alrededor del estado de equilibrio E^* calculando su ecuación característica toma la forma

$$y^3 + a_1y^2 + a_2y + a_3 = 0 \quad (28)$$

donde

$$a_1 = -(m_{11} + m_{22}), \quad a_2 = m_{11}m_{22} - (m_{12}m_{21} + m_{23}m_{32}) \quad (29)$$

$$a_3 = m_{11}m_{23}m_{32} \quad (30)$$

y

$$m_{11} = g(x^*, K) + x^*g_x(x^*, K) - y^*p'(x^*), \quad (31)$$

$$m_{12} = -p(x^*) < 0, \quad m_{21} = cy^*p'(x^*) > 0, \quad (32)$$

$$m_{22} = cp(x^*) - [r + z^*q'(y^*)], \quad m_{23} = -q(y^*) < 0, \quad (33)$$

$$m_{32} = dz^*q'(y^*) > 0 \quad (34)$$

La idea es usar los criterios de Routh-Hurwitz, que nos dice que una condición necesaria y suficiente para que todas las soluciones de (2.31) tengan parte real negativa es

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1 a_2 > a_3. \quad (35)$$

Este es un teorema clásico, y se presento en el primer capítulo.

Ahora, si suponemos que $m_{11} < 0$ y $m_{22} \leq 0$, entonces $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, y (2.31) tiene 2 soluciones puras imaginarias si $a_1 a_2 = a_3$ para algun valor de K , digamos $K = K_2$. Ya que $a_2 > 0$ en $K = K_2$, existe un intervalo $(K_2 - \epsilon, K_2 + \epsilon)$, $\epsilon > 0$, para el cual $K_2 - \epsilon > 0$. Asi para este intervalo, la ecuación característica (2.31) no puede tener raíces reales positivas.

Para $K = K_2$, tenemos

$$(y^2 + a_2)(y + a_1) = 0, \quad (36)$$

con las raíces

$$y_1 = i\sqrt{a_2}, \quad y_2 = -i\sqrt{a_2}, \quad y_3 = -a_1. \quad (37)$$

Al mismo tiempo, para $K \in (K_2 - \epsilon, K_2 + \epsilon)$ las raíces tienen la forma

$$y_1(K) = \alpha(K) + i\beta(K), \quad y_2(K) = \alpha(K) - i\beta(K), \quad y_3(K) = -a_1(K) \quad (38)$$

Entonces cuando K pasa por K_2 tenemos dos valores propios cuya parte real pasa por cero. Usando la teoría de bifurcación de Hopf, para mostrar la aparición de una órbita periódica para $K > K_2$ o $K < K_2$ necesitamos verificar la "condición de transversabilidad"

$$\frac{d\alpha}{dK}|_{K=K_2} \neq 0 \quad (39)$$

Esto se verifica en [FR]. En el análisis del modelo (2.1)-(2.3) usaremos un método semejante, en particular aprovechamos el criterio de Routh-Hurwitz y después verificamos la condición de transversabilidad. Notamos que la teoría de bifurcación de Hopf más refinada que se presento en el primer capítulo puede también predecir la estabilidad lineal de la órbita periódica. Desde luego este cálculo es muy largo, y trataremos de verificar la existencia de oscilaciones estables en nuestro modelo numéricamente.

Puntos de equilibrio y su estabilidad

0.1. Propiedades básicas del modelo

Para analizar el modelo tridimensional (2.1)-(2.2) presentado en el capítulo anterior tratamos primero de simplificarlo reduciendo el número de parámetros de una manera razonable. La manera más sencilla de hacer esto es suponer que los parámetros de crecimiento, migración y depredación son los mismos en cada hábitat.

Primero, suponemos que el efecto de emigración de un hábitat a otro es simétrico, i.e. lo mismo para ambos hábitats, y definimos

$$e = e_1 p_{12} = e_2 p_{21}.$$

Además suponemos que los parámetros que describen el crecimiento logístico (g_i, κ_i), la defensa de grupo (β_i) y el beneficio de depredación al depredador (δ_i) en los hábitats 1 y 2 son los mismos para ambos hábitats. Así, definimos nuevos parámetros

$$\beta = \beta_1 = \beta_2, \quad g = g_1 = g_2, \quad \delta = \delta_1 = \delta_2, \quad \kappa = \kappa_1 = \kappa_2.$$

También introducimos la nueva variable de tiempo τ , y nuevos parámetros p_1, β', μ_1 definidos por

$$\tau = et, \quad p_1 = \frac{g}{e}, \quad \beta' = \frac{\beta}{e}, \quad \mu_1 = \frac{\mu}{e}.$$

Entonces, las ecuaciones (2.1) - (2.3) se reducen a

$$\frac{dx_1}{d\tau} = x_1 p_1 \left(1 - \frac{x_1}{\kappa}\right) + x_2 - \frac{\beta' x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} \quad (1)$$

$$\frac{dx_2}{d\tau} = x_2 p_1 \left(1 - \frac{x_2}{\kappa}\right) + x_1 - \frac{\beta' x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} \quad (2)$$

$$\frac{dy}{d\tau} = \left(-\mu_1 + \frac{\delta' \beta' x_1 x_2}{x_1 + x_2}\right)y \quad (3)$$

Suponemos además que

$$p_1 > 0, \quad \beta' > 0, \quad \kappa > 0, \quad \mu_1 > 0. \quad (4)$$

De la interpretación biológica de los parámetros este es el caso interesante.

Por la misma razón también nos interesan soluciones que corresponden a condiciones iniciales positivas. Definiendo el subconjunto

$$Q_+ = \{(x_1, x_2, y) \in \mathbf{R}^3 : x_1, x_2, y > 0\} \quad (5)$$

de \mathbf{R}^3 es fácil checar que el campo vectorial definido por (3.1)-(3.3) es C^∞ en Q_+ . Del teorema de existencia y unicidad para ecuaciones diferenciales, el sistema (3.1)-(3.3) tiene entonces solución local única (y C^∞ en t) para cada condición inicial en Q_+ . Para que el modelo de poblaciones sea consistente necesitamos además que trayectorias con condiciones iniciales en $\overline{Q_+}$ sigan en $\overline{Q_+}$ para cada $\tau > 0$ (dentro del intervalo de existencia local). Para ver esto checamos que en la frontera de Q_+ el campo vectorial definido por (3.1)-(3.3) apunta hacia adentro. Entonces todas las poblaciones que empiezan no negativas siguen no negativas para cada $\tau > 0$ (dentro del intervalo de existencia local). (Nota: podemos mostrar que el tiempo de existencia se puede extender hasta $+\infty$, pero no hemos mostrado que las soluciones son acotadas).

Las ecuaciones simplificadas (3.1)-(3.3) constituyen un sistema no lineal autónomo, donde x_1 y x_2 son las presas en los hábitats 1 y 2 respectivamente, y y representa la población total de depredadores que se alimenta de x_1 y x_2 . El término

$$x_i p_1 \left(1 - \frac{x_i}{k}\right)$$

en (3.1) y (3.2) modela el crecimiento logístico de las poblaciones x_i , $i = 1, 2$, con k la capacidad de soporte de ambos hábitats, y p_1 el cociente del porcentaje neto de nacimientos, muertes y emigración de una población de presas entre el inverso de la barrera de emigración. Los términos x_2 en (3.1) y x_1 en (3.2) representan la migración de las presas y los términos

$$-\frac{\beta x_1 x_2 y}{x_1 + x_2}$$

modelan el efecto de depredación con defensa de grupo. El número de depredadores depende de la cantidad de las presas consumidas (multiplicado por un factor δ'). La tasa de cambio del número de depredadores también incluye el término $-\mu_1 y$, donde μ_1 es el porcentaje per capita de muertes en la población de depredadores. Dado que $-\mu_1 < 0$, este término contribuye a la disminución de la población de los depredadores

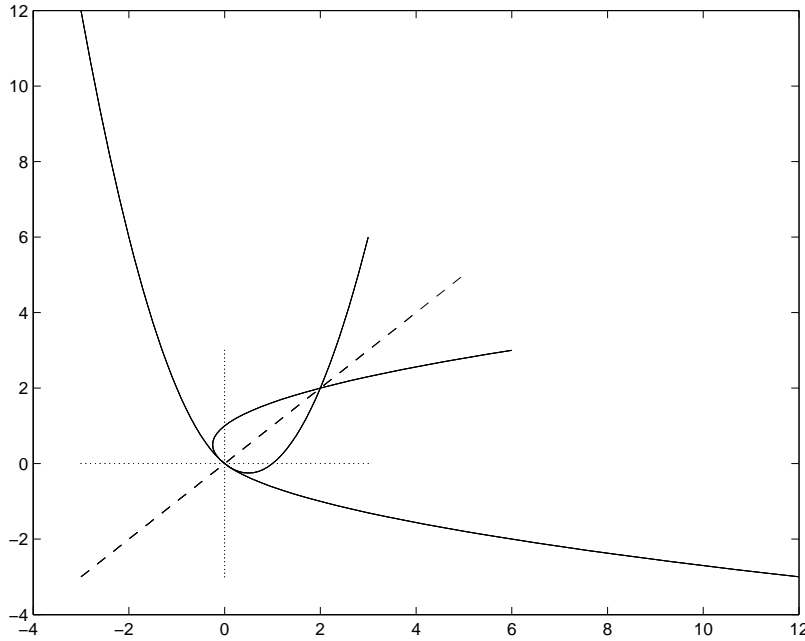


Figura 3.1

Notamos también el caso especial donde $\beta' = 0$ y no hay depredación: la población de x_1, x_2 satisface dos ecuaciones logísticas acopladas por un término lineal que representa la emigración. También el plano $y = 0$ es invariante bajo el flujo de (3.1)-(3.3)

Recordamos que un punto $x_0 \in \mathbf{R}^n$ es un *punto de equilibrio* (o *punto fijo*) de un sistema si y solo si el campo vectorial evaluado en x_0 es el vector cero. Es decir x_0 es un punto de equilibrio del sistema $\dot{x} = f(x)$ si $f(x_0) = 0$.

0.2. Análisis de Puntos Fijos

Encontramos ahora los estados de equilibrio del sistema (3.1)-(3.3). La estabilidad de cada uno de estos puntos se estudia en la sección 3.3 de este capítulo.

(i) El primer punto de equilibrio que detectamos es el origen

$$x_1 = x_2 = y = 0. \quad (6)$$

Esta solución corresponde a la extinción de las tres poblaciones.

(ii) Tenemos también puntos de equilibrio en el plano $y = 0$, i.e. con extinción del depredador. (Estas soluciones también corresponden a los puntos fijos del modelo de las dos ecuaciones logísticas acopladas que notamos anteriormente.)

Buscando soluciones de

$$x_1 p_1 \left(1 - \frac{x_1}{\kappa}\right) + x_2 = 0, \quad x_2 p_1 \left(1 - \frac{x_2}{\kappa}\right) + x_1 = 0 \quad (7)$$

con $x_1, x_2 \geq 0$, observamos que estas se encuentran en la intersección de las parábolas

$$x_2 = -x_1 p_1 \left(1 - \frac{x_1}{\kappa}\right), \quad x_1 = -x_2 p_1 \left(1 - \frac{x_2}{\kappa}\right) \quad (8)$$

en el cuadrante $x_1, x_2 \geq 0$. De la simetría de las dos expresiones bajo sustitución de x_1 por x_2 y viceversa, las dos parábolas son simétricas bajo reflexión por el eje $x_2 = x_1$. Las dos parábolas también intersectan el eje, y buscando soluciones de (3.7) con $x_1 = x_2$, encontramos las soluciones

$$x_1 = \kappa \left(1 + \frac{1}{p_1}\right), \quad x_2 = \kappa \left(1 + \frac{1}{p_1}\right), \quad y = 0. \quad (9)$$

Otra solución es la trivial ($x_1 = x_2 = y = 0$), y podemos checar que las demás intersecciones de las dos parábolas están fuera del cuadrante positivo. Las intersecciones de las dos parábolas se ven en Figura 3.1 (donde hemos usado $k = p_1 = 1$).

(iii) Buscamos ahora puntos fijos con $x_1, x_2, y \neq 0$, i.e donde las tres poblaciones pueden subsistir manteniéndose en un equilibrio. Son estos los estados de equilibrio que más nos interesa analizar.

Proposición 0.1. (a) Sea (x_1, x_2, y) un punto fijo de (3.1)-(3.3) con $x_1, x_2, y \neq 0$. Entonces

$$x_1 = \frac{\mu_1(\bar{x} + 1)}{\delta' \beta'} \quad (10)$$

$$x_2 = \frac{\mu_1(\bar{x} + 1)}{\delta' \beta' \bar{x}} \quad (11)$$

$$y = \frac{1 + \bar{x}}{\beta'} \left(p_1 - \frac{p_1 \mu_1(\bar{x} + 1)}{\kappa \delta' \beta'} + \frac{1}{\bar{x}} \right) \quad (12)$$

donde \bar{x} se define

$$\bar{x} = \frac{x_1}{x_2} \quad (13)$$

y además es una raíz del polinomio cúbico

$$P(\bar{x}) = p_1 \mu_1 \bar{x}^3 + (\delta' \beta' \kappa - \delta' \beta' \kappa p_1 + p_1 \mu_1) \bar{x}^2 + (\delta' \beta' \kappa p_1 - p_1 \mu_1 - \delta' \beta' \kappa) \bar{x} - p_1 \mu_1. \quad (14)$$

(b) Sea \bar{x} una solución de la ecuación $P(x) = 0$, con P como en (3.14). Entonces los puntos (x_1, x_2, y) definidos por (3.10)-(3.12) son puntos fijos del sistema (3.1)-(3.3).

Notamos que la parte (a) es una condición suficiente para que un punto (x_1, x_2, y) con $x_1, x_2, y \neq 0$ sea un punto fijo de (3.1)-(3.3). Entonces, el sistema tiene un máximo de tres puntos fijos. De la parte (b) el número de punto fijos depende del número de raíces del polinomio P . Tenemos que checar que estas definen x_1, x_2, y positivos.

Demostración de Proposición 3.1: (a) Primero usamos (3.3). De

$$\frac{dy}{d\tau} = \left(-\mu_1 + \frac{\delta' \beta' x_1 x_2}{x_1 + x_2}\right) y = 0 \quad (15)$$

con $y \neq 0$ necesitamos que

$$\frac{\delta' \beta' x_1 x_2}{x_1 + x_2} = \mu_1 \Rightarrow x_1 x_2 = \frac{\mu_1 (x_1 + x_2)}{\delta' \beta'} \quad (16)$$

Usando $x_2 \neq 0$,

$$x_1 = \frac{\mu_1 (x_1 + x_2)}{\delta' \beta' x_2} = \frac{\mu_1 (\bar{x} + 1)}{\delta' \beta'}, \quad \text{con } \bar{x} = \frac{x_1}{x_2}. \quad (17)$$

Usando (3.15) otra vez (y $x_1 \neq 0$) tenemos además

$$x_2 = \frac{\mu_1 (x_1 + x_2)}{\delta' \beta' x_1} = \frac{\mu_1 (\bar{x} + 1)}{\delta' \beta' \bar{x}}, \quad \text{con } \bar{x} = \frac{x_1}{x_2}. \quad (18)$$

Hemos obtenido entonces (3.10), (3.11).

De (3.1), necesitamos que

$$\frac{dx_1}{d\tau} = x_1 p_1 \left(1 - \frac{x_1}{\kappa}\right) + x_2 - \frac{\beta' x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} = 0 \quad (19)$$

y entonces que

$$y = \frac{1 + \bar{x}}{\beta} \left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa} \bar{x}_1 + \frac{1}{\bar{x}}\right), \quad \text{con } \bar{x} = \frac{x_1}{x_2}. \quad (20)$$

Notamos que expresando x_1 como función de \bar{x} via (3.16) obtenemos (3.11). De la misma manera, de (3.2) necesitamos que

$$\frac{dx_2}{d\tau} = x_2 p_1 \left(1 - \frac{x_2}{\kappa}\right) + x_1 - \frac{\beta' x_1 x_2 y}{x_1 + x_2} = 0 \quad (21)$$

y entonces

$$y = \frac{1 + \bar{x}}{\beta \bar{x}} \left(p_1 - \frac{p_1 \bar{x}_2}{\kappa} + \bar{x}\right), \quad \text{con } \bar{x} = \frac{x_1}{x_2}. \quad (22)$$

Hemos logrado entonces expresar las soluciones en términos de $\bar{x} = \frac{x_1}{x_2}$, pero tenemos dos expresiones para y .

Comparando ahora (3.20) y (3.22) la condición para que estas dos expresiones sean consistentes es que

$$(1 + \bar{x})\left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa}\bar{x}_1 + \frac{1}{\bar{x}}\right) = \frac{1 + \bar{x}}{\bar{x}}\left(p_1 - \frac{p_1\bar{x}_2}{\kappa} + \bar{x}\right) \quad (23)$$

$$\iff \bar{x}(1 + \bar{x})\left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa}\bar{x}_1 + \frac{1}{\bar{x}}\right) = (1 + \bar{x})\left(p_1 - \frac{p_1\bar{x}_2}{\kappa} + \bar{x}\right) \quad (24)$$

$$\iff \bar{x}p_1 - \frac{p_1\mu_1}{K}\bar{x}(\bar{x} + 1) + 1 = p_1 - \frac{p_1\mu_1}{K}\frac{(\bar{x} + 1)}{\bar{x}} + \bar{x} \quad (25)$$

donde $K = \delta'\beta'\kappa$. Entonces

$$\frac{K\bar{x}^2p_1 - p_1\mu_1K\bar{x}^2(\bar{x} + 1) + K\bar{x}}{K} = \frac{K\bar{x}p_1 - p_1\mu_1K\bar{x}(\bar{x} + 1) + K\bar{x}^2}{K\bar{x}} \quad (26)$$

$$\iff K\bar{x}^2p_1 - p_1\mu_1\bar{x}^2(\bar{x} + 1) + K\bar{x} = K\bar{x}p_1 - p_1\mu_1(\bar{x} + 1) + K\bar{x}^2 \quad (27)$$

$$\iff K\bar{x}^2p_1 - p_1\mu_1\bar{x}^3 - p_1\mu_1\bar{x}^2 + K\bar{x} = K\bar{x}p_1 - p_1\mu_1\bar{x} - p_1\mu_1 + K\bar{x}^2 \quad (28)$$

$$\iff p_1\mu_1\bar{x}^3 + K\bar{x}^2 - K\bar{x}^2p_1 + p_1\mu_1\bar{x}^2 + K\bar{x}p_1 - p_1\mu_1\bar{x} - K\bar{x} - p_1\mu_1 = 0, \quad (29)$$

que es la ecuación $P(\bar{x}) = 0$ con el polinomio P definido en (3.14).

(b) Sea \bar{x} una raíz del polinomio P de (3.14), y sean x_1, x_2 dados por (3.10), (3.11) respectivamente. Entonces

$$\bar{x} = \frac{x_1}{x_2}.$$

Además, siguiendo los pasos que usamos para llegar a (3.16), (3.17) hacia atrás, encontramos que con estos x_1, x_2 la parte derecha de (3.3) es cero.

También, de (3.28), \bar{x} una raíz del polinomio P implica que las dos definiciones de y en (3.20) y (3.22) son compatibles. Con esta definiciones de y y con x_1, x_2 dados por (3.10), (3.11) respectivamente observamos que las partes derechas de (3.1) y (3.2) son también cero.

Entonces, (3.10)-(3.12) con \bar{x} una raíz del polinomio P definen puntos fijos del sistema (3.1)-(3.3).

De la interpretación del sistema (3.1)-(3.3), los puntos fijos aceptables son los que corresponden a raíces de $P(\bar{x})$ de (3.13) que son estrictamente positivas. De (3.10),(3.11) tales \bar{x} nos dan x_1, x_2 positivas.

Encontramos ahora las soluciones de la ecuación cúbica. Observamos que $\bar{x} = 1$ es una raíz real y positiva de $P(\bar{x})$. Con esto podemos factorizar $P(\bar{x})$ como

$$P(\bar{x}) = p_1\mu_1(\bar{x} - 1)(\bar{x}^2 + b\bar{x} + 1) \quad (30)$$

donde

$$b = \frac{\delta'\beta'\kappa}{p_1\mu_1}(1 - p_1) + 2. \quad (31)$$

La ecuación cuadrática tiene soluciones reales para

$$b \in (-\infty, -2] \cup [2, \infty).$$

Para tales b las soluciones son

$$\bar{x} = \frac{1}{2}(-b \pm \sqrt{b^2 - 4}).$$

Para $b \geq 2$ son ambas negativas y para $b \leq -2$ son ambas positivas.

Entonces, la ecuación cúbica $P(\bar{x}) = 0$ tiene tres soluciones aceptables solo si $b \leq -2$, es decir

$$\frac{\delta' \beta' \kappa}{p_1 \mu_1} (p_1 - 1) \geq 4.$$

Para $b < -2$ las tres soluciones son distintas. Notamos que en el caso $b = -2$ tenemos la solución triple $\bar{x} = 1$.

0.3. Estabilidad lineal de los equilibrios

Un punto de equilibrio x_0 de $\dot{x} = f(x)$ se llama hiperbólico si todos los valores propios de la matriz jacobiana $Df(x_0)$ tienen parte real distinta de cero. Si todos los valores propios en un punto de equilibrio de un sistema tienen parte real negativa, entonces el punto es llamado nodo estable y si todos los valores propios tienen parte real positiva, el punto es llamado nodo inestable. Si los valores propios del punto de equilibrio son imaginarios puros, el punto es no hiperbólico y se llama centro.

Nuestro modelo es un sistema de ecuaciones no lineales, y un primer paso en el estudio del comportamiento de una ecuación no lineal cerca a un punto de equilibrio, es el análisis del sistema linealizado.

El comportamiento no lineal de un sistema $\dot{x} = f(x)$ cerca de un punto de equilibrio hiperbólico x_0 esta cualitativamente determinado por el sistema lineal $\dot{x} = \mathcal{A}x$ donde \mathcal{A} es la matriz $\mathcal{A} = Df(x_0)$. La función lineal $\mathcal{A}x = Df(x_0)x$ se llama la parte lineal de f en x_0 .

El sistema $\dot{x} = \mathcal{A}x$ con la matriz $\mathcal{A} = Df(x_0)$ se llama la *linealización* de $\dot{x} = f(x)$ en x_0 .

Si $x_0 = 0$ es un punto de equilibrio de $\dot{x} = f(x)$, entonces $f(0) = 0$ y si usamos el Teorema de Taylor, podemos decir que la función lineal $Df(x_0)x$ es una buena aproximación para la función no lineal $f(x)$ cerca de $x = 0$ y es razonable esperar que el comportamiento del sistema no lineal cercano al punto de equilibrio será aproximado por el comportamiento de su linealización en $x = 0$.

En nuestro problema denotamos la parte derecha de (3.1)-(3.3) por f .

(i) Primero consideramos la linealización de (3.1)-(3.3) alrededor del punto de equilibrio trivial $x_0 = (x_1, x_2, y) = (0, 0, 0)$. Tenemos que

$$\mathcal{A} = Df(x_0) = \begin{pmatrix} p_1 & 1 & 0 \\ 1 & p_1 & 0 \\ 0 & 0 & -\mu_1 \end{pmatrix} \quad (32)$$

Encontremos ahora los valores propios de esta matriz. Tenemos que resolver la ecuación

$$\det(\mathcal{A} - \lambda I) = 0 \quad (33)$$

$$\Leftrightarrow (p_1 - \lambda)(p_1 - \lambda)(-\mu_1 - \lambda) - (-\mu_1 - \lambda) = 0 \quad (34)$$

$$\Leftrightarrow (p_1 - \lambda)^2(-\mu_1 - \lambda) - (-\mu_1 - \lambda) = 0 \quad (35)$$

$$\Leftrightarrow (\mu_1 + \lambda)[(p_1 - \lambda)^2 - 1] = 0. \quad (36)$$

Entonces

$$\lambda = -\mu_1, \quad p_1 - 1, \quad p_1 + 1. \quad (37)$$

Dado que $p_1, \mu_1 > 0$, tendremos siempre por lo menos un valor propio real positivo y el estado de equilibrio trivial es linealmente inestable. Para $p_1 > 1$ tenemos dos direcciones inestables.

(ii) Sea x_0 la solución de (3.8). Tenemos que $x_0 = (x, x, 0)$ con $x = \kappa(1 + \frac{1}{p_1})$. La linealización alrededor de x_0 es

$$\mathcal{A} = Df(x_0) = \begin{pmatrix} p_1(1 - \frac{2x}{\kappa}) & 1 & -\frac{\beta'x}{2} \\ 1 & p_1(1 - \frac{2x}{\kappa}) & -\frac{\beta'x}{2} \\ 0 & 0 & -\mu_1 + \frac{\delta'\beta'x}{2} \end{pmatrix} \quad (38)$$

Sean

$$a = p_1(1 - \frac{2x}{\kappa}), \quad b = -\frac{\beta'x}{2}, \quad c = -\mu_1 + \frac{\delta'\beta'x}{2}. \quad (39)$$

Tenemos que

$$\det(\mathcal{A} - \lambda I) = 0 \Leftrightarrow (c - \lambda)[(a - \lambda)^2 - 1] = 0 \quad (40)$$

y los valores propios son

$$\lambda = c = -\mu_1 + \frac{\delta'\beta'x}{2} = -\mu_1 + \frac{\delta'\beta'}{2}\kappa(1 + \frac{1}{p_1}) \quad (41)$$

y

$$\lambda = a \pm 1 = p_1(1 - \frac{2x}{\kappa}) \pm 1 = -p_1 + 2 \pm 1. \quad (42)$$

Entonces, de (3.41) y (3.42) si $p_1 > 3$ y

$$\mu_1 > \frac{\delta'\beta'}{2}\kappa(1 + \frac{1}{p_1}) \quad (43)$$

el punto fijo será estable.

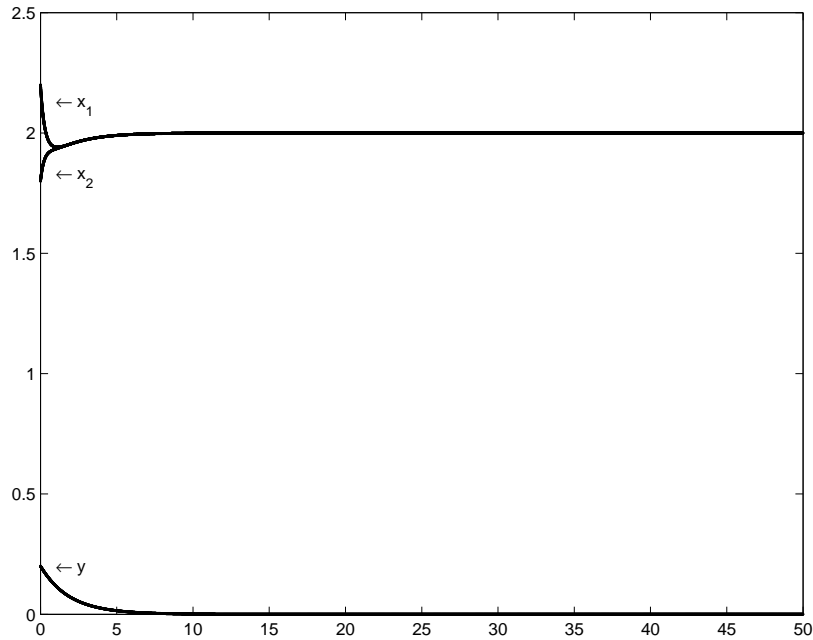


Figura 3.2

Algunos ejemplos de este criterio se ven en las figuras. En ambas figuras hemos usado los valores $p_1 = \kappa = \beta' = \delta' = 1.0$, entonces

$$\frac{\delta' \beta'}{2} \kappa \left(1 + \frac{1}{p_1}\right) = 1.0$$

Para estos valores el punto fijo x_0 tiene componentes $x_1 = 2.0$, $x_2 = 2.0$, $y = 0.0$.

En la figura 3.2 usamos $\mu_1 = 1.2$, y según (3.41), (3.43) el punto fijo es estable. En la figura vemos que las trayectorias que empiezan en $x_1 = 2.2$, $x_2 = 1.8$, $y = 0.2$ convergen rápidamente al punto fijo x_0 para t grande.

Por otro lado, en la figura 3.3 tenemos $\mu_1 = 0.8$, y según (3.41), (3.43) el punto fijo x_0 es inestable. En la figura vemos que las trayectorias que empiezan en $x_1 = 2.2$, $x_2 = 1.8$, $y = 0.2$ se alejan del punto x_0 pero convergen a otro punto fijo con componentes $x_1 = 1.6$, $x_2 = 1.6$, $y = 0.8$. Este es un punto foco de tipo (iii).

(iii) Sea $x_0 = (x_1, x_2, y)$ una de las soluciones de (3.10)-(3.12). La linealización alrededor de x_0 es la matriz

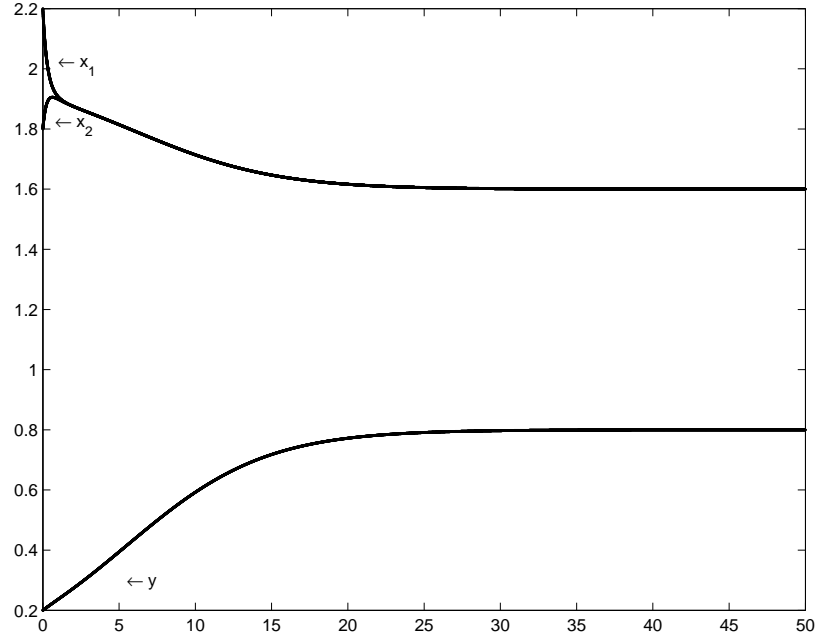


Figura 3.3

$$A = Df(x_0) = \begin{pmatrix} \frac{-p_1 x_1}{\kappa} - \frac{1}{\bar{x}} + \frac{\beta \bar{x} y}{(1+\bar{x})^2} & 1 - \frac{\beta \bar{x}^2 y}{(1+\bar{x})^2} & \frac{-\beta \bar{x}_1}{1+\bar{x}} \\ 1 - \frac{\beta y}{(1+\bar{x})^2} & \frac{-p_1 x_2}{\kappa} - \bar{x} + \frac{\beta \bar{x} y}{(1+\bar{x})^2} & \frac{-\beta x_1}{1+\bar{x}} \\ \frac{\delta \beta y}{(1+\bar{x})^2} & \frac{\delta \beta \bar{x}^2 y}{(1+\bar{x})^2} & 0 \end{pmatrix} \quad (44)$$

La ecuación característica de la linealización es

$$\det(\mathcal{A} - \lambda I) = 0 \iff \lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0 \quad (45)$$

donde

$$a_1 = -L - M \quad (46)$$

$$a_2 = ML + Q\bar{x}^2 - (A-1)(A\bar{x}^2 - 1) + Q \quad (47)$$

$$a_3 = -MQ\bar{x}^2 + Q(1 - A\bar{x}^2) + Q(1 - A)\bar{x}^2 - QL \quad (48)$$

$$L = \frac{-p_1 x_2}{\kappa} - \bar{x} + A\bar{x}, \quad (49)$$

$$M = \frac{-p_1 x_1}{\kappa} - \frac{1}{\bar{x}} + A\bar{x} \quad (50)$$

$$Q = \frac{\delta' \beta' A x_1}{1 + \bar{x}} \quad (51)$$

$$A = \frac{\beta' y}{(1 + \bar{x})^2} \quad (52)$$

Primero tenemos algunos resultados sobre la estabilidad del punto fijo que corresponde a la solución $\bar{x} = 1$ de la ecuación cúbica.

Proposición 0.2. *Sea un punto fijo $x_0 = (x_1, x_2, y)$ de (3.1)-(3.3) dado por (3.10)-(3.12) con $\bar{x} = 1$. Supongamos además que*

$$A \leq 1 \quad (53)$$

(con la notación de arriba) y que

$$\frac{\delta' \beta' \kappa}{p_1 \mu_1} (p_1 - 1) \geq 4. \quad (54)$$

Entonces las soluciones de la ecuación característica (3.45) tienen parte real negativa y x_0 es asintóticamente linealmente estable

Demostración de Proposición 3.2: Usaremos los criterios de Routh - Hurwitz. En particular, tenemos que los valores propios de la matriz \mathcal{A} de (3.44) tienen parte real negativa si y solo si

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1 a_2 > a_3, \quad (55)$$

i.e. con las definiciones de (3.45)-(3.52) Para demostrar la proposición es suficiente entonces checar que $a_1, a_3, a_1 a_2 - a_3$ son positivos.

Para $a_1, \bar{x} = 1$ y (3.10)-(3.11) y las definiciones arriba nos dan

$$L = M = \frac{-p_1 \bar{x}_1}{\kappa} - (1 - A), \quad (56)$$

y de la suposición $A \leq 1$ tenemos que $L = M < 0, \quad a_1 = -2L > 0$.

Para $a_3, \bar{x} = 1$ y (3.10)-(3.11) y las definiciones arriba nos dan

$$a_3 = -MQ + 2Q(1 - A) - QL = -2Q(-L + (1 - A)). \quad (57)$$

De $-L, 1 - A > 0$ es suficiente checar que $Q > 0$. De $\bar{x} = 1$, las definiciones de arriba, y (3.10)-(3.12) tenemos que

$$Q = \frac{\delta' \beta'}{2} A x_1 = \frac{\delta' (\beta')^2}{8} y x_1 \quad (58)$$

con

$$x_1 = \frac{2\mu_1}{\delta'\beta'} > 0, \quad y = p_1 + \frac{2p_1\mu_1}{\kappa\delta'\beta'} + 1. \quad (59)$$

La segunda condición de la proposición implica precisamente $y > 0$. Entonces $Q > 0$ y $a_3 > 0$.

Para $a_1a_2 - a_3$, primero notamos que de $\bar{x} = 1$ y de las definiciones anteriores tenemos

$$-ML = \frac{-p_1^2x_1^2}{\kappa^2} + 2\frac{p_1x_1}{\kappa}(A-1) - (A-1)^2 \quad (60)$$

y entonces

$$-ML + (A-1)^2 = \frac{-p_1^2\bar{x}_1^2}{\kappa^2} + 2\frac{p_1\bar{x}_1}{\kappa}(A-1) < 0 \quad (61)$$

por $x_1 > 0$, $A \leq 1$.

Ahora, de las definiciones anteriores,

$$a_1a_2 - a_3 = \quad (62)$$

$$-(L+M)(ML+Q-(A-1)^2+Q) - (-MQ+2Q(1-A)-QL) \quad (63)$$

$$= (L+M)[-ML+(A-1)^2] - Q[L+M+2(1-A)]. \quad (64)$$

De $\bar{x} = 1$ y (3.60) tenemos que

$$L+M = 2L < 0, \quad -ML + (A-1)^2 < 0, \quad (65)$$

además de los argumentos anteriores y las definiciones de L , M

$$Q > 0, \quad L+M+2(1-A) = 2[L+(1-A)] = \frac{-2p_1\bar{x}_1}{\kappa} < 0. \quad (66)$$

Entonces, de (3.62)-(3.64) tenemos de inmediato $a_1a_2 - a_3 > 0$.

0.4. Análisis de la Bifurcación de Hopf

Análizaremos ahora la posibilidad de la existencia de bifurcaciones de Hopf para el punto fijo $x_0 = (x_1, x_2, y)$ de la Proposición 3.1 que corresponde a $\bar{x} = 1$. El primer paso será buscar puntos en el espacio de los parámetros para los cuales la ecuación característica (3.45) de la linealización alrededor de x_0 tiene dos soluciones imaginarias y una con parte real negativa. Dados estos puntos en el espacio de los parámetros podemos examinar la posibilidad de bifurcaciones para curvas uniparamétricas que pasan por ellos. Para simplificar la situación aquí solo vamos a variar el parámetro κ .

Primero notamos por la Proposición 3.2, que para soluciones con $A \leq 1$ los valores propios de la linealización alrededor de x_0 tienen parte real negativa. Entonces solo tiene sentido buscar para soluciones y puntos en el espacio de los parámetros para los cuales $A > 1$.

Proposición 0.3. Sea el punto fijo $x_0 = (x_1, x_2, y)$ de (3.1)-(3.3) que corresponde a (3.10)-(3.12) con $\bar{x} = 1$ y que además satisface

$$A > 1. \quad (67)$$

Supongamos además que

$$\mu_1^2 + (p_1 - 1)^2 - 14p_1\mu_1 - 34\mu_1 \geq 0, \quad (68)$$

$$\mu_1 + 5p_1 > 0. \quad (69)$$

Entonces existen dos valores de $\kappa > 0$ para los cuales la linealización alrededor de x_0 tiene dos valores propios imaginarios conjugados y un valor propio con parte real negativa.

Observación 0.4. Los dos valores de κ de la proposición dependen de p_1 , μ_1 , δ' , y β' .

Demostración de Proposición 3.3: De los criterios de Ruth-Hurwitz la ecuación característica (3.45) tiene 2 raíces puras imaginarias si y solo si $a_1a_2 = a_3$ para algún valor de κ (digamos $\kappa = \bar{\kappa}$). Usando (3.45)-(3.49)

$$a_1a_2 - a_3 = (A - 1 - L)[Q_1A + 2L(A - 1 + L)] \quad (70)$$

con

$$Q_1 = \delta'\beta'x_1. \quad (71)$$

De (3.48) y $\bar{x} = 1$, (3.11) tenemos

$$A - 1 - L = -\frac{p_1x_2}{\kappa} > 0. \quad (72)$$

Entonces necesitamos encontrar soluciones de

$$Q_1A + 2L(A - 1 + L) = 0. \quad (73)$$

De (3.52) tenemos

$$A = \frac{\beta\bar{y}}{(1 + \bar{x})^2}, \quad (74)$$

además de la expresión (3.20)

$$y = \frac{1 + \bar{x}}{\beta} \left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa} x_1 + \frac{1}{\bar{x}} \right) \quad (75)$$

con $\bar{x} = 1$, $x_1 = x_2$ nos dan

$$A = \frac{1}{2} \left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa} \bar{x}\bar{x}_2 + 1 \right) = \frac{1}{2} \left(p_1 - \frac{p_1}{\kappa} \bar{x}_2 + 1 \right). \quad (76)$$

Usando la expresión para A , y la definición de L en (3.49) con $\bar{x} = 1$ tenemos

$$L = \frac{-p_1\bar{x}_2}{\kappa} - \bar{x} + A\bar{x} = \frac{-p_1\bar{x}_2}{\kappa} - 1 + A = \frac{-p_1\bar{x}_2}{\kappa} - 1 + \frac{p_1}{2} - \frac{p_1\bar{x}_2}{2\kappa} + \frac{1}{2},$$

y así obtenemos

$$L = -\frac{3p_1x_2}{2\kappa} + \frac{p_1}{2} - \frac{1}{2} \quad (77)$$

De la misma manera obtenemos

$$(A - 1 + L) = p_1 - \frac{2p_1x_2}{\kappa} - 1 \quad (78)$$

y

$$Q_1A = \frac{\delta'\beta'\bar{x}_2}{2}(p_1 - \frac{p_1}{\kappa}\bar{x}_2 + 1). \quad (79)$$

Con estas expresiones calculamos

$$Q_1A + 2L(A - 1 + L) = \quad (80)$$

$$\frac{\delta'\beta'x_2p_1}{2} - \frac{\delta'\beta'x_2^2p_1}{2\kappa} + \frac{\delta'\beta'x_2}{2} - \frac{5p_1^2x_2}{\kappa} + \frac{6p_1^2x_2^2}{\kappa^2} + \frac{5p_1x_2}{\kappa} + p_1^2 - 2p_1 + 1 \quad (81)$$

Dado que nos interesa el caso $\kappa > 0$ tenemos que

$$Q_1A + 2L(A - 1 + L) = 0 \iff 2\kappa^2[Q_1A + 2L(A - 1 + L)] = 0 \iff \quad (82)$$

$$\delta'\beta'x_2p_1\kappa^2 - \delta'\beta'x_2^2p_1\kappa + \delta'\beta'x_2\kappa^2 - 10p_1^2x_2^2\kappa + 12p_1^2x_2^2 + 10p_1x_2\kappa + 2p_1^2\kappa^2 - 4p_1\kappa^2 + 2\kappa^2 = 0 \quad (83)$$

Sustituyendo $\bar{x}_2\delta'\beta' = 2\mu_1$ tenemos finalmente

$$a_1a_2 - a_3 = 0 \quad (84)$$

es equivalente a

$$a\kappa^2 + b\kappa + c = 0 \quad (85)$$

con

$$a = \mu_1(p_1 + 1) + (p_1 - 1)^2, \quad b = -\mu_1p_1x_2 - 5p_1(p_1 - 1)x_2, \quad c = 6p_1^2x_2^2. \quad (86)$$

Vemos que tenemos una ecuación cuadrática para κ . Las soluciones dependerán de μ_1 , p_1 , δ' y β' (usando también la expresión (3.11) para x_2).

Primero, para tener raíces reales, necesitamos

$$b^2 - 4ac = \mu_1^2 + (p_1 - 1)^2 + \mu_1(10p_1 - 10 - 24p_1 - 24) \geq 0. \quad (87)$$

Esta es precisamente la condición (3.68).

Además queremos que por lo menos una de las raíces sea positiva. Notamos que el producto de las raíces es

$$\frac{c}{a} = \frac{6p_1^2x_2^2}{\mu_1(p_1 + 1) + (p_1 - 1)^2} > 0 \quad (88)$$

Checamos que si $b < 0$ ambas raíces son positivas. Pero esta es la condición (3.68). \square

Sea ahora $\kappa = \bar{\kappa}$ uno de los valores del parámetro κ en la proposición anterior. Queremos examinar si variando κ en una vecindad de $\bar{\kappa}$ se obtiene una bifurcación de Hopf. Notamos que para algún $\epsilon > 0$ para el cual $\bar{\kappa} - \epsilon > 0$, existe una vecindad de $\bar{\kappa}$, digamos $(\bar{\kappa} - \epsilon, \bar{\kappa} + \epsilon)$ en la cual la ecuación característica no puede tener raíces positivas reales. Para $\kappa = \bar{\kappa}$, la ecuación característica (3.45) se reduce a

$$(\lambda^2 + a_2)(\lambda + a_1) = 0 \quad (89)$$

y las raíces son

$$\lambda_1 = i\sqrt{a_2}, \quad \lambda_2 = -i\sqrt{a_2}, \quad \lambda_3 = -a_1. \quad (90)$$

(chechar signos) Escribimos las raíces en la forma

$$\begin{aligned} \lambda_1(\kappa) &= p(\kappa) + iq(\kappa) \\ \lambda_2(\kappa) &= p(\kappa) - iq(\kappa) \\ \lambda_3(\kappa) &= -a_1(\kappa) \end{aligned} \quad (91)$$

con p, q, a_1 reales. Para aplicar el teorema de la bifurcación de Hopf, necesitamos verificar la condición de transversabilidad

$$\left. \frac{dp}{d\kappa} \right|_{\kappa=\bar{\kappa}} \neq 0 \quad (92)$$

Para verificar esta condición primero sustituimos $\lambda_i(\kappa) = p(\kappa) + iq(\kappa)$ en la ecuación característica (3.45), obteniendo

$$(p(\kappa) + iq(\kappa))^3 + a_1(p(\kappa) + iq(\kappa))^2 + a_2p(\kappa) + a_2iq(\kappa) + a_3 = 0 \iff \quad (93)$$

$$p^3 - 3pq^2 + a_1p^2 - a_1q^2 + a_2p + a_3 + i(3p^2q - q^3 + 2a_1pq + a_2q) = 0. \quad (94)$$

Tomamos ahora la derivada respecto a κ . La parte real nos da

$$p'(3p^2 + 2a_1p + a_2 - 3q^2) + q'(-6pq - 2a_1q) = -a_1p^2 + a_1'q^2 - a_2'p - a_3 \quad (95)$$

y la parte imaginaria nos da

$$p'(6pq + 2a_1q) + q'(3p^2 + 2a_1p - 3q^2 + a_2) = -2a_pq - a_2'q \quad (96)$$

Evaluando p y q en $\kappa = \bar{\kappa}$ obtenemos respectivamente el sistema

$$\frac{dp}{d\kappa}(-3\bar{q}_1^2 + a_2) + \frac{dq}{d\kappa}(-2a_1\bar{q}_1) = a_1'\bar{q}_2 - a_3' \quad (97)$$

$$\frac{dp}{d\kappa}(2a_1\bar{q}_1) + \frac{dq}{d\kappa}(-3\bar{q}_1^2 + a_2) = -a_2'\bar{q}_1. \quad (98)$$

donde a_1, a_2 y a_3 son también funciones de κ (evaluadas en $\kappa = \bar{\kappa}$).

Resolviendo el sistema lineal $\frac{dp}{d\kappa}(\bar{\kappa})$ y $\frac{dq}{d\kappa}(\bar{\kappa})$, obtenemos

Conclusiones

Hemos analizado un modelo sencillo que describe la interacción entre una especie depredadora y una especie presa que se encuentra en gran cantidad, la presa vive en dos hábitats y muestra una defensa de grupo contra el depredador siendo más efectiva en el hábitat donde hay un mayor número de presas. El depredador puede alimentarse en ambos hábitats pero es de esperarse que preferirá alimentarse en el hábitat donde exista una menor cantidad de presas ya que la defensa de grupo del hábitat con menor cantidad de individuos será menor.

Hicimos un análisis de estabilidad para el punto de equilibrio en donde se extinguen ambas poblaciones así como para el punto de equilibrio en el que se extingue el depredador y por último un análisis de estabilidad para el punto de equilibrio en donde ambas especies sobreviven e interactúan. El punto de equilibrio cero siempre es inestable, mientras que el punto de equilibrio con extinción del depredador es estable, para un rango de los parámetros ya que fuera de este rango hay inestabilidad. Para el punto de equilibrio distinto de cero encontramos una condición de umbral κ para la respuesta del depredador hacia la presa, si esta condición es lo suficientemente grande en comparación al tamaño del inverso de la barrera, entonces tendremos un cambio de estabilidad en la solución de equilibrio que nos lleva a una Bifurcación de Hopf. Esto ocurre en el caso en que $A = 1$.

Si $A \leq 1$ entonces el sistema evoluciona hacia un estado estable. Si $A > 1$ y $\kappa > \bar{\kappa}$ el punto de equilibrio se desestabiliza y surgieron órbitas periódicas por medio de bifurcación de Hopf.

La bifurcación de Hopf nos ayudó a encontrar una región de inestabilidad en una vecindad del punto de equilibrio donde coexisten las especies y en el que las poblaciones sobreviven bajo fluctuaciones regulares.

Númericamente hemos demostrado que si enriquecemos la capacidad de soporte de la presa lo suficiente, esto puede causar una desestabilización en el equilibrio lo que provoca que surjan oscilaciones y las poblaciones de las especies fluctúen. De esta manera le damos validez a la llamada “paradoja de Rosenzweig” en la parte que refiere a la desestabilización de un equilibrio, mientras que la parte que refiere a la extinción del depredador de la paradoja no es válida para el sistema que hemos analizado.

Bibliografía

[B] H.M.H. Braun: Primary production in the Serengeti: purpose, methods and some results of research, *Ann. Univ. Abidjan, Ser. E (Ecologie)* 6, 171-188 (1973)

[KBW] Q.J.A. Khan, E. Balakrishnan, G.C. Wake: Analysis of predator-prey system with switching, *Bull. Math. Biol.* 66, 109-123 (2004)

[FR] H.I. Freedman, S.Ruan: Hopf bifurcation in three-species food chain models with group defence, *Math. Biosci.* 111, 73-87 (1992)

[FW] H.I. Freedman, G. Wolkowicz: Predator-prey system with group defence: the paradox of enrichment revisited, *Bull. Math. Biol.* 48, 493-508 (1986)

[G] M.E. Gilpin: Enriched predator-prey systems: theoretical stability, *Science* 177, 902-904 (1972)

[Gh] J. Guckenheimer, P.J. Holmes: *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcation of Vector Fields*, Springer-Verlag (1983)

[M] R.M. May: Limit cycles in predator-prey communities, *Science* 175, 900-902 (1972)

[Mc] S.J. McNaughton: Grassland-herbivore dynamics, in *Serengeti: Dynamics of an ecosystem*, A.R.E. Sinclair, M. Norton Griffiths (Eds.), pp. 46-81 Univ. Of Chicago Press, Chicago (1979)

[Rb] C. Robinson: *An introduction to dynamical systems: continuous and discrete*, Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey (2004)

[Rs] M.L. Rosenzweig: Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in biological time, *Science* 171, 385-387 (1971)

[S] A.R.E. Sinclair: The resource limitation of trophic levels in tropical grassland systems, *J. Anim. Ecol.* 44, 497-520 (1972)

[W] S. Wiggins: *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, Springer-Verlag, New York (1990)