



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS  
MATEMÁTICAS Y  
DE LA ESPECIALIZACIÓN EN ESTADÍSTICA APLICADA**

**COMPETENCIA Y DEPREDACIÓN: ESTABILIDAD Y  
COEVOLUCIÓN**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
LUIS MIGUEL VALENZUELA GÓMEZ**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. MANUEL JESÚS FALCONI MAGAÑA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:  
DR. GAMALIEL BLÉ GONZÁLEZ  
CIENCIAS BÁSICAS, UJAT  
DR. PEDRO EDUARDO MIRAMONTES VIDAL  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. AGOSTO DE 2016**



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.

# Dedicatorias

*A Dios...*

*Gracias al ser supremo en quién confío, por que cuando estuve a punto de desfallecer, siempre estuvo conmigo.*

*A mi esposa...*

*Quiero agradecer a mi amada esposa Cecilia del Carmen que siempre ha estado allí desde el comienzo y final de este proyecto, gracias por ser parte fundamental en mi vida y por darme a mis hijos Daniel Eduardo y Luis Emanuel.*

*A mis padres...*

*Gracias a mi padre Candelario, por que siempre me impulsaste para lograr este sueño, gracias por ser mi amigo incondicional, a mi madre por darme la vida y amarme por sobre todas las cosas.*

*A mis hijos...*

*Agradezco que siempre esperan y me reciben con muestras de cariño, sin lugar a dudas son la mayor motivación de mi vida para luchar y ser mejor.*

# Agradecimientos

*Quiero extender mis más sincero agradecimiento a mi director de tesis, Dr. Manuel Jesús Falconi Magaña, por haber confiado en mí para la realización de este trabajo, así como por las horas que me dedico y por compartir sus conocimientos conmigo.*

*De manera personal quiero agradecer al Dr. Gamaliel Blé González por su tiempo y paciencia, gracias por sus consejos y sugerencias es usted una de las personas que más admiro, tanto por su capacidad como por su calidad humana.*

*Quiero agradecer al jurado, a la Doctora María de Lourdes Esteban Peralta que sin lugar a dudas contribuyo para que este proyecto tuviera la calidad esperada, a la Doctora Clara Garza Hume por sus valiosas sugerencias y consejos, por último pero no por ello menos importante quiero agradecer de manera especial al Dr. Joaquín Delgado Fernández por sus valiosas sugerencias y comentarios que permitieron el mejoramiento de esta tesis.*

*Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haberme apoyado económicamente con número de becario 213155 para realizar mis estudios de posgrado.*

# COMPETENCIA Y DEPRDACIÓN: ESTABILIDAD Y COEVOLUCIÓN

LUIS MIGUEL VALENZUELA GÓMEZ

Cd. Universitaria, Agosto de 2016

# Índice general

<b>Introducción</b>	<b>3</b>
<b>1. Preliminares</b>	<b>6</b>
1.1. Dinámica local alrededor de los puntos de equilibrio . . . . .	6
1.2. Órbitas periódicas y conjuntos límites . . . . .	8
1.3. Aplicación de Poincaré . . . . .	10
1.4. Bifurcación . . . . .	12
<b>2. Modelo Holling-Tanner con depredador generalista</b>	<b>14</b>
2.1. Análisis de subsistemas . . . . .	15
2.2. Estabilidad local para $m=2, c=0$ . . . . .	16
2.3. Estabilidad local para $m>2, c>0$ . . . . .	21
2.4. Condiciones que determinan una bifurcación Cero-Hopf . . . . .	23
2.5. Análisis de otro subsistema . . . . .	30
2.5.1. Estabilidad local . . . . .	31
2.5.2. Puntos de equilibrio no triviales . . . . .	35
2.5.3. Existencia de más de un punto de equilibrio no trivial . . . . .	40
2.5.4. Existencia de órbitas periódicas . . . . .	42
<b>3. Efecto de la depredación preferencial</b>	<b>45</b>
3.1. Depredación sobre dos presas en competencia . . . . .	45
3.1.1. Un modelo . . . . .	45
3.1.2. Coexistencia de las presas y un depredador . . . . .	46
<b>4. Modelo depredador presa con estrategias</b>	<b>52</b>
4.1. Estrategias evolutivamente estables y de convergencia estable . . . . .	53
4.2. Descripción del modelo . . . . .	55
4.2.1. Análisis de estrategias . . . . .	57

4.2.2. Simulación numérica . . . . .	59
<b>Bibliografía</b>	<b>74</b>
<b>Apéndice</b>	<b>79</b>
<b>A. Forma normal</b>	<b>80</b>
<b>B. Valores de las funciones <math>c_i(\theta)</math></b>	<b>82</b>
<b>C. Valores de las funciones <math>v_i(2\pi)</math></b>	<b>90</b>
<b>D. Creación de ciclos límites a partir de focus múltiples</b>	<b>91</b>
<b>E. Valor del punto de equilibrio <math>(x^*, y^*, z_1^*, z_2^*)</math></b>	<b>92</b>
<b>F. Eigenvalores de la submatriz <math>X</math></b>	<b>94</b>
<b>G. Determinación de (4.11), (4.12) y (4.13)</b>	<b>95</b>

# Introducción

Las fuentes ambientales que causan la mortalidad en una población representan uno de los factores selectivos más importantes que controlan o gobiernan la evolución de las historias de vida de los organismos [D]. Por otra parte, esta mortalidad a menudo es dependiente del tamaño de la población [S1, Ch]. Uno de los ejemplos mejor documentados de evolución de historia de vida, se muestra como una respuesta a la selección natural causada por depredación que depende del tamaño, como es el caso de la evolución de la historia de vida en los peces de ornato conocidos como guppies [RE, RB]. Las diferencias en la mortalidad impuesta en los guppies por diferentes depredadores han sido probablemente una clave fundamental en la evolución de los diferentes patrones de esfuerzo reproductivo. En particular, las poblaciones expuestas a fuerte depredación sobre los individuos más grandes han evolucionado hacia un mayor esfuerzo reproductivo y a madurar en tallas más pequeñas y edades más tempranas, que las poblaciones expuestas principalmente a depredación más débil sobre los individuos de talla menor (para ver otros aspectos de este fenómeno se recomienda [RBRR, RT]). La dependencia de la talla caracteriza a muchos sistemas depredador-presa y a menudo es el caso que las presas pueden evitar depredación si alcanzan tallas suficientemente grandes, [WG, DEJ, CBN, Ca, Cb, JB].

Otro punto en el que la depredación dependiente de la talla parece ser importante es en la plasticidad de las historias de vida. En una gran variedad de animales acuáticos encontramos ejemplos de los cambios que ocurren en el desarrollo y en las historias de vida; entre otros, se pueden citar, *Daphnia* [S], caracoles [CC, Ca, Cb] y peces [BM, B1]. Chase en 1999, realizó un experimento en el que se permitió que el caracol del género *Helisoma* soportara diferentes niveles de depredación de acuerdo con la talla. Sus observaciones muestran que estos caracoles ajustan sus estrategias de historia de vida en forma adaptativa, dedicando más energía al crecimiento y menos a la repro-



ducción temprana cuando son expuestos a altos niveles de depredación sobre los individuos pequeños. Es interesante notar la influencia que, sobre este fenómeno, tiene la disponibilidad de alimento. Una gran disponibilidad de recursos provoca un mayor crecimiento cuando los individuos están expuestos a depredación talla-dependiente, pero no tiene ningún efecto en ausencia de este tipo de depredación [Cb, D].

En relación con la situación descrita en los párrafos anteriores, en este trabajo se considera una población de presas con dos clases de edad: la densidad de la no-reproductiva es denotada con  $y$  y de la clase reproductiva denotada por  $x$ . En la población de depredadores se consideran dos tipos, el primero de ellos denotado por  $z_1$  que consume sólo individuos de la clase  $x$  y el segundo denotado por  $z_2$  que consume individuos de ambas clases. Tanto  $z_1$  como  $z_2$  producen individuos de ambos tipos, con una rapidez que depende de un cierto parámetro  $e$  que afecta la tasa de reproducción. La estrategia del depredador está representada por el parámetro  $e$  y toma valores en el intervalo  $[0, 1]$ . El grupo  $z_1$  reproduce organismos del grupo  $z_2$  con una tasa per cápita de  $ee_{max}$ . El modelo general a considerar es

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= \rho x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - a_1 f_1(x) z_1 - a_2 f_2(x) z_2 - \nu_1 xy, \\
\dot{y} &= \nu_2 xy - \mu y - a_3 \bar{f}_2(y) z_2, \\
\dot{z}_1 &= b_1(e) a_1 f_1(x) z_1 + b_2 a_2 f_2(x) z_2 - ee_{max} a_1 f_1(x) z_1 - d_1 z_1, \\
\dot{z}_2 &= ee_{max} a_1 f_1(x) z_1 + (\beta a_2 f_2(x) + \gamma a_3 \bar{f}_2(y)) z_2 - d_2 z_2.
\end{aligned} \tag{1}$$

Supondremos que  $b_1$  es una función decreciente de  $e$ ; la energía dispuesta para incrementar la tasa de crecimiento del grupo 2 por parte del grupo 1 hace que su propia tasa de crecimiento disminuya. Antes de abordar el estudio del sistema general (1) consideraremos un sistema depredador presa, que surge como caso de interés del modelo (1) cuando sólo hay un depredador.

Para tratar otro aspecto de la depredación preferencial, en la sección 3.1 analizaremos el caso de dos especies competidoras que son presa de una tercera especie y se estudiarán las consecuencias que tiene sobre la estabilidad del sistema, el consumo de las presas dominantes. Este problema ha sido tratado en [V, A, AM, HL, L1, L2]. En este trabajo seguiremos las ideas propuestas por Abrams, 1999 tomando un modelo de la forma

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \frac{q_1xz}{x^m + y^m + a} - \alpha_{12}xy \\
\dot{y} &= r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \frac{q_2yz}{x^m + y^m + a} - \alpha_{21}xy \\
\dot{z} &= sz \left(1 - \frac{z}{\alpha x^m + \beta y^m + c}\right), \tag{2}
\end{aligned}$$

donde (2) supone que las especies competidoras  $x$  y  $y$  tienen un crecimiento logístico en ausencia del depredador, con capacidades de carga  $K_1$  y  $K_2$  respectivamente. La variable  $\alpha_{ij}$  es la tasa que mide el efecto de la competencia de la clase  $j$  sobre la clase  $i$ , en la tasa de crecimiento de la especie  $i$  y se considera que es proporcional al número de encuentros entre ellas;  $q_i$  es la tasa de captura sobre la presa  $i$  que ejerce el depredador  $z$  (a menudo se le conoce como vulnerabilidad de la presa). Los parámetros  $\alpha$  y  $\beta$  representan una medida de la calidad de los alimentos consumidos para la conversión en biomasa para el depredador, y por último  $c > 0$  indica una fuente alternativa de comida para el depredador.

Para el estudio de los sistemas (1), (2), este trabajo está organizado de la siguiente manera; en el capítulo 1 se dan las definiciones y teoremas utilizados para analizar los sistemas a estudiar. En el capítulo 2 se realiza un análisis de un subsistema de (2) en el plano y se determina la existencia de órbitas periódicas para varios casos. En el capítulo 3 se establecen las condiciones bajo las cuales un tercer competidor puede integrarse al subsistema estudiado en el capítulo anterior garantizando la coexistencia de las especies. Por último en el capítulo 4 se determinan los tipos de estrategias que pueden darse en el sistema (1). Los resultados de carácter más teórico que se usan en este capítulo 4 se presentan en un apéndice. Al final del capítulo se incluyen algunas simulaciones numéricas realizadas con Mathematica.

# Capítulo 1

## Preliminares

En este capítulo presentaremos algunas definiciones y conceptos de la teoría de ecuaciones diferenciales que utilizaremos en el desarrollo de este trabajo. Estos resultados pueden ser consultados en [P, K, H].

### 1.1. Dinámica local alrededor de los puntos de equilibrio

Consideremos el sistema no lineal de ecuaciones diferenciales definido por

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}), \quad (1.1)$$

donde  $f : E \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $E \subset \mathbb{R}^n$  abierto y  $f \in C^1(E)$ . Del teorema fundamental de existencia y unicidad tenemos que el sistema con condición inicial,

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}), \quad \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0, \quad (1.2)$$

tiene una única solución  $\phi(t, \mathbf{x}_0)$  definida en un intervalo maximal  $I(\mathbf{x}_0)$ . Al conjunto de funciones  $\phi_t$  definidas por

$$\phi_t(\mathbf{x}_0) = \phi(t, \mathbf{x}_0) \quad (1.3)$$

se les llama flujo de la ecuación diferencial (1.2) o bien flujo del campo vectorial  $f(\mathbf{x})$ .

Un punto  $\mathbf{x}_0 \in \mathbb{R}^n$  es llamado punto de *equilibrio* o *crítico* de (1.1) si  $f(\mathbf{x}_0) = 0$ . Si todos los valores propios de  $Df(\mathbf{x}_0)$  tienen parte real distinta

de cero, a  $\mathbf{x}_0$  se le llama punto de equilibrio *hiperbólico*. Al sistema lineal dado por  $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ , con  $A = Df(\mathbf{x}_0)$  se le llama linealización del sistema (1.1) en  $\mathbf{x}_0$ .

Un punto de equilibrio hiperbólico  $\mathbf{x}_0$  de (1.1) es llamado un *sumidero* si todos los eigenvalores de la  $Df(\mathbf{x}_0)$  tienen parte real negativa. Es llamado *fuentes* si todos los eigenvalores de  $Df(\mathbf{x}_0)$  tienen parte real positiva y es llamado *silla* si  $Df(\mathbf{x}_0)$  tiene al menos un eigenvalor con parte real positiva y al menos un eigenvalor con parte real negativa.

Un resultado muy importante en la teoría cualitativa de las ecuaciones diferenciales es el teorema de Hartman-Grobman, el cual garantiza que un sistema no lineal alrededor de un punto de equilibrio hiperbólico se comporta como su linealización. Más específicamente tenemos

**Teorema 1.1.1** (*Hartman-Grobman*)

Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  que contiene al origen,  $f \in C^1(E)$  y  $\phi_t$  el flujo del sistema no lineal (1.1). Si el cero es un punto de equilibrio hiperbólico con  $A = Df(0)$ , entonces existe un homeomorfismo  $H$ , de un abierto  $U \subset \mathbb{R}^n$  que contiene el origen, sobre un abierto  $V$  que contiene al origen, tal que para  $\mathbf{x}_0 \in U$  y  $t \in I(\mathbf{x}_0)$

$$H \circ \phi_t(\mathbf{x}_0) = e^{At}H(\mathbf{x}_0). \quad (1.4)$$

Esto es, el sistema (1.1) es topológicamente conjugado al sistema lineal  $\dot{\mathbf{y}} = A\mathbf{y}$ .

**Definición 1.1.1** Si  $\phi_t$  denota el flujo del sistema diferencial (1.1) definido para todo  $t \in \mathbb{R}$ , un punto de equilibrio  $\mathbf{x}_0$  de (1.1) es **estable** si para todo  $\epsilon > 0$  existe un  $\delta > 0$  tal que para todo  $\mathbf{x} \in N_\delta(\mathbf{x}_0)$  y  $t \geq 0$  se tiene

$$\phi_t(\mathbf{x}) \in N_\epsilon(\mathbf{x}_0).$$

El punto de equilibrio  $\mathbf{x}_0$  es **inestable** si no es estable.

**Definición 1.1.2** El punto de equilibrio  $\mathbf{x}_0$  es **asintóticamente estable** si es estable y si existe un  $\delta > 0$  tal que para todo  $\mathbf{x} \in N_\delta(\mathbf{x}_0)$  se tiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi_t(\mathbf{x}) = \mathbf{x}_0.$$

**Teorema 1.1.2** (*Liapunov*)

Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  el cual contiene a  $\mathbf{x}_0$ . Suponga que  $f \in C^1(E)$  y que  $f(\mathbf{x}_0) = 0$ , supongamos también que existe una función  $V \in C^1(E)$  tal que  $V(\mathbf{x}_0) = 0$  y  $V(\mathbf{x}) > 0$  para  $\mathbf{x} \in E \setminus \{\mathbf{x}_0\}$ .

- a) Si  $\dot{V} \leq 0$  en  $E \setminus \{\mathbf{x}_0\}$  entonces  $\mathbf{x}_0$  es **estable**.
- b) Si  $\dot{V} < 0$  en  $E \setminus \{\mathbf{x}_0\}$  entonces  $\mathbf{x}_0$  es **asintóticamente estable**.
- c) Si  $\dot{V} > 0$  en  $E \setminus \{\mathbf{x}_0\}$  entonces  $\mathbf{x}_0$  es **inestable**.

## 1.2. Órbitas periódicas y conjuntos límites

La *trayectoria positiva* (o *hacia adelante*) de (1.1) a través de  $\mathbf{x}_0$  en el tiempo  $t = 0$  se define por

$$\Gamma_{\mathbf{x}_0}^+ = \{\mathbf{x} \in E \mid \mathbf{x} = \phi(t, \mathbf{x}_0), t \geq 0\}, \quad (1.5)$$

de manera similar se denota la *trayectoria negativa* (o *hacia atrás*) como  $\Gamma_{\mathbf{x}_0}^-$ . Cualquier trayectoria  $\Gamma$  se considera como

$$\Gamma = \Gamma^+ \cup \Gamma^-. \quad (1.6)$$

**Definición 1.2.1** Un punto  $\mathbf{p} \in E$  es  $\omega$ -límite de la trayectoria  $\phi(\cdot, \mathbf{x})$  del sistema (1.1) si existe una sucesión  $t_n \rightarrow \infty$  tal que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \phi(t_n, \mathbf{x}) = \mathbf{p}.$$

De manera similar, si existe una sucesión  $t_n \rightarrow -\infty$  tal que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \phi(t_n, \mathbf{x}) = \mathbf{q},$$

y el punto  $\mathbf{q} \in E$ , entonces el punto  $\mathbf{q}$  es llamado  $\alpha$ -límite de la trayectoria  $\phi(\cdot, \mathbf{x})$  para el sistema (1.1). El conjunto de todos los puntos  $\omega$ -límites de la trayectoria  $\Gamma$  es llamado el conjunto  $\omega$ -límite de  $\Gamma$  y se denota por  $\omega(\Gamma)$ . El conjunto de todos los puntos  $\alpha$ -límites de una trayectoria  $\Gamma$  es llamado el conjunto  $\alpha$ -límite de  $\Gamma$  y es denotado por  $\alpha(\Gamma)$ .

En la definición anterior al conjunto de todos los puntos de  $\Gamma$ ,  $\alpha(\Gamma) \cup \omega(\Gamma)$  es llamado el *conjunto límite* de  $\Gamma$ .

**Teorema 1.2.1** *Los conjuntos  $\alpha(\Gamma)$  y  $\omega(\Gamma)$  son subconjuntos cerrados de  $E$  y si  $\Gamma$  está contenido en un subconjunto compacto de  $\mathbb{R}^n$ , entonces  $\alpha(\Gamma)$  y  $\omega(\Gamma)$  son*

- *No vacíos.*
- *Conexos.*
- *Compactos de  $E$ .*
- *Invariantes con respecto al flujo  $\phi_t$  de (1.1).*

**Definición 1.2.2** *Una órbita periódica o ciclo de (1.1) es cualquier solución cerrada de (1.1) la cual no es un punto de equilibrio de (1.1). Una órbita periódica  $\Gamma$  es llamada estable si para cada  $\epsilon > 0$  existe una vecindad  $U$  de  $\Gamma$  tal que para cada  $\mathbf{x} \in U$ ,  $d(\Gamma_{\mathbf{x}}^+, \Gamma) < \epsilon$ , es decir para todo  $\mathbf{x} \in U$  y todo  $t \geq 0$ ,  $d(\phi(t, \mathbf{x}), \Gamma) < \epsilon$ . Una órbita periódica  $\Gamma$  es llamada inestable si no es estable; y  $\Gamma$  es llamada asintóticamente estable si es estable y para cualquier  $\mathbf{x}$  en una vecindad de  $U$  de  $\Gamma$*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} d(\phi(t, \mathbf{x}), \Gamma) = 0.$$

Los ciclos del sistema (1.1) corresponden a soluciones periódicas de (1.1). La trayectoria  $\phi(\cdot, \mathbf{x})$  define una solución cerrada de (1.1) si y sólo si para todo  $t \in \mathbb{R}$ ,

$$\phi(t + T, \mathbf{x}_0) = \phi(t, \mathbf{x}_0) \text{ para algún } T > 0. \quad (1.7)$$

El mínimo valor de  $T$  para el cual la ecuación (1.7) se cumple es llamado período de la órbita  $\phi(\cdot, \mathbf{x}_0)$ .

Sea  $\Gamma$  una órbita periódica y  $N$  una vecindad de  $\Gamma$  la variedad local *estable* e *inestable* están dadas respectivamente por

$$S(\Gamma) = \{\mathbf{x} \in N \mid d(\phi_t(\mathbf{x}), \Gamma) \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty \text{ y } \phi_t(\mathbf{x}) \in N \text{ para toda } t \geq 0\},$$

y

$$U(\Gamma) = \{\mathbf{x} \in N \mid d(\phi_t(\mathbf{x}), \Gamma) \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow -\infty \text{ y } \phi_t(\mathbf{x}) \in N \text{ para toda } t \leq 0\},$$

La variedad global *estable* e *inestable* están definidas por

$$W^s(\Gamma) = \bigcup_{t \geq 0} \phi_t(S(\Gamma)) \quad (1.8)$$

y

$$W^u(\Gamma) = \bigcup_{t \leq 0} \phi_t(U(\Gamma)). \quad (1.9)$$

**Definición 1.2.3** *Un ciclo límite  $\Gamma$  del sistema en el plano (1.1) es un conjunto  $\alpha$ -límite o conjunto  $\omega$ -límite de alguna trayectoria de (1.1) que no es  $\Gamma$ . Si un ciclo  $\Gamma$  es el conjunto  $\omega$ -límite de cada trayectoria en alguna vecindad de  $\Gamma$ , entonces  $\Gamma$  es llamado un ciclo  $\omega$ -límite o ciclo límite estable; Si  $\Gamma$  es el conjunto  $\alpha$ -límite de toda trayectoria en alguna vecindad de  $\Gamma$ , entonces  $\Gamma$  es llamado un ciclo  $\alpha$ -límite o ciclo límite inestable; y si  $\Gamma$  es el conjunto  $\omega$ -límite de una trayectoria distinta de  $\Gamma$  y además es el conjunto  $\alpha$ -límite de otra trayectoria distinta de  $\Gamma$ , entonces  $\Gamma$  es llamado un ciclo límite semi-estable.*

### 1.3. Aplicación de Poincaré

Una de las herramientas básicas más usadas para estudiar la estabilidad y bifurcación de órbitas periódicas es la aplicación de Poincaré, los conceptos y resultados que aquí presentamos pueden ser consultados en [P].

**Teorema 1.3.1** *Sea  $E$  un subconjunto de  $\mathbb{R}^n$  y  $f \in C^1(E)$ . Supongamos que  $\phi_t(\mathbf{x}_0)$  es una solución periódica de (1.1) de periodo  $T$  y el ciclo*

$$\Gamma = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n \mid \mathbf{x} = \phi_t(\mathbf{x}_0), 0 \leq t \leq T\} \subset E.$$

*Sea  $\Sigma$  el hiperplano ortogonal a  $\Gamma$  en  $\mathbf{x}_0$ , es decir*

$$\Sigma = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n \mid (\mathbf{x} - \mathbf{x}_0) \cdot f(\mathbf{x}_0) = 0\}.$$

*Entonces existe un  $\delta > 0$  y una única función  $\tau(\mathbf{x})$ , continuamente diferenciable para  $\mathbf{x} \in N_\delta(\mathbf{x}_0)$ , tal que  $\tau(\mathbf{x}_0) = T$  y*

$$\phi_{\tau(\mathbf{x})}(\mathbf{x}) \in \Sigma$$

*para toda  $\mathbf{x} \in N_\delta(\mathbf{x}_0)$ .*

**Definición 1.3.1** Sea  $\Gamma$ ,  $\Sigma$ ,  $\delta$  y  $\tau$  definidas como en el teorema (1.3.1). Entonces para  $\mathbf{x} \in N_\delta(\mathbf{x}_0) \cap \Sigma$  la función

$$P(\mathbf{x}) = \phi_{\tau(\mathbf{x})}(\mathbf{x})$$

es llamada *aplicación de Poincaré* para  $\Gamma$  en  $\mathbf{x}_0$ .

A la función

$$d(s) = P(s) - s$$

se le llama *función desplazamiento*.

**Observación 1.3.1** La aplicación de Poincaré está bien definida en una vecindad de un punto de equilibrio cuya parte lineal tiene valores propios complejos imaginarios puros o con parte real muy pequeña.

La derivada de la aplicación de Poincaré determina la estabilidad de la órbita periódica  $\Gamma$ . En particular, para el caso de dimensión 2 tenemos el siguiente resultado.

**Teorema 1.3.2** Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^2$  y supongamos que  $f \in C^1(E)$ . Sea  $\gamma(t)$  una solución periódica de (1.1) de periodo  $T$ . Entonces la derivada de la aplicación de Poincaré  $P(s)$  a lo largo de una línea recta  $\Sigma$  normal a  $\Gamma = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^2 \mid \mathbf{x} = \gamma(t) - \gamma(0), 0 < t < T\}$  en  $\mathbf{x} = 0$  esta dada por

$$P'(0) = e^{\int_0^T \nabla \cdot f(\gamma(t)) dt}.$$

**Corolario 1.3.1** Bajo las hipótesis del teorema (1.3.2), la solución periódica  $\gamma(t)$  es un ciclo límite estable si

$$\int_0^T \nabla \cdot f(\gamma(t)) dt < 0,$$

y es un ciclo límite inestable si

$$\int_0^T \nabla \cdot f(\gamma(t)) dt > 0.$$

En general, la derivada de la aplicación de Poincaré es una matriz y los valores propios de esta matriz determinan la estabilidad de la órbita periódica. En la siguiente sección mostraremos un resultado que permite determinar dicha estabilidad.



## 1.4. Bifurcación

Sea

$$\dot{\mathbf{x}} = F(\mathbf{x}, \alpha), \quad (1.10)$$

con  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$  y  $\alpha \in \mathbb{R}^m$ .

Cuando el sistema diferencial (1.10) en  $\mathbb{R}^n$  tiene un punto de equilibrio para un cierto valor fijo de  $\alpha$  con valores propios  $\omega i$  y los demás valores propios con parte real distinta a cero, es un candidato para exhibir una bifurcación de Hopf. Es decir, una *bifurcación de Hopf o Poincaré-Andronov*, es una bifurcación local en que un punto de equilibrio de un sistema diferencial pierde la estabilidad del punto crítico en estudio, dando origen o desapareciendo una órbita periódica, la cual tiene una determinada estabilidad, dicha estabilidad es proporcionada por el signo del primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(\mathbf{p})$  el cual será definido en el siguiente Teorema [K, P].

La bifurcación de Hopf *supercrítica*, se presenta cuando  $\ell_1(\mathbf{p}) < 0$ , se caracteriza por el nacimiento o desvanecimiento de una órbita periódica estable. La bifurcación de Hopf *subcrítica*, se presenta cuando  $\ell_1(\mathbf{p}) > 0$ . Se caracteriza por el nacimiento o desvanecimiento de una órbita periódica repulsora. El siguiente teorema nos proporciona una estrategia para calcular el primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(\mathbf{p})$  de un punto de equilibrio  $\mathbf{p}$ , cuya parte lineal tiene valores propios imaginarios puros. La demostración de este resultado puede ser consultada en [K].

### Teorema 1.4.1 (Kuznetsov)

En el sistema (1.1) con punto de equilibrio  $\mathbf{p}_0$ , consideremos la aproximación de Taylor de tercer orden de  $f$  alrededor de  $\mathbf{p}_0$  dado por

$$f(\mathbf{x}) = A\mathbf{x} + \frac{1}{2!}B(\mathbf{x}, \mathbf{x}) + \frac{1}{3!}C(\mathbf{x}, \mathbf{x}, \mathbf{x}) + O(|\mathbf{x}|^4). \quad (1.11)$$

Supongamos que  $A$  tiene un par de valores propios puramente imaginarios  $\pm\omega i$ . Sea  $\mathbf{q}$  el vector propio de  $A$  correspondiente al valor propio  $\omega i$ , normalizado tal que  $\mathbf{q}\bar{\mathbf{q}} = 1$ , donde  $\bar{\mathbf{q}}$  es el vector conjugado de  $\mathbf{q}$ . Sea  $\mathbf{p}$  el vector propio adjunto tal que al  $A^T \mathbf{p} = -\omega i \mathbf{p}$  y  $\bar{\mathbf{p}}\mathbf{q} = 1$ . Si  $I$  denota la matriz identidad, entonces el primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(\mathbf{p}_0)$  del sistema (1.1) en el equilibrio punto  $\mathbf{p}_0$  es

$$\frac{1}{2\omega} \text{Re}(\bar{\mathbf{p}} \cdot C(\mathbf{q}, \mathbf{q}, \bar{\mathbf{q}}) - 2\bar{\mathbf{p}} \cdot B(\mathbf{q}, A^{-1}B(\mathbf{q}, \bar{\mathbf{q}})) + \bar{\mathbf{p}} \cdot B(\bar{\mathbf{q}}, (2\omega i I - A)^{-1}B(\mathbf{q}, \mathbf{q}))). \quad (1.12)$$

Otro tipo de bifurcación que se presenta en sistemas con dos valores propios complejos que tienen parte real cero es la *bifurcación cero-Hopf*. Ésta aparece cuando un punto de equilibrio tiene una parte lineal con valores propios complejos imaginarios puros, los cuales permanecen con parte real cero al mover algunos parámetros, pero en dicho movimiento aparece una órbita periódica. Para determinar cuándo se da una bifurcación cero-Hopf la estrategia consiste en calcular un punto fijo de la aplicación de Poincaré alrededor del punto de equilibrio, lo cual equivale a encontrar un cero de la función desplazamiento.

## Capítulo 2

# Modelo Holling-Tanner con depredador generalista

La ecología se ha apoyado en el uso de modelos matemáticos que permiten simular la evolución en el tamaño de una población y la interacción con otras, a través del tiempo, variando la tasa de reproducción, de captura y de mortalidad, entre otras características biológicas interesantes. En las últimas décadas, la modelación matemática de la interacción depredador-presa es uno de los temas más frecuente en la literatura especializada debido al importante papel que desempeña en la estructura de una comunidad (véanse [B2, M, Ma]).

Uno de los temas centrales dentro del análisis de la dinámica de poblaciones está el tipo de relaciones entre dichas especies, entre ellas la competencia o la depredación. Las complicadas redes de interacción entre especies de animales, conlleva a formular los modelos matemáticos no lineales que involucran parámetros que tienen una interpretación ecológica de mucha relevancia. Al variar los parámetros involucrados en los modelos, la dinámica bajo estudio ofrece una rica variedad de escenarios que los ecólogos teóricos han y siguen estudiando. Cabe mencionar que en el interés de alcanzar el realismo deseado dichos modelos se hacen cada vez más complejos. Como un primer paso para entender el rol de un depredador como agente estabilizador de un sistema de especies en competencia, se analizan los subsistemas (2.1) y (2.29), que surgen cuando en el modelo (2) falta una de las presas.

Se estudia la dinámica local alrededor de los puntos de equilibrio y se demuestran condiciones para las cuales se presenta una bifurcación de Hopf o una bifurcación Cero-Hopf. Este tipo de sistemas han sido estudiados en

[C, FGL, WCL], con  $c = 0$  y el caso  $c > 0$  es de importancia para ver cómo la competencia influye en la dinámica.

## 2.1. Análisis de subsistemas

Para hacer el análisis del problema (2) donde se tienen dos clases en la población presa y depredador, iniciaremos trabajando el caso sin estructura de edades en ambas poblaciones. En particular trabajaremos con el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left[ r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{qz}{x^m + a} \right] \\ \dot{z} &= sz \left( 1 - \frac{z}{nx + c} \right), \end{aligned} \tag{2.1}$$

el cual es una modificación del modelo clásico de May [B2, C, M, WCL], también conocido como el modelo Holling-Tanner. En el sistema (2.1),  $x(t)$  y  $z(t)$  denotan las densidades de presas y depredadores respectivamente, como funciones del tiempo. Además las variables  $x$ ,  $z$  y los parámetros  $a$ ,  $K$ ,  $n$ ,  $q$ ,  $r$  y  $s$  se consideran positivos. Los parámetros denotan lo siguiente:

- a)  $q$  es la tasa máxima de consumo per cápita del depredador, es decir, el número máximo de presas que puede comer el depredador por unidad de tiempo.
- b)  $a$  es el número de presas necesario para alcanzar la mitad de la tasa de depredación  $q$ .
- c)  $K$  es la capacidad de carga del medio.
- d)  $n$  es una medida de la calidad de los alimentos de la presa, para la conversión en biomasa de depredadores.
- e)  $r$  y  $s$  son las tasas de crecimiento intrínsecas o potencial biótico de la presa y el depredador, respectivamente.

En este modelo el efecto de la depredación está dado por la respuesta funcional

$$\frac{qx}{x^m + a}. \quad (2.2)$$

Nótese que para  $m = 1$ , corresponde a una respuesta funcional Holling tipo II [T], mientras que para el caso  $m > 1$  tendremos un crecimiento en la tasa de ataque del depredador respecto de la densidad de la presa hasta llegar al punto máximo de crecimiento alcanzado en  $x = \sqrt[m]{\frac{a}{m-1}}$ . A partir de este valor tenemos un sistema defensivo por parte de la presa, ya que el límite de la respuesta funcional cuando  $x$  tiende a infinito es cero. Esto implica que si hay muchas presas, éstas se defienden del depredador, es decir, que entre más presas haya tenemos menos depredación.

Con respecto al problema (2.1), en la sección 3.5 se introduce un nuevo tipo de competidor  $y$  y siguiendo las ideas de Abrams, 1999, se obtienen condiciones bajo las que una especie puede competir exitosamente contra otra en presencia de un depredador suponiendo un modelo tipo Holling-Tanner, para la interacción depredador-presa.

## 2.2. Estabilidad local para $m=2$ , $c=0$ .

Este caso fue analizado en el artículo [GGM]. Ellos prueban que el sistema (2.3) puede tener uno, dos o tres puntos de equilibrio en el primer cuadrante y describen la dinámica de dichos puntos, además demuestran la existencia de ciclos límites. La contribución que presentamos en este trabajo, adicional a la determinación de la cantidad de puntos de equilibrio que (2.3) puede tener en términos de una región de parámetros, es la demostración de la existencia de una bifurcación de Hopf en el punto de equilibrio  $(\frac{3}{5}, \frac{3}{5})$  (véase teorema (2.2.2)).

Para este caso consideremos el siguiente modelo expresado por,

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left[ r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{qz}{x^2 + a} \right] \\ \dot{z} &= sz \left( 1 - \frac{z}{nx} \right). \end{aligned} \quad (2.3)$$

En [GGM] se prueba que el sistema (2.3) es topológicamente equivalente

a

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= ((1-u)(A+u^2) - Qv)u^2 \\ \frac{dv}{d\tau} &= B(u-v)(A+u^2)v,\end{aligned}\tag{2.4}$$

donde  $A = \frac{a}{K^2} < 1$ ,  $B = \frac{s}{r}$ ,  $Q = \frac{qm}{rK}$ . Los puntos de equilibrio del sistema (2.4) son:  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ , y los puntos  $(u, u)$  tales que  $u$  satisface la siguiente ecuación

$$-u^3 + u^2 - (A+Q)u + A = 0.\tag{2.5}$$

Para el estudio de esta ecuación dividimos el espacio de parámetros en las siguientes regiones y curvas:

$R_1$  := Región comprendida por todos los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante y que cumplen  $A + Q \geq \frac{1}{3}$ .

$R_2$  := Región comprendida por todos los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante que además se encuentran acotados por la recta  $A + Q = \frac{1}{3}$  y la isoclina

$$A + \frac{1}{9}(1+C)^2 - \frac{1}{27}(1+C)^3 - \frac{1}{3}(1+C)(A+Q) = 0,\tag{2.6}$$

donde  $C = \sqrt{1 - 3A - 3Q}$ .

$R_3$  := Región comprendida por todos los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante que además se encuentran acotados por las isoclinas

$$A + \frac{1}{9}(1+C)^2 - \frac{1}{27}(1+C)^3 - \frac{1}{3}(1+C)(A+Q) = 0\tag{2.7}$$

y

$$A + \frac{1}{9}(1-C)^2 - \frac{1}{27}(1-C)^3 - \frac{1}{3}(1-C)(A+Q) = 0.\tag{2.8}$$

$R_4$  := Región comprendida por todos los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante que además se encuentran acotados por la recta  $A + Q = \frac{1}{3}$  y la isoclina

$$A + \frac{1}{9}(1-C)^2 - \frac{1}{27}(1-C)^3 - \frac{1}{3}(1-C)(A+Q) = 0.\tag{2.9}$$

$S_1 :=$  Conjunto de los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante y que se encuentran sobre la isoclina

$$A + \frac{1}{9}(1+C)^2 - \frac{1}{27}(1+C)^3 - \frac{1}{3}(1+C)(A+Q) = 0. \quad (2.10)$$

$S_2 :=$  Conjunto de los puntos  $(A, Q)$  del primer cuadrante que se encuentran sobre la isoclina

$$A + \frac{1}{9}(1-C)^2 - \frac{1}{27}(1-C)^3 - \frac{1}{3}(1-C)(A+Q) = 0. \quad (2.11)$$

La Figura 2.1 muestra las regiones de parámetros antes definidas. A

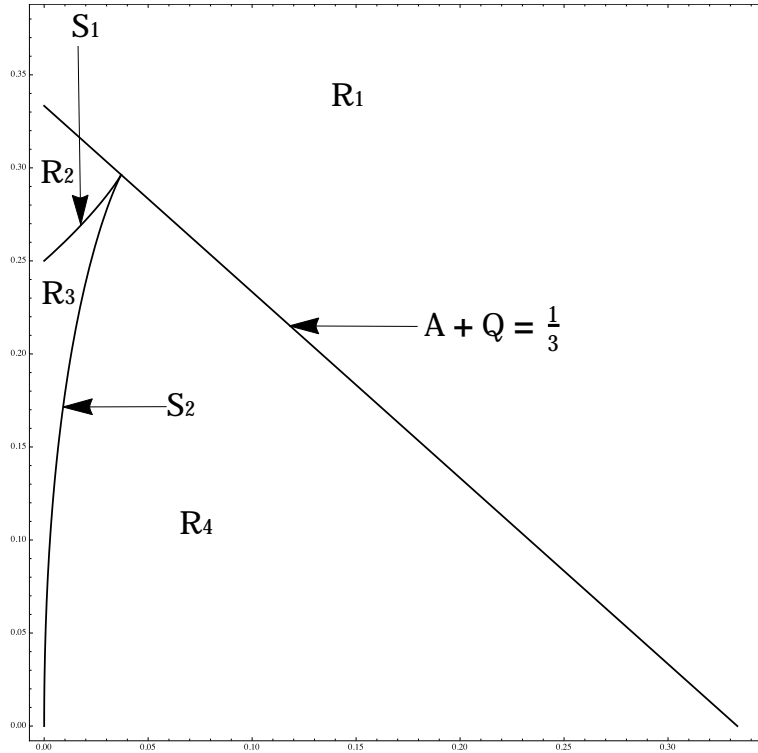


Figura 2.1: *Regiones  $R_1, R_2, R_3, R_4$ , en el espacio de parámetros, el eje horizontal y vertical corresponden a  $A$  y  $Q$  respectivamente.*

continuación se establece una clasificación de los puntos de equilibrios del sistema (2.4) mediante el teorema 2.2.1, para ello definiremos la región  $\Omega$  como

$$\Omega = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u > 0, v > 0\}.$$

En el trabajo [GGM], se describe el número de puntos de equilibrio y su dinámica, nosotros preferimos dar la siguiente región en términos de los parámetros.

**Teorema 2.2.1** *Usando la notación de las regiones antes definidas se tiene.*

- 1) *Si  $(A, Q) \in R_1 \cup R_2 \cup R_4$ , entonces el sistema (2.4) tiene un único punto de equilibrio en  $\Omega$ .*
- 2) *Si  $(A, Q) \in S_1 \cup S_2$ , entonces el sistema (2.4) tiene dos puntos de equilibrio en  $\Omega$ .*
- 3) *Si  $(A, Q) \in R_3$ , entonces el sistema (2.4) tiene tres puntos de equilibrio en  $\Omega$ .*

Puede consultar la demostración del Teorema 2.2.1 en ([Teorema2.2.1.nb](#)).

En el siguiente teorema se prueba la bifurcación de Hopf para el sistema (2.4), calculando el primer coeficiente de Lyapunov.

**Teorema 2.2.2** *El sistema (2.4) presenta una bifurcación de Hopf para el punto de equilibrio  $(\frac{3}{5}, \frac{3}{5})$ , para valores convenientes de los parámetros  $A$  y  $B$  en la región  $R_1$ .*

**Demostración.** Para  $A = \frac{9}{100}$ ,  $Q = \frac{3}{10}$  el sistema (2.4) tiene un único punto de equilibrio en el primer cuadrante  $p = (\frac{3}{5}, \frac{3}{5})$ . Los eigenvalores de la matriz Jacobiana en el punto de equilibrio  $p$  son:

$$\lambda_1 = \frac{27(1 - 25B - \sqrt{1 - 950B + 625B^2})}{5000}, \quad (2.12)$$

$$\lambda_2 = \frac{27(1 - 25B + \sqrt{1 - 950B + 625B^2})}{5000}. \quad (2.13)$$

De (2.12) y (2.13) se observa que se tiene un foco inestable para  $B < \frac{1}{25}$  y un foco estable para  $B > \frac{1}{25}$ . Se demostrará que para  $B = \frac{1}{25}$  aparece una órbita periódica. Para determinar el tipo de bifurcación aplicaremos el teorema de Kuznetsov (1.4.1), para ello trasladamos el punto de equilibrio  $p$  al



origen. Con ayuda de Mathematica ([Teorema2.2.2.nb](#)) calculamos los términos de la expansión y los vectores propios para la fórmula (1.12) obteniendo el coeficiente de Lyapunov

$$\ell_1(p) = -40.0688. \quad (2.14)$$

Por lo tanto se tiene una bifurcación de Hopf Supercrítica. ■

En las Figuras 2.2 y 2.3 se muestra la órbita periódica estable correspondiente a estos parámetros y en la Figura 2.4 se muestra el retrato fase para cuando el sistema presenta un foco estable.

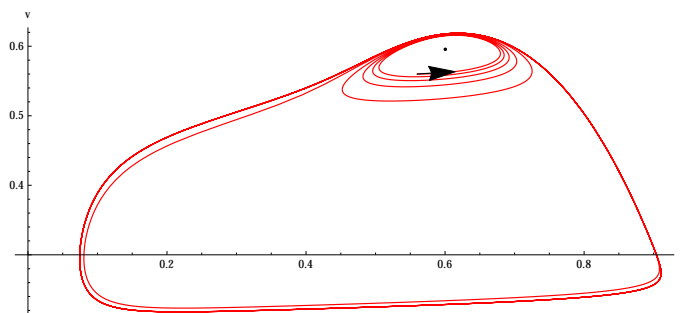


Figura 2.2: *Interior de la órbita periódica para  $B=0.04$ ,  $A = \frac{9}{100}$ ,  $Q = \frac{3}{10}$ .*

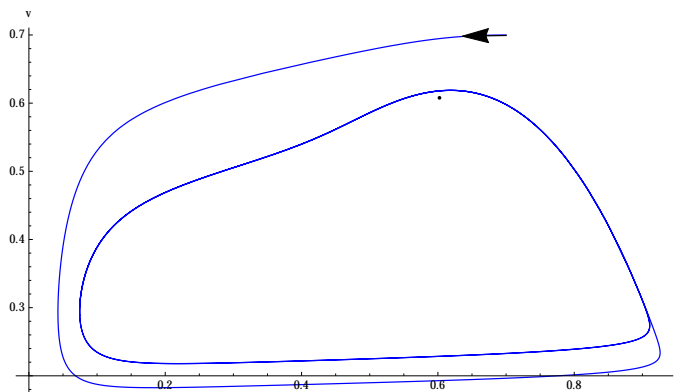


Figura 2.3: *Exterior de la órbita periódica para  $B=0.04$ ,  $A = \frac{9}{100}$ ,  $Q = \frac{3}{10}$ .*

El caso  $m = 2$  y  $c > 0$  fue analizado en [FGL] y se demostró que no había bifurcación de Hopf pero sí la llamada bifurcación cero-Hopf.

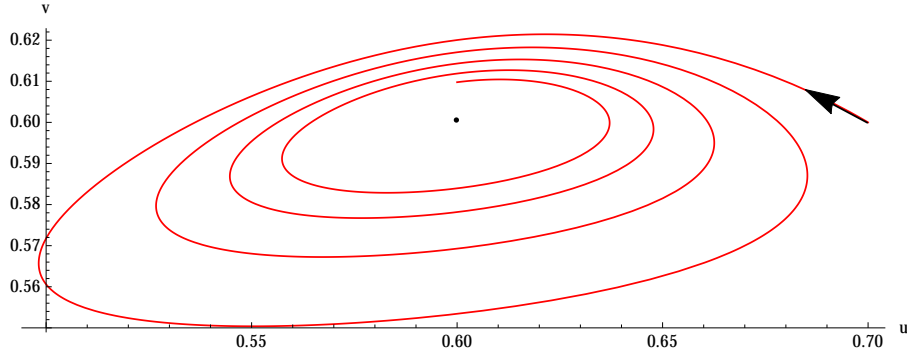


Figura 2.4: *Foco estable para  $B=0.05$ ,  $A = \frac{9}{100}$ ,  $Q = \frac{3}{10}$ .*

### 2.3. Estabilidad local para $m > 2$ , $c > 0$ .

La aportación original que damos en este caso es la demostración de la existencia de una bifurcación cero-Hopf para cualquier entero  $m > 2$  del sistema depredador-presa (2.1).

**Observación 2.3.1** *Un punto de equilibrio  $(\alpha, \beta)$  en el primer cuadrante del sistema diferencial (2.1) debe satisfacer  $\beta = n\alpha + c$ , este existe si y sólo si  $q = \frac{r(K-\alpha)(a+\alpha^m)}{K(c+n\alpha)}$  y  $K > \alpha$ .*

Cuando el sistema (2.1) tiene un punto de equilibrio de la forma  $(\alpha, n\alpha + c)$  puede ser transformado mediante un sencillo cambio de variable  $x = \alpha X$ ,  $y = \alpha Y$  en

$$\dot{X} = X \left[ r \left( 1 - \frac{X}{\frac{K}{\alpha}} \right) - \frac{\left( \frac{q}{\alpha^{m-1}} \right) Y}{X^m + \frac{a}{\alpha^m}} \right] \quad (2.15)$$

$$\dot{Y} = Y \left( 1 - \frac{Y}{nX + \frac{c}{\alpha}} \right),$$

renombrando  $X$ ,  $Y$ ,  $\frac{K}{\alpha}$ ,  $\frac{q}{\alpha^{m-1}}$ ,  $\frac{a}{\alpha^m}$  y  $\frac{c}{\alpha}$  por  $x$ ,  $y$ ,  $K$ ,  $q$ ,  $a$  y  $c$  se obtiene el sistema (2.1) con

$$q = \frac{r(K-1)(a+1)}{K(c+n)} \text{ y } K > 1. \quad (2.16)$$

En el sistema (2.15), la tasa de crecimiento intrínseca del depredador,  $s$ , es igual a uno y el punto de equilibrio  $(\alpha, n\alpha + c)$  se transforma en  $(1, n + c)$ .

Los puntos de equilibrio del sistema diferencial (2.15) son las soluciones de las ecuaciones:

$$\begin{aligned} x \left[ r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{qy}{x^m + a} \right] &= 0, \\ y \left( 1 - \frac{y}{nx + c} \right) &= 0. \end{aligned}$$

Las soluciones están dadas por

$$p_1 = (0, 0), \quad p_2 = (0, c), \quad p_3 = (K, 0) \quad \text{y} \quad p_4^j = (x_j^*, nx_j^* + c),$$

donde  $x_j^*$  es una de las  $m + 1$  raíces del polinomio

$$P(x) = -rx^{m+1} + Krx^m - (ar + Kqn)x + K(ar - cq). \quad (2.17)$$

La aproximación lineal del sistema alrededor del punto  $p_1$  está dada por la matriz Jacobiana en  $p_1$ ,

$$J(p_1) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & s \end{pmatrix}.$$

Los valores propios de  $J(p_1)$  son  $r$  y  $s$ . Ya que ambos son positivos, entonces  $p_1$  es un nodo inestable.

En  $p_2$ , la matriz Jacobiana es

$$J(p_2) = \begin{pmatrix} r - \frac{cq}{a} & 0 \\ ns & -s \end{pmatrix}.$$

Sus valores propios son  $\lambda_1 = r - \frac{cq}{a}$  y  $\lambda_2 = -s$ . Como  $\lambda_2 < 0$ , si  $r < \frac{cq}{a}$  tendremos un nodo estable en  $(0, c)$ , y una silla si  $r > \frac{cq}{a}$ . Finalmente si  $r = \frac{cq}{a}$ , el punto de equilibrio no es hiperbólico y es una silla-nodo (véase Apéndice A).

Para  $p_3$  la matriz Jacobiana es

$$J(p_3) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{Kq}{a+K^m} \\ 0 & s \end{pmatrix}.$$

Ya que sus eigenvalores son  $\lambda_1 = -r$  y  $\lambda_2 = s$ , el punto  $p_3$  es hiperbólico y es una silla para el sistema (2.15).

Para determinar el número de puntos de equilibrio positivos dados por la ecuación (2.17) en el interior del cuadrante positivo, usaremos la regla de los signos de Descartes, así tenemos tres casos:

1. Si  $ar = cq$  tenemos que  $P(x) = -rx^{m+1} + Krx^m - (ar + Kqn)x$ , y el número de cambios de signos es 2, entonces el número posible de raíces del polinomio  $P(x)$  es 2 o 0.
2. Si  $ar < cq$  tenemos que  $P(x) = -rx^{m+1} + Krx^m - (ar + Kqn)x + K(ar - cq)$ . Podemos observar que hay 2 cambios de signo, por lo tanto el número posible de raíces es 2 o 0.
3. Si  $ar > cq$  tenemos que  $P(x) = -rx^{m+1} + Krx^m - (ar + Kqn)x + K(ar - cq)$ . En este caso, tenemos que hay 3 cambios de signo, por lo tanto el número de raíces positivas es 3 o 1.

De los casos anteriores, podemos concluir que el sistema (2.15) puede tener 3, 2, 1 o 0 puntos de equilibrio en el interior del primer cuadrante. En particular una de las raíces es  $(1, n + c)$ .

Haciendo el reescalamiento en el tiempo

$$dt = K(nx + c)(a + x^m)d\tau, \quad (2.18)$$

el sistema diferencial (2.1) se reescribe como el sistema diferencial

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(nx + c)(r(K - x)(a + x^m) - Kqy) \\ \dot{y} &= K(a + x^m)(c + nx - y)y, \end{aligned} \quad (2.19)$$

donde la derivada es con respecto al nuevo tiempo  $\tau$ .

## 2.4. Condiciones que determinan una bifurcación Cero-Hopf

**Proposición 2.4.1** *Si  $(1+a+m)r+K(1+a-mr) \neq 0$ , el sistema diferencial (2.15) en el punto de equilibrio  $(1, c+n)$  no tiene focos con eigenvalores  $\varepsilon \pm \omega i$  para  $\varepsilon \neq 0$  suficientemente pequeño.*

**Demostración.** El polinomio característico de la parte lineal del sistema diferencial (2.15) en el punto de equilibrio  $(1, c + n)$  es

$$p(\lambda) = a_0 + a_1\lambda + \lambda^2, \quad (2.20)$$

donde

$$\begin{aligned} a_0 = & c^2Kr + 2ac^2Kr + a^2c^2Kr + c^2Kmr + ac^2Kmr - c^2K^2mr - \\ & ac^2K^2mr + cKnr + 2acKnr + a^2cKnr + cK^2nr + 2acK^2nr + \\ & a^2cK^2nr + 2cKmnr + 2acKmnr - 2cK^2mnr - 2acK^2mnr + \\ & K^2n^2r + 2aK^2n^2r + a^2K^2n^2r + K^2mn^2r - aK^2mn^2r, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} a_1 = & cK + acK + Kn + aKn + cr + acr + cmr - cKmr + \\ & nr + anr + mnr - Kmnr. \end{aligned}$$

Supongamos por contradicción que el punto de equilibrio tiene valores propios con parte real distinta de cero, es decir  $p(\lambda) = (\lambda - (\varepsilon + \omega i))(\lambda - (\varepsilon - \omega i))$  con  $\varepsilon$  suficientemente pequeña. Se puede verificar que la resultante de  $a_0$  y  $a_1$  respecto de  $c$  es un polinomio lineal en  $n$  y la resultante de  $a_0$  y  $a_1$  respecto de  $n$  es lineal en  $c$ , por lo cual hay una sola raíz, la cual viene dada por

$$\begin{aligned} c = & (-K^2\varepsilon^2 - 2aK^2\varepsilon^2 - a^2K^2\varepsilon^2 - 2Kr\varepsilon^2 - 4aKr\varepsilon^2 - 2a^2Kr\varepsilon^2 + \\ & 4K^2r\varepsilon^2 + 8aK^2r\varepsilon^2 + 4a^2K^2r\varepsilon^2 + 2Kmr\varepsilon^2 + 2aKmr\varepsilon^2 - \\ & 2K^2mr\varepsilon^2 - 2aK^2mr\varepsilon^2 - r^2\varepsilon^2 - 2ar^2\varepsilon^2 - a^2r^2\varepsilon^2 - 2mr^2\varepsilon^2 - \\ & 2amr^2\varepsilon^2 + 2Kmr^2\varepsilon^2 + 2aKmr^2\varepsilon^2 - m^2r^2\varepsilon^2 + 2Km^2r^2\varepsilon^2 - \\ & K^2m^2r^2\varepsilon^2 - K^2\omega^2 - 2aK^2\omega^2 - a^2K^2\omega^2 - 2Kr\omega^2 - 4aKr\omega^2 - \\ & 2a^2Kr\omega^2 - 2Kmr\omega^2 - 2aKmr\omega^2 + 2K^2mr\omega^2 + 2aK^2mr\omega^2 - \\ & r^2\omega^2 - 2ar^2\omega^2 - a^2r^2\omega^2 - 2mr^2\omega^2 - 2amr^2\omega^2 + 2Kmr^2\omega^2 + \\ & 2aKmr^2\omega^2 - m^2r^2\omega^2 + 2Km^2r^2\omega^2 - K^2m^2r^2\omega^2)/D. \end{aligned} \quad (2.21)$$

y

$$\begin{aligned}
n = & (K^2\varepsilon^2 + 2aK^2\varepsilon^2 + a^2K^2\varepsilon^2 - 2Kr\varepsilon^2 - 4aKr\varepsilon^2 - 2a^2Kr\varepsilon^2 - \\
& 2Kmr\varepsilon^2 - 2aKmr\varepsilon^2 + 2K^2mr\varepsilon^2 + 2aK^2mr\varepsilon^2 + r^2\varepsilon^2 + \\
& 2ar^2\varepsilon^2 + a^2r^2\varepsilon^2 + 2mr^2\varepsilon^2 + 2amr^2\varepsilon^2 - 2Kmr^2\varepsilon^2 - \\
& 2aKmr^2\varepsilon^2 + m^2r^2\varepsilon^2 - 2Km^2r^2\varepsilon^2 + K^2m^2r^2\varepsilon^2 + K^2\omega^2 + \\
& 2aK^2\omega^2 + a^2K^2\omega^2 + 2Kr\omega^2 + 4aKr\omega^2 + 2a^2Kr\omega^2 + 2Kmr\omega^2 + \\
& 2aKmr\omega^2 - 2K^2mr\omega^2 - 2aK^2mr\omega^2 + r^2\omega^2 + 2ar^2\omega^2 + \\
& a^2r^2\omega^2 + 2mr^2\omega^2 + 2amr^2\omega^2 - 2Kmr^2\omega^2 - 2aKmr^2\omega^2 + \\
& m^2r^2\omega^2 - 2Km^2r^2\omega^2 + K^2m^2r^2\omega^2)/D,
\end{aligned}$$

con

$$D = -2(1+a)^2(-1+K)Kr((1+a+m)r + K(1+a-mr))\varepsilon.$$

Como los denominadores de  $c$  y  $n$  son iguales, el signo de  $cn$  depende solamente de sus numeradores. Por otro lado, el producto de estos dos numeradores es

$$-((1+a+m)r + K(1+a-mr))^4\omega^4 + O(\varepsilon^2) < 0.$$

Esto implica que  $cn < 0$ , lo cual es una contradicción ya que ambos  $c$  y  $n$  son positivos. Por lo tanto la proposición está demostrada. ■

En términos generales, para tener una bifurcación de Hopf es necesario tener un punto de equilibrio con un par de valores propios complejos que cruzan el eje imaginario. Entonces, el siguiente corolario es una simple consecuencia de la proposición anterior.

**Corolario 2.4.1** *El sistema diferencial (2.15) no exhibe Bifurcación de Hopf en el cuadrante positivo  $\{(x, y) : x > 0, y > 0\}$ .*

**Definición 2.4.1** *Se dirá que el sistema (2.15) exhibe una bifurcación Cero-Hopf en el punto de equilibrio  $(1, c+n)$ , si este punto de equilibrio tiene un par de eigenvalores imaginarios puros tal que al variar algunos parámetros bifurca en alguna órbita periódica y durante toda la bifurcación local el punto de equilibrio tiene un par de eigenvalores imaginarios puros.*

Nuestro resultado principal es el siguiente, el cual generaliza el resultado mostrado en [FGL].

**Teorema 2.4.1** *Si  $1 + a < m < \frac{17+33a+24a^2+8a^3}{13+8a+4a^2}$ , entonces el sistema diferencial (2.15) exhibe una bifurcación cero-Hopf en el punto de equilibrio  $(1, c+n)$  para valores convenientes de los parámetros.*

**Demostración.** Sustituyendo  $n = 1 - c$  y  $K = 2$  en (2.19), se obtiene

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx(c + (1 - c)x)((2 - x)(x^m + a) - (a + 1)y) \\ \dot{y} &= 2y(x^m + a)(c + (1 - c)x - y). \end{aligned} \tag{2.22}$$

El polinomio característico de la parte lineal de (2.22) en el punto de equilibrio  $(1, 1)$  es

$$p(\lambda) = \lambda^2 + (2 + 2a + r + ar - mr)\lambda + 4r + 8ar + 4a^2r - 2cr - 4acr - 2a^2cr - 2mr - 2amr.$$

Haciendo  $p(\lambda) = (\lambda - 3i)(\lambda + 3i)$  se tiene

$$c = \frac{17 + 33a + 24a^2 + 8a^3 + (-13 - 8a - 4a^2)m}{4(1 + a)^3}$$

$$r = \frac{2(1 + a)}{m - (1 + a)}.$$

Por las hipótesis se tiene que  $c > 0$  y  $r > 0$ .

Ahora se traslada el punto de equilibrio  $(1, 1)$  al origen, haciendo el cambio de variables  $x = X + 1$  y  $y = Y + 1$ . En estas nuevas variables el sistema diferencial (2.22) queda como

$$\begin{aligned} X' &= \frac{1}{2(1 + a)^2(m - (1 + a))} (1 + X)(-4 + 4a^3(-1 + X) - 13(-1 + \\ &\quad m)X + a(-12 + (21 - 8m)X) - 4a^2(3 + (-3 + m)X))(1 - \\ &\quad (1 + X)^m + X(1 + X)^m + Y + a(X + Y)), \\ Y' &= -\frac{1}{2(1 + a)^3} (a + (1 + X)^m)(1 + Y)((13 + 8a + 4a^2)(1 + a - \\ &\quad m)X + 4(1 + a)^3Y). \end{aligned} \tag{2.23}$$

El sistema diferencial (2.23) tiene al origen como punto de equilibrio con eigenvalores  $\pm 3i$ .

Escribimos la parte lineal del sistema diferencial (2.23) en la forma normal de Jordan usando el siguiente cambio de variable

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{2(1+a)}{3} & \frac{2(1+a)^2}{3(1+a-m)} \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix}.$$

En las nuevas variables el sistema diferencial (2.23) se escribe como

$$\begin{aligned} u' &= \frac{1}{6(1+a)^3} \cdot (3(2(1+a)u + 3v)(a + (1+v)^m)(-2 + 3(-1+m)u + \\ & 2a^2(-1+v) + 2v - 2mv - a(4 + 3u + 2(-2+m)v)) - \\ & \frac{1}{(1+a-m)}(1+a)(1+v)(-4 + 4a^3(-1+v) - 13(-1+m)v + \\ & a(-12 + (21 - 8m)v) - 4a^2(3 + (-3+m)v))(2 + 3u - 3mu - \\ & 2v + 2mv - 2(1+v)^m + 2v(1+v)^m + a(3u + 2(1 - (1+v)^m + \\ & v(-1+m + (1+v)^m))))), \end{aligned} \tag{2.24}$$

$$\begin{aligned} v' &= -\frac{1}{4(1+a)^3(1+a-m)}(1+v)(-4 + 4a^3(-1+v) - 13(-1 + \\ & m)v + a(-12 + (21 - 8m)v) - 4a^2(3 + (-3+m)v))(2 + 3u - \\ & 3mu - 2v + 2mv - 2(1+v)^m + 2v(1+v)^m + a(3u + 2(1 - \\ & (1+v)^m + v(-1+m + (1+v)^m))). \end{aligned}$$

Notemos que la parte lineal en el origen del sistema (2.24) está en su forma normal de Jordan. Transformamos el sistema diferencial a coordenadas polares  $(R, \theta)$  y hacemos  $u = R \cos \theta$ ,  $v = R \sin \theta$ . Usando a  $\theta$  como la nueva variable independiente y desarrollando sobre  $R$  en una vecindad del cero, se obtiene que

$$\frac{dR}{d\theta} = c_2(\theta)R^2 + c_3(\theta)R^3 + c_4(\theta)R^4 + c_5(\theta)R^5 + O(R^6), \tag{2.25}$$

donde las expresiones de  $c_2(\theta)$ ,  $c_3(\theta)$ ,  $c_4(\theta)$ ,  $c_5(\theta)$  están descritas en el Apéndice B.



La serie (2.25) converge si  $R$  es suficientemente pequeña y la solución  $R(\theta)$  de la ecuación diferencial (2.25) es

$$R(\theta, x) = \sum_{i=1}^{\infty} v_i(\theta)x^i, \quad (2.26)$$

donde la solución satisface la condición inicial  $R(0) = x$  y además cumple

$$v_1(0) = 1 \text{ y } v_i(0) = 0 \text{ para } i \geq 2. \quad (2.27)$$

sustituyendo (2.26) en (2.25) y observando los coeficientes de las potencias de  $x$ , obtenemos las ecuaciones diferenciales que permiten determinar las  $v_k$ 's, es decir

$$\begin{aligned} \frac{dv_1}{d\theta} &= 0, \\ \frac{dv_2}{d\theta} &= v_1^2 c_2, \\ \frac{dv_3}{d\theta} &= 2v_1 v_2 c_2 + v_1^3 c_3, \\ \frac{dv_4}{d\theta} &= (2v_1 v_3 + v_2^2) c_2 + 3v_1^2 v_2 c_3 + v_1^4 c_4, \\ \frac{dv_5}{d\theta} &= 2(v_1 v_4 + v_2 v_3) c_2 + 3(v_1 v_2^2 + v_1^2 v_3) c_3 + 4v_1^3 v_2 c_4 + v_1^5 c_5, \\ &\dots \end{aligned}$$

Resolviendo recursivamente el sistema de ecuaciones diferenciales en las variables  $v_i$ 's con las condiciones iniciales (2.27) obtenemos las funciones  $v_i(\theta)$  para  $i = 1, 2, 3, 4, 5$ , véase Apéndice D.

El mapeo de Poincaré  $h(x)$  está dado por

$$h(x) = R(2\pi, x) = \sum_{i=1}^{\infty} v_i(2\pi)x^i,$$

donde  $v_1(2\pi)$ ,  $v_2(2\pi)$ ,  $v_3(2\pi)$ ,  $v_4(2\pi)$ ,  $v_5(2\pi)$  son funciones de  $a$  y  $m$  descritas en el Apéndice C.

Los ceros de la función  $h(x) - x$  nos proveen de órbitas periódicas alrededor del punto de equilibrio  $(0, 0)$  del sistema diferencial (2.24), o equivalentemente alrededor del punto de equilibrio  $(1, 1)$  del sistema diferencial

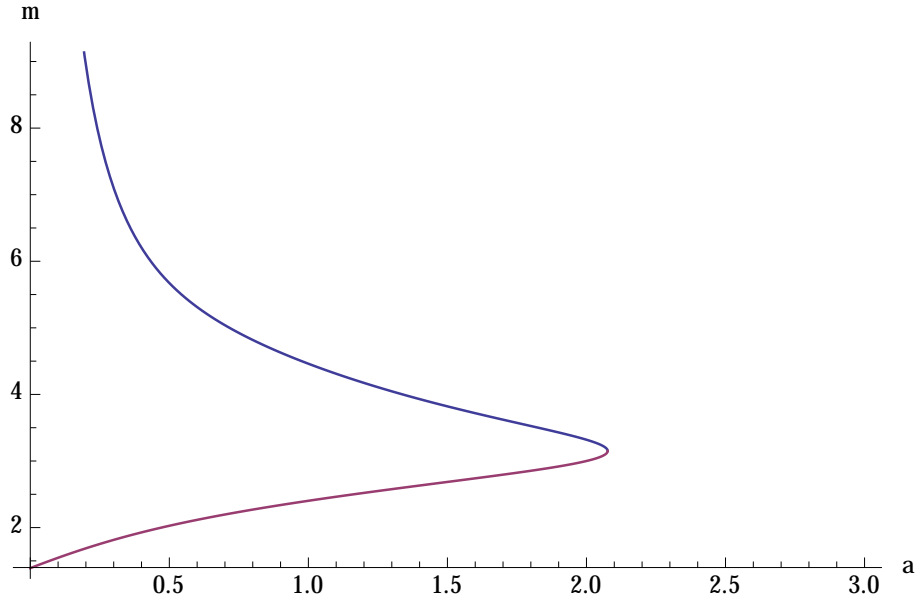


Figura 2.5: *Curva de nivel cero de la función  $v_3(2\pi)$ .*

(2.15). Tomando,

$$\begin{aligned}
 K &= 2, \\
 c &= \frac{17 + 33a + 24a^2 + 8a^3 + (-13 - 8a - 4a^2)m}{4(1+a)^3}, \\
 n &= \frac{(13 + 8a + 4a^2)(m - (1+a))}{4(1+a)^3}, \\
 r &= \frac{2(1+a)}{m - (1+a)},
 \end{aligned}$$

se obtiene que de acuerdo a los valores de  $v_i(\theta)$  dados en el apéndice C se tiene que

$$h(x) - x = v_3(2\pi)x^3 + O(x^4). \quad (2.28)$$

Cualquier cambio de signo de la función desplazamiento nos genera de órbitas periódicas. En la Figura 2.5 se muestra la curva de nivel cero de  $v_3(2\pi)$  y en la Figura 2.6 se describe la región donde  $v_3(2\pi)$  cambia de signo.

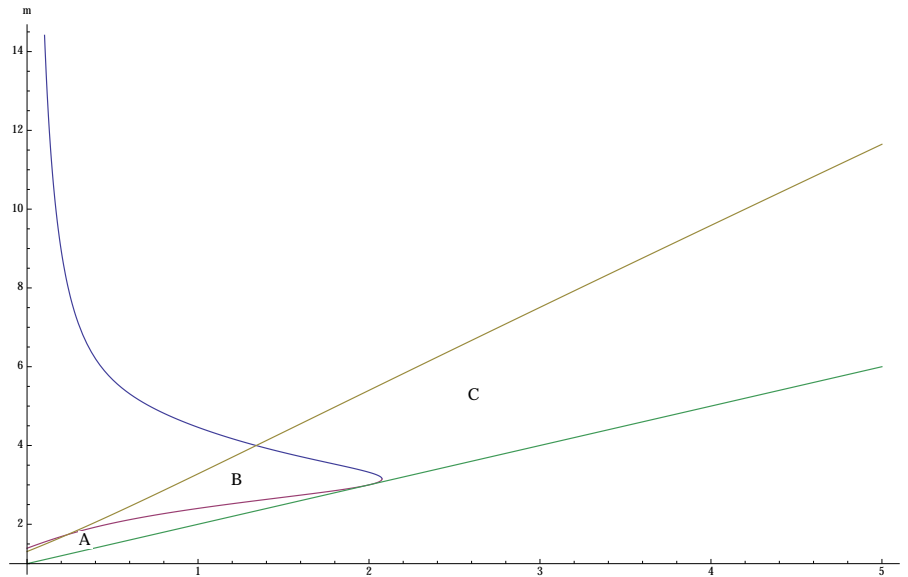


Figura 2.6:  $v_3(2\pi)$  es positiva en la región  $A$  y  $C$ . Ésta es negativa en la región  $B$ .

Así el foco débil en  $(1, 1)$  del sistema diferencial (2.15) cambia su dinámica pasando de ser inestable en la región  $A$  a estable en la región  $B$ , para finalmente pasar a ser inestable en la región  $C$  (véase la Figura 2.6). Este cambio de estabilidad nos da la existencia de órbitas periódicas como lo muestran las Figuras 2.7, 2.8, 2.9. Por lo tanto el teorema queda demostrado.

■

## 2.5. Análisis de otro subsistema

Desde el punto de vista ecológico, uno de los temas importantes a estudiar es la coexistencia ecológica entre especies, entendiéndose por ello la interacción entre el depredador y la presa sin que ninguna de ellas se extinga. A la vista de la modelación matemática la coexistencia presa-depredador puede ser entendida por las siguientes dinámicas: un atractor global o la existencia de un ciclo límite, en la región de interés biológico. Los modelos depredador-presa tipo Lotka-Volterra consideran que entre las poblaciones de ambas especies existe una dependencia en sus densidades poblacionales.

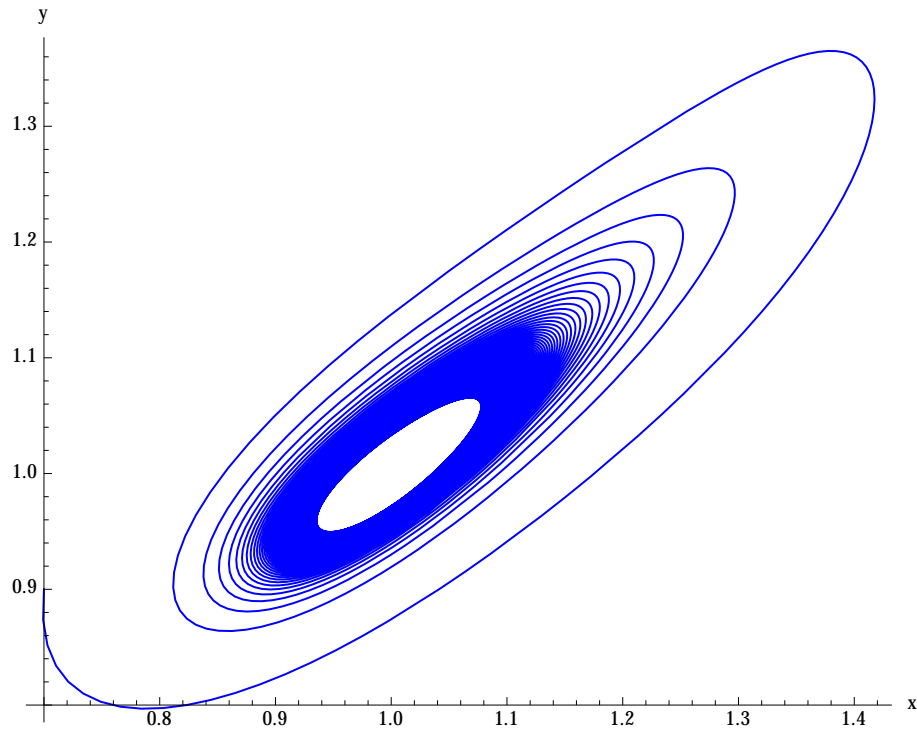


Figura 2.7: Órbita periódica para  $a = 1.36$  y  $m = 3.97$ .

Se propone un tipo de funciones para modelar el crecimiento de la presa y de funciones (respuesta funcional) para medir la interacción depredador presa. En particular, en este apartado se analizará un subsistema de (2) sin estructura de edades con crecimiento logístico tanto de la presa  $x$  como del depredador  $y$ .

### 2.5.1. Estabilidad local

El subsistema por analizar es el siguiente

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \frac{axy}{x^2 + b} \\
 \dot{y} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + \frac{\mu axy}{x^2 + b},
 \end{aligned}
 \tag{2.29}$$

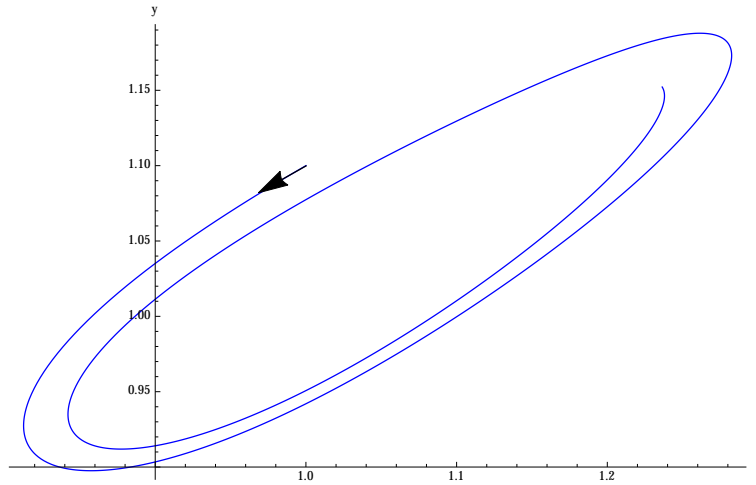


Figura 2.8: *Exterior de la órbita periódica para  $a = 1.36$  y  $m = 3.97$ .*

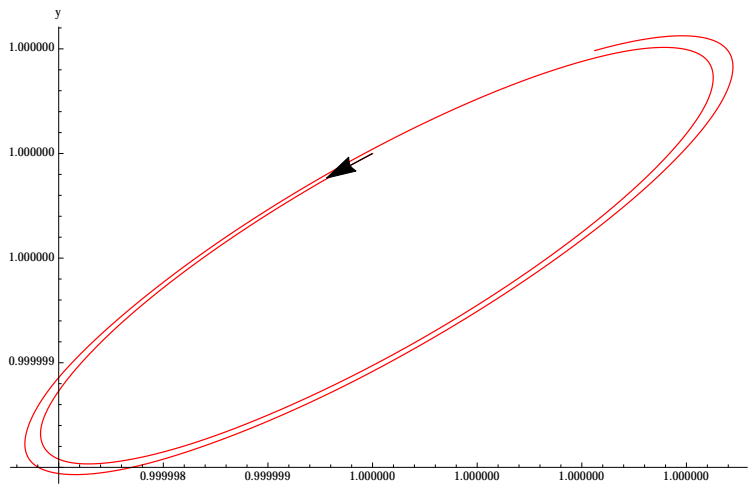


Figura 2.9: *Interior de la órbita periódica para  $a = 1.36$  y  $m = 3.97$ .*

donde  $x$  y  $y$  son las densidades poblacionales de las especies de presas y depredadores respectivamente. Las tasas de crecimiento intrínseco para cada especie están denotadas por  $r_1$  y  $r_2$ . El término  $\frac{ax}{x^2+b}$  representa la respuesta funcional,  $a$  es la tasa de depredación y  $\mu$  es la eficacia depredativa. Finalmente  $K_1$  y  $K_2$  representan las capacidades de carga del hábitat para cada

especie.

Los puntos de equilibrio del sistema anterior son:

$$q_1 = (0, 0), \quad q_2 = (K_1, 0), \quad q_3 = (0, K_2) \text{ y } q_4^j = \left( x_j^*, \frac{r_1 (K_1 - x_j^*) (b + x_j^{*2})}{aK_1} \right)$$

donde  $x_j^*$  es una de las 5 raíces del polinomio

$$Q(x) = \frac{r_1^2 r_2}{a^2 K_1^2 K_2} x^5 - \frac{r_1^2 r_2}{a^2 K_1 K_2} x^4 + \frac{2br_1^2 r_2}{a^2 K_1^2 K_2} x^3 + \frac{r_1(aK_2 - 2br_1)r_2}{a^2 K_1 K_2} x^2 + \frac{r_1(b^2 r_1 r_2 + a^2 K_1 K_2 \mu)}{a^2 K_1^2 K_2} x + \frac{br_1(aK_2 - br_1)r_2}{a^2 K_1 K_2}. \quad (2.30)$$

Cabe mencionar que el sistema tiene 6 puntos de equilibrio y están dados por el polinomio

$$P(x) = (K_1 - x)Q(x). \quad (2.31)$$

Hacemos la aproximación lineal en  $q_1$  obteniendo la matriz Jacobiana,

$$\begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$$

Los valores propios son  $r_1$  y  $r_2$  ambos positivos por lo que el sistema tiene en  $q_1$  un nodo inestable.

De igual manera, la matriz Jacobiana evaluada en  $q_2$  es igual a:

$$\begin{pmatrix} -r_1 & -\frac{aK_1}{b+K_1^2} \\ 0 & r_2 + \frac{aK_1\mu}{b+K_1^2} \end{pmatrix}.$$

Luego los valores propios son  $\lambda_1 = -r_1$  y  $\lambda_2 = r_2 + \frac{aK_1\mu}{b+K_1^2}$  entonces se tiene una silla.

Para el punto de equilibrio  $q_3$  se tiene la Jacobiana

$$\begin{pmatrix} r_1 - \frac{aK_2}{b} & 0 \\ \frac{aK_2\mu}{b} & -r_2 \end{pmatrix}.$$

Así, los valores propios son  $\lambda_1 = r_1 - \frac{aK_2}{b}$  y  $\lambda_2 = -r_2$ , como  $\lambda_2 < 0$  entonces si  $r_1 < \frac{aK_2}{b}$  tendremos un nodo estable en  $(0, K_2)$ , si  $r_1 > \frac{aK_2}{b}$  tendremos una silla en  $(0, K_2)$ , por último si  $r_1 = \frac{aK_2}{b}$ , el punto de equilibrio no es hiperbólico y para determinar la dinámica en este punto, realizamos un reescalamiento al sistema (2.29) y trasladamos el punto de equilibrio  $(0, K_2)$  al origen, obteniendo

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{aK_2^2}{b}(K_1 - x)x(b + x^2) - aK_1K_2x(K_2 + y) \\ \dot{y} &= -K_1r_2(b + x^2)y(K_2 + y) + aK_1K_2x(K_2 + y)\mu.\end{aligned}\tag{2.32}$$

Llevando el sistema (2.32) a su forma normal mediante la transformación

$$\begin{aligned}X &= x \\ Y &= -\frac{a\mu K_2}{br_2}x + y,\end{aligned}\tag{2.33}$$

obtenemos el sistema

$$\begin{aligned}\frac{dX}{d\bar{t}} &= P_2(X, Y), \\ \frac{dY}{d\bar{t}} &= Y + Q_2(X, Y),\end{aligned}\tag{2.34}$$

donde

$$\begin{aligned}
P_2(X, Y) &= \left( \frac{aK_2}{bK_1r_2} + \frac{a^2K_2\mu}{b^2r_2^2} \right) X^2 - \frac{aK_2X^3}{b^2r_2} + \frac{aK_2X^4}{b^2K_1r_2} + \frac{aXY}{br_2}, \\
Q_2(X, Y) &= \frac{X^2Y}{b} + \frac{Y^2}{K_2} + \frac{X^2Y^2}{bK_2} - \frac{a^2K_2\mu X^2}{b^2K_1r_2^2} + \left( \frac{a^2K_2\mu}{b^3r_2^2} + \frac{aK_2\mu}{b^2r_2} \right) X^3 - \\
&\quad \frac{a^2K_2\mu X^4}{b^3K_1r_2^2} - \frac{a^2\mu XY}{b^2r_2^2} + \frac{a\mu XY}{br_2} + \frac{2a\mu X^3Y}{b^2r_2} - \\
&\quad \frac{a^3K_2\mu^2 X^2}{b^3r_2^3} + \frac{a^2K_2\mu^2 X^4}{b^3r_2^2}.
\end{aligned}$$

Tomando  $Y = \varphi(X)$ , una solución de la ecuación  $Y + Q_2(X, Y) = 0$ , véase ([Sistema2.34.nb](#)), la serie de Taylor de la función  $\psi(X) = P_2(X, \varphi(X))$ , en una vecindad de  $X = 0$  tiene la forma  $\psi(X) = \frac{aK_2(br_2+aK_1\mu)}{b^2K_1r_2^2}X^2 + \dots$ . Por el teorema de clasificación de puntos de equilibrios no hiperbólicos (pág 340 de [ALGM]) se concluye que el sistema (2.34) en el origen tiene una silla-nodo, por lo tanto el punto  $q_3$  es un punto silla-nodo.

Por último, para determinar la cantidad de puntos de equilibrio  $q_4^j$  en el cuadrante positivo, aplicamos la regla de los signos de Descartes al polinomio (2.30)

- Si  $b \leq \frac{aK_2}{2r_1}$  entonces el polinomio (2.30) tiene 2 o ninguna raíz positiva.
- Si  $b > \frac{aK_2}{2r_1}$  y
  - $a \geq \frac{br_1}{K_2}$  el polinomio (2.30) tiene 4, 2, o ninguna raíz positiva.
  - $a < \frac{br_1}{K_2}$  el polinomio (2.30) tiene 5, 3 o 1 raíz positiva.

De los casos anteriores y el polinomio (2.31) se concluye que el sistema (2.29) puede tener desde 1 hasta 6 puntos de equilibrio en el cuadrante positivo.

## 2.5.2. Puntos de equilibrio no triviales

Para obtener los puntos de equilibrio del sistema (2.29), hacemos  $\dot{x} = 0$  y  $\dot{y} = 0$  respectivamente es decir



- Si  $\dot{x} = 0$  implica que

$$x = 0 \text{ o } y = \frac{r_1(K_1 - x)(b + x^2)}{aK_1} \quad (2.35)$$

- Si  $\dot{y} = 0$  implica que

$$y = 0 \text{ o } y = K_2 + \left( \frac{\mu a K_2}{r_2} \right) \frac{x}{x^2 + b}. \quad (2.36)$$

Con el fin de encontrar los puntos de equilibrios no triviales analizaremos las ecuaciones  $\dot{x} = 0$  y  $\dot{y} = 0$  bajo las hipótesis de que  $x \neq 0$  y  $y \neq 0$ .

De las ecuaciones (2.35) y (2.36), tenemos que

$$y = \frac{r_1(K_1 - x)(b + x^2)}{aK_1} \quad (2.37)$$

y

$$y = K_2 + \left( \frac{\mu a K_2}{r_2} \right) \frac{x}{x^2 + b}. \quad (2.38)$$

Para determinar la existencia de puntos de equilibrios no triviales analizaremos las intersecciones de las curvas definidas por (2.37) y (2.38), para continuar con el análisis consideraremos como  $f(x) = y$  para (2.37) y  $g(x) = y$  para (2.38).

Para hacer el análisis, observemos que  $f(x)$  tiene una única raíz  $K_1$  en el primer cuadrante y además se puede verificar que los puntos críticos son

$$x_1 = \frac{K_1 - \sqrt{-3b + K_1^2}}{3}, \quad (2.39)$$

$$x_2 = \frac{K_1 + \sqrt{-3b + K_1^2}}{3}. \quad (2.40)$$

La segunda derivada de  $f(x)$  en  $x_1$  es

$$\frac{2\sqrt{-3b + K_1^2}r_1}{aK_1}, \quad (2.41)$$

de (2.41) se concluye que la función  $f(x)$  tiene un mínimo en  $x_1$ . Evaluando la segunda derivada de  $f(x)$  en  $x_2$  es

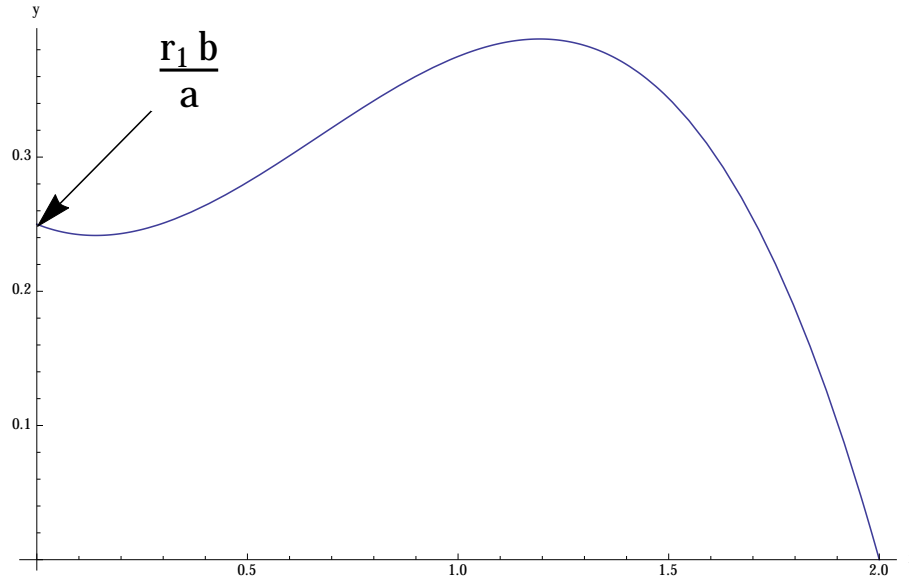


Figura 2.10: Gráfica de  $f(x)$ , con valores en los parámetros  $K_1 = 2$ ,  $r_1 = 0.5$ ,  $a = 1$ ,  $b = 0.5$ .

$$-\frac{2\sqrt{-3b + K_1^2 r_1}}{aK_1}, \quad (2.42)$$

de (2.42) se concluye que la función  $f(x)$  tiene un máximo en  $x_2$ , en la Figura 2.10 se puede observar la gráfica de la función  $f(x)$  en el cuadrante positivo.

La función  $g(x)$  tiene como punto crítico en el primer cuadrante a

$$x_3 = \sqrt{b}. \quad (2.43)$$

Calculado la segunda derivada de  $g(x)$  y evaluándola en  $x_3$  se tiene

$$-\frac{aK_2\mu}{2b^{3/2}r_2}, \quad (2.44)$$

de (2.44) se concluye que la función  $g(x)$  tiene un máximo en  $x_3$ , además cuando  $x \rightarrow \infty$ ,  $g(x) \rightarrow K_2$  (véase la Figura 2.11).

En el siguiente teorema damos una caracterización de los puntos de equilibrios no triviales.

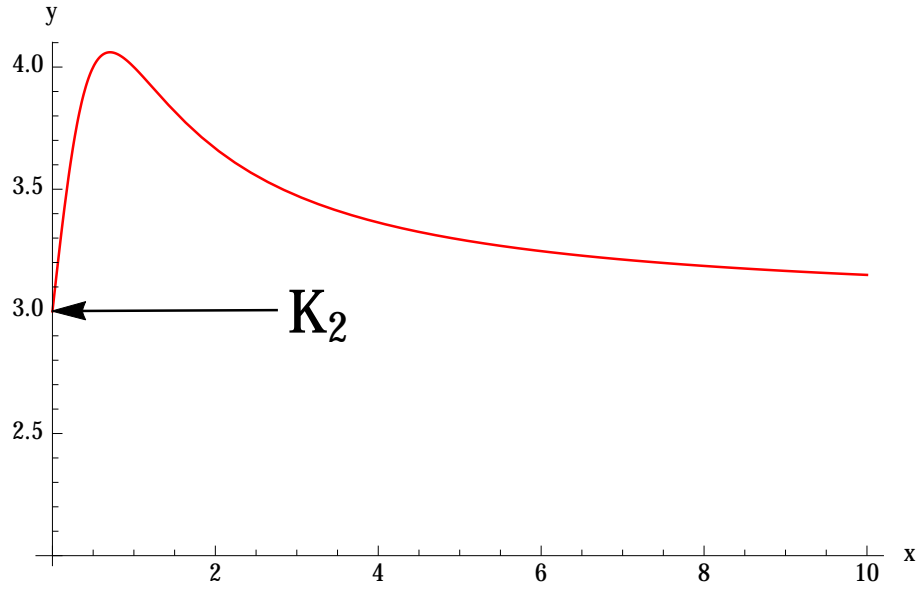


Figura 2.11: Gráfica de  $g(x)$ , con valores en los parámetros  $K_2 = 3$ ,  $r_2 = 0.4$ ,  $a = 1$ ,  $\mu = 0.2$ .

**Teorema 2.5.1** Sean

$$f(x_1) = \frac{2 \left( 2K_1 + \sqrt{-3b + K_1^2} \right) \left( 3b + K_1 \left( K_1 + \sqrt{-3b + K_1^2} \right) \right) r_1}{27aK_1},$$

$$f(x_2) = \frac{-2 \left( -2K_1 + \sqrt{-3b + K_1^2} \right) \left( 3b + K_1 \left( K_1 + \sqrt{-3b + K_1^2} \right) \right) r_1}{27aK_1},$$

$$g(x_3) = K_2 \left( 1 + \frac{a\mu}{2\sqrt{br_2}} \right),$$

para el sistema (2.29) se tienen los siguientes casos:

a) Si

$$\frac{r_1 b}{a} > K_2 \tag{2.45}$$

y

$$f(x_2) < K_2, \tag{2.46}$$

entonces el sistema (2.29) tiene un único punto de equilibrio no trivial en el cuadrante positivo.

b) Si

$$\frac{r_1 b}{a} < K_2 \quad (2.47)$$

y

$$f(x_2) > g(x_3), \quad (2.48)$$

entonces el sistema (2.29) tiene dos puntos de equilibrio no triviales en el cuadrante positivo.

c) Si

$$\frac{r_1 b}{a} > K_2, \quad (2.49)$$

$$f(x_1) < K_2 \quad (2.50)$$

y

$$f(x_2) > g(x_3), \quad (2.51)$$

entonces el sistema (2.29) tiene tres puntos de equilibrio no triviales en el cuadrante positivo.

### **Demostración.**

a) Nótese que

$$f(0) = \frac{r_1 b}{a} \text{ y } g(0) = K_2. \quad (2.52)$$

La función  $f(x)$  tiene un máximo en  $x_2$ , por hipótesis se tiene que

$$f(0) > g(0) \text{ y } f(x_2) < K_2. \quad (2.53)$$

La condición (2.53) garantiza que la función  $f$  decrece interceptando a  $g$  una única vez.

b) La condición  $f(0) = \frac{r_1 b}{a} < K_2$  implica que la función  $f$  empieza por debajo de la función  $g$ , además (2.48) condiciona que el máximo de la función  $f(x)$  supere al máximo de la función  $g(x)$  por lo tanto sólo habrá dos intersecciones de las gráficas  $f$  y  $g$ .

- c) De manera similar que en los casos anteriores las condiciones (2.49) y (2.50) implica una primera intersección entre  $f$  y  $g$ . Por último (2.51) permite que la función  $f$  intersekte a  $g$  en dos puntos, logrando tres puntos de intersección entre  $f$  y  $g$ .

De los casos  $a)$ ,  $b)$  y  $c)$  se concluye que el sistema (2.29) puede tener hasta tres puntos de equilibrios no triviales. ■

### 2.5.3. Existencia de más de un punto de equilibrio no trivial

De acuerdo al teorema 2.5.1 existen valores de los parámetros donde es posible obtener más de un punto de equilibrio no trivial, en esta subsección los calcularemos numéricamente con la ayuda de Mathematica.

En las siguientes figuras mostraremos que para valores específicos de los parámetros se pueden tener uno (Figura 2.12), dos (Figura 2.13) y tres (Figura 2.13) puntos de equilibrio no triviales.

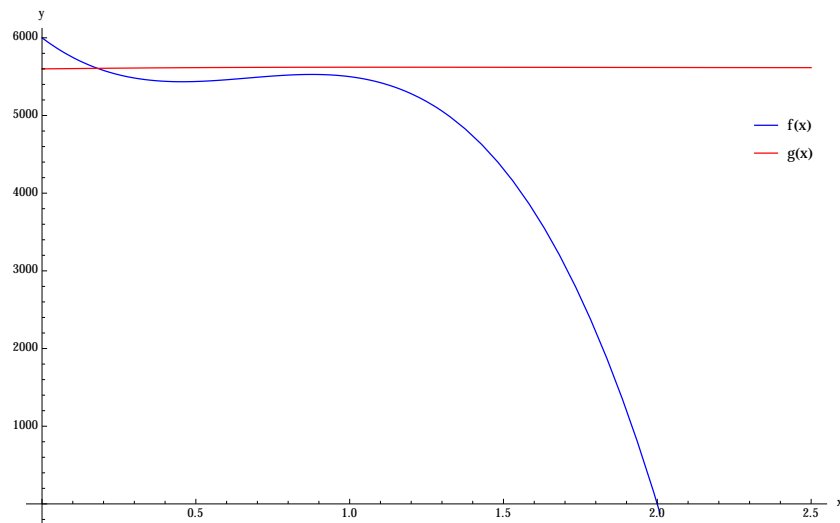


Figura 2.12: Gráficas de  $f(x)$  y  $g(x)$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $K_1 = 2$ ,  $r_1 = 50$ ,  $a = 0.01$ ,  $b = 1.2$ ,  $K_2 = 5600$ ,  $r_2 = 0.6$ ,  $\mu = 0.5$ .

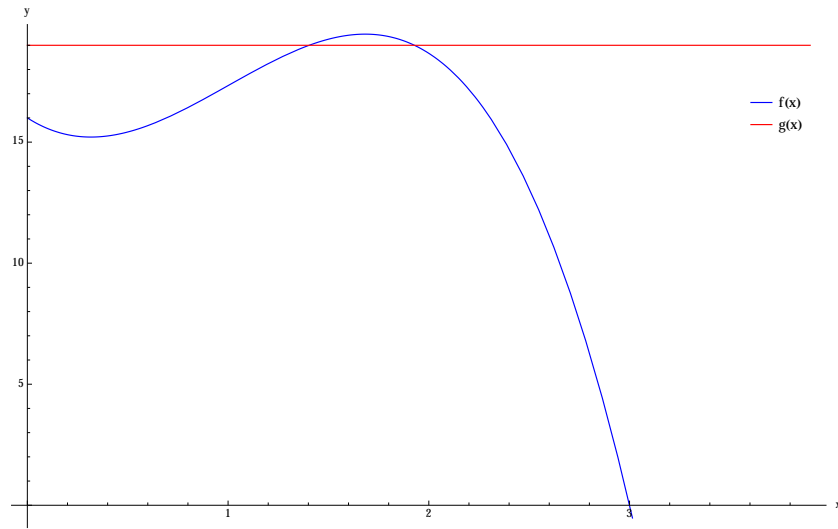


Figura 2.13: Gráficas de  $f(x)$  y  $g(x)$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $K_1 = 3$ ,  $r_1 = 0.1$ ,  $a = 0.009999$ ,  $b = 1.6$ ,  $K_2 = 19$ ,  $r_2 = 4$ ,  $\mu = 0.000002$ .

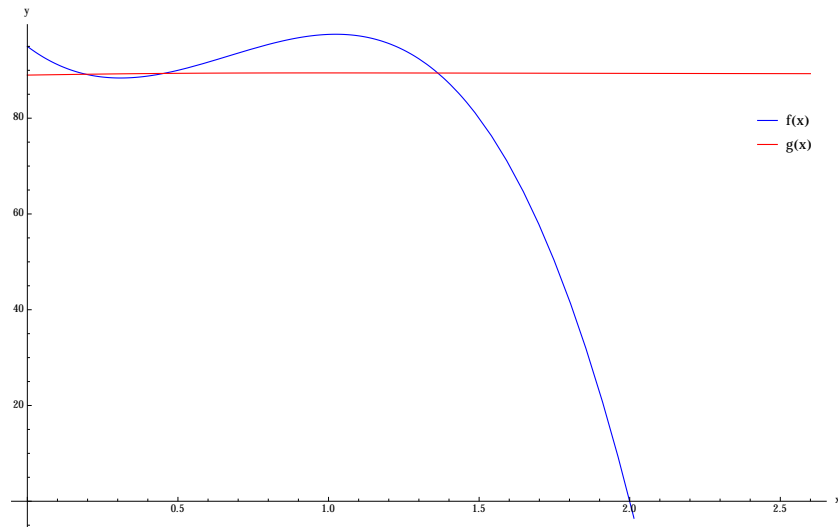


Figura 2.14: Gráficas de  $f(x)$  y  $g(x)$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $K_1 = 2$ ,  $r_1 = 1$ ,  $a = 0.01$ ,  $b = 0.95$ ,  $K_2 = 89$ ,  $r_2 = 0.1$ ,  $\mu = 0.1$ .

## 2.5.4. Existencia de órbitas periódicas

El sistema (2.29) presenta órbitas periódicas en cierta región del espacio de parámetros. Para ello determinaremos la existencia de una bifurcación de Hopf en el punto de equilibrio  $q_4 = \left(1, \frac{(1+b)(K_1-1)r_1}{aK_1}\right)$ , utilizando el teorema de Kuznetsov (1.4.1).

**Lema 2.5.1** *El punto de equilibrio  $q_4$  del sistema (2.29), con*

$$K_2 = \frac{(1+b)^2(K_1-1)r_1r_2}{aK_1(r_2+br_2+a\mu)},$$

*presenta un par de valores propios con parte real cero.*

**Demostración.** El sistema (2.29) en el punto de equilibrio  $q_4$  con el parámetro fijo  $K_2 = \frac{(1+b)^2(K_1-1)r_1r_2}{aK_1(r_2+br_2+a\mu)}$ , tiene como polinomio característico a

$$P(\lambda) = \lambda^2 + A\lambda + B, \quad (2.54)$$

donde

$$A = -\frac{2r_1}{1+b} + \frac{3r_1}{(1+b)K_1} + \frac{br_1}{(1+b)K_1} + r_2 + \frac{a\mu}{1+b},$$

$$B = -\frac{2r_1r_2}{1+b} + \frac{3r_1r_2}{(1+b)K_1} + \frac{br_1r_2}{(1+b)K_1} - \frac{3ar_1\mu}{(1+b)^2} + \frac{abr_1\mu}{(1+b)^2} + \frac{4ar_1\mu}{(1+b)^2K_1}.$$

Tomando

$$K_1 = \frac{C}{D}, \quad (2.55)$$

$$r_1 = \frac{E}{F}, \quad (2.56)$$

con

$$C = (1+b)^2(3+b)r_2^2 + a(7+8b+b^2)r_2\mu + 4a^2\mu^2 + (1+b)^2(3+b)\omega^2,$$

$$D = 2(1+b)^2r_2^2 + a(5+4b-b^2)r_2\mu - a^2(-3+b)\mu^2 + 2(1+b)^2\omega^2$$

$$E = (1+b)^2(3+b)r_2^2 + a(7+8b+b^2)r_2\mu + 4a^2\mu^2 + (1+b)^2(3+b)\omega^2$$

$$F = a(-1+b^2)\mu,$$

el sistema (2.29) tiene eigenvalores de la forma  $\pm\omega i$ . ■

Para más detalles del Lema 2.5.1 véase ([Lema2.5.1.nb](#)).

**Teorema 2.5.2** *El sistema (2.29) presenta una bifurcación de Hopf para valores convenientes de los parámetros.*

**Demostración.** Bajo las condiciones del lema (2.5.1), la parte lineal en el punto de equilibrio tiene valores propios complejos con parte real cero. Para determinar el tipo de bifurcación que se presenta aplicaremos el teorema de Kuznetsov (1.4.1). Para ello trasladamos el punto de equilibrio al origen y calculamos la expansion de Taylor de orden 3 del campo. Con la ayuda de Mathematica ([Teorema2.5.2.nb](#)), calculamos los términos de la expansion y los vectores propios requeridos en la fórmula (1.12) obteniendo el coeficiente de Lyapunov

$$\begin{aligned} \ell(\omega) = & (24389(267845885P - 916523Q) + 5046(20511990P - 13787Q)\omega + \\ & 522(2310630680P - 11465997Q)\omega^2 + 108(136174720P - \\ & 236243Q)\omega^3 + 1296(28314875P - 159997Q)\omega^4 + 7776(60775P - \\ & 67Q)\omega^5 - 466560(272P + 5Q)\omega^6 + 1399680P\omega^7)/D \end{aligned}$$

donde



$$P = \sqrt{\frac{941 + 36\omega^2}{841 + 36\omega^2}},$$

$$Q = \sqrt{791381 + 64152\omega^2 + 1296\omega^4},$$

$$D = 1458\omega^3(841 + 6\omega)\sqrt{841 + 36\omega^2}(941 + 36\omega^2)^{3/2}.$$

Puesto que el denominador  $D$  es positivo, el numerador de  $\ell(\omega)$  es el que determina el signo, dado que  $Q = P(841 + 36\omega^2)$ , dicho numerador se puede reescribir como

$$\begin{aligned} & -6P(2044407754277 - 7499300443\omega + 772026210021\omega^2 + \\ & 1542516786\omega^3 + 58859904636\omega^4 + 147346776\omega^5 + \\ & 1592268192\omega^6 + 2892672\omega^7 + 13996800\omega^8). \end{aligned}$$

Así se concluye que  $\ell(\omega) < 0$  para todo  $\omega \geq 0$ , por lo que se obtiene una órbita periódica estable y en consecuencia el sistema presenta una bifurcación de Hopf supercrítica. ■

# Capítulo 3

## Efecto de la depredación preferencial

En este capítulo se analiza la dinámica de un sistema depredador presa que involucra dos presas en competencia y un depredador (2). La aportación principal de este capítulo consiste en dar condiciones bajo las cuales una especie consumidora  $y$  es capaz de invadir y establecerse con éxito en una población formada por una especie presa  $x$  y un depredador  $z$ , además de generar una región o espacio de parámetros para la coexistencia de dichas especies.

### 3.1. Depredación sobre dos presas en competencia

#### 3.1.1. Un modelo

Uno de los temas de interés que han sido estudiado por la ecología, tanto teóricamente como en el campo, es el concepto de coexistencia; ésto debido a lo complejo que resulta entender y comprender los mecanismos que intervienen en las relaciones que determinan la coexistencia de especies. En esta sección se estudia un modelo constituido principalmente por dos presas competidoras  $x$ ,  $y$  en presencia de un depredador  $z$ , dicha interacción está dada por las siguientes ecuaciones

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \frac{q_1xz}{x^m + y^m + a} - \alpha_{12}xy \\
\dot{y} &= r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \frac{q_2yz}{x^m + y^m + a} - \alpha_{21}xy \\
\dot{z} &= sz \left(1 - \frac{z}{\alpha x^m + \beta y^m + c}\right),
\end{aligned} \tag{3.1}$$

donde (3.1) supone que las especies consumidoras  $x$  y  $y$  tienen un crecimiento logístico en ausencia del depredador, con capacidades de cargas  $K_1$  y  $K_2$  respectivamente. La variable  $\alpha_{ij}$  es la tasa que mide el efecto de la competencia de la clase  $j$  sobre la clase  $i$ , en la tasa de crecimiento de la especie  $i$  y se considera que es proporcional al número de encuentros entre ellas;  $q_i$  es la tasa de captura sobre la presa  $i$  que ejerce el depredador  $z$  (a menudo se le conoce como vulnerabilidad de la presa). Los parámetros  $\alpha$  y  $\beta$  representan una medida de la calidad de los alimentos consumidos por la presa  $x$  y  $y$  para la conversión en biomasa de depredadores, y por último  $c$  indica una fuente alternativa de comida para el depredador. En la siguiente sección se determinan las condiciones en los parámetros que garantizan la coexistencia de especies en las relaciones establecidas por el modelo (3.1).

### 3.1.2. Coexistencia de las presas y un depredador

En general la coexistencia de las especies depende de la habilidad de cada especie para crecer. Sin embargo, supondremos que la nueva especie que se introduce al sistema tiene una tasa de crecimiento positiva pero con una densidad poblacional baja, por lo que se analizará el sistema (3.1) reduciéndolo a un subsistema en el cual una de las dos presas está ausente, con  $a = c$ , y  $\alpha = \beta = 1$ ,

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= x \left[ r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - \frac{q_1z}{x^m + c} \right] \\
\dot{z} &= sz \left(1 - \frac{z}{x^m + c}\right).
\end{aligned} \tag{3.2}$$

**Definición 3.1.1** Decimos que en una red trófica de  $n$  especies  $x_1, x_2, \dots, x_n$  descrita por un sistema  $\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$ , para  $i = 1, \dots, n$  se da la coexistencia si existe un abierto  $O \subset \mathbb{R}_+^n$  que contiene a un atractor del sistema.

**Teorema 3.1.1** Si  $q_2 + \alpha_{21}K_1 \left(1 - \frac{q_1}{r_1}\right) < r_2 < \min \left\{ \alpha_{21}r_1K_1, \frac{q_2\alpha_{12}K_2}{\alpha_{12}K_2 - (r_1 - q_1)} \right\}$ , y los sistemas (3.2), (3.8) tienen un punto de equilibrio no trivial, entonces el sistema (3.1) experimenta coexistencia de especies.

**Demostración.** Del sistema (3.2) se considera el punto de equilibrio de interés biológico, dado por

$$x^* = K_1 - \frac{q_1 K_1}{r_1}, \quad (3.3)$$

$$z^* = c + \left( K_1 - \frac{q_1 K_1}{r_1} \right)^m$$

con

$$r_1 > q_1. \quad (3.4)$$

Una condición necesaria para que dicho punto de equilibrio sea estable es que

$$-r_1 + q_1 \left( 1 + m - \frac{cmr_1^m}{cr_1^m + K_1^m(r_1 - q_1)^m} \right) < s. \quad (3.5)$$

Para que la especie presa  $y$  pueda invadir se requiere que en el punto de equilibrio de la población residente, la tasa de crecimiento de  $y$  sea positiva cuando su densidad es muy baja, es decir

$$r_2 > \frac{q_2 z^*}{x^{*m} + c} + \alpha_{21} x^*. \quad (3.6)$$

Sustituyendo (3.3) en la desigualdad (3.6) se tiene

$$r_2 > q_2 + \alpha_{21} K_1 \left( 1 - \frac{q_1}{r_1} \right). \quad (3.7)$$

De manera análoga consideremos que la especie  $y$  es la especie residente, y estudiemos cuales son las condiciones bajo las cuales la especie  $x$  puede

incorporarse al subsistema

$$\begin{aligned}\dot{y} &= y \left[ r_2 \left( 1 - \frac{y}{K_2} \right) - \frac{q_2 z}{y^m + c} \right] \\ \dot{z} &= sz \left( 1 - \frac{z}{y^m + c} \right).\end{aligned}\tag{3.8}$$

Los puntos de equilibrio son:

$$\begin{aligned}y^* &= K_2 - \frac{q_2 K_2}{r_2}, \\ z^* &= c + \left( K_2 - \frac{q_2 K_2}{r_2} \right)^m\end{aligned}\tag{3.9}$$

con

$$r_2 > q_2.\tag{3.10}$$

Para que la especie  $x$  pueda invadir a baja densidad se debe satisfacer,

$$r_1 > \frac{q_1 z^*}{y^{*m} + c} + \alpha_{12} y^*.\tag{3.11}$$

Sustituyendo (3.9) en (3.11) y despejando  $r_2$  se tiene

$$r_2 < \frac{q_2 \alpha_{12} K_2}{\alpha_{12} K_2 - (r_1 - q_1)}.\tag{3.12}$$

Sin pérdida de generalidad supongamos que la especie  $x$  excluye la especie  $y$  en la ausencia del depredador. Bajo el supuesto anterior se tiene,

$$r_2 < \alpha_{21} r_1 K_1.\tag{3.13}$$

Aplicando de manera simultánea las desigualdades (3.7), (3.12) y (3.13), se obtiene,

$$q_2 + \alpha_{21} K_1 \left( 1 - \frac{q_1}{r_1} \right) < r_2 < \min \left\{ \alpha_{21} r_1 K_1, \frac{q_2 \alpha_{12} K_2}{\alpha_{12} K_2 - (r_1 - q_1)} \right\}.$$

■

Tomando  $r_1 = 1$ ,  $q_1 = \frac{8}{10}$  y  $m = 2$  esta última desigualdad se simplifica en,

$$q_2 + \frac{\alpha_{21}K_1}{5} < r_2 < \min \left\{ \alpha_{21}K_1, q_2 \left( \frac{\alpha_{12}K_2}{\alpha_{12}K_2 - \frac{1}{5}} \right) \right\}. \quad (3.14)$$

En la Figura 3.1, se muestra el espacio de parámetros donde se tiene coexistencia de especies, gracias a que se verifica la condición (3.14).

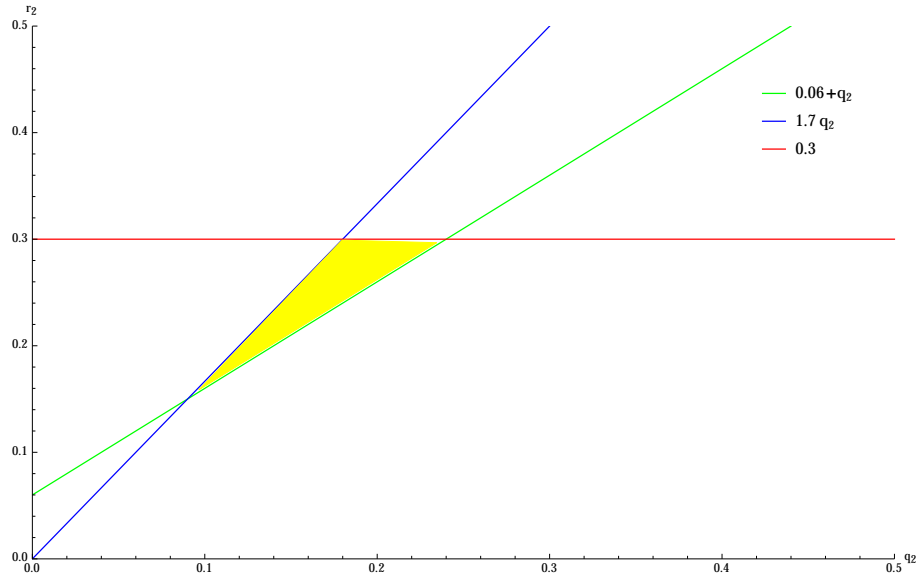


Figura 3.1: La figura muestra el espacio de parámetros que permitirán una segunda especie presa con un crecimiento más lento. Sólo aquellos puntos por arriba de la línea verde y debajo de las líneas azul y roja lograrán la invasión de otra especie presa cuando la población se encuentre en el punto de equilibrio.

Para determinar la coexistencia de especies cuando el sistema residente presenta órbitas periódicas, se introduce la siguiente notación,  $\langle x \rangle$ , la cual denota la media temporal de la especie presa  $x$ . Explícitamente,

$$\langle x \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt.$$

**Teorema 3.1.2** *Si*

$$\left(\alpha_{21} - \frac{q_2}{q_1 k_1}\right) \langle x \rangle + \frac{q_2 r_1}{q_1} < r_2 < \min \left\{ \alpha_{21} k_1 r_1, (r_1 - \alpha_{12} \langle y \rangle) \frac{q_2}{q_1} + \frac{\langle y \rangle}{k_2} \right\}$$

*y los sistemas (3.2), (3.8) presentan ciclos, entonces el sistema (3.1) presenta coexistencia de especies.*

**Demostración.** Por hipótesis el modelo (3.2) experimenta ciclos, así la tasa de crecimiento de la media temporal de la presa  $x$  debe ser cero, es decir

$$r_1 - \frac{\langle x \rangle}{K_1} = q_1 \left\langle \frac{z}{x^m + c} \right\rangle. \quad (3.15)$$

Introduciendo la presa  $y$  a bajas densidades en el subsistema, la tasa de crecimiento de  $y$ , sólo se incrementará si

$$r_2 > q_2 \left\langle \frac{z}{x^m + c} \right\rangle + \alpha_{21} \langle x \rangle. \quad (3.16)$$

Sustituyendo (3.15) en (3.16)

$$r_2 > \left(\alpha_{21} - \frac{q_2}{q_1 k_1}\right) \langle x \rangle + \frac{q_2 r_1}{q_1}. \quad (3.17)$$

Dado que el subsistema (3.8) experimenta ciclos, la tasa de crecimiento de la media temporal de la presa  $y$ , debe ser cero,

$$r_2 - \frac{\langle y \rangle}{K_2} = q_2 \left\langle \frac{z}{y^m + c} \right\rangle. \quad (3.18)$$

Puesto que el consumidor residente es  $y$ , la condición de invasibilidad para  $x$  es,

$$r_1 > q_1 \left\langle \frac{z}{y^m + c} \right\rangle + \alpha_{12} \langle y \rangle. \quad (3.19)$$

Usando (3.18) en (3.19) se obtiene,

$$r_2 < (r_1 - \alpha_{12} \langle y \rangle) \frac{q_2}{q_1} + \frac{\langle y \rangle}{k_2}. \quad (3.20)$$

En ausencia del depredador la condición para que  $x$  pueda invadir es

$$r_2 < \alpha_{21} r_1 k_1. \quad (3.21)$$

Aplicando simultáneamente las desigualdades (3.17), (3.20) y (3.21), se obtiene,

$$\left( \alpha_{21} - \frac{q_2}{q_1 k_1} \right) \langle x \rangle + \frac{q_2 r_1}{q_1} < r_2 < \min \left\{ \alpha_{21} k_1 r_1, (r_1 - \alpha_{12} \langle y \rangle) \frac{q_2}{q_1} + \frac{\langle y \rangle}{k_2} \right\}. \quad (3.22)$$

La desigualdad (3.22) nos permite introducir una segunda especie de presa, cuando el subsistema experimenta ciclos límites, todo lo anterior en términos de los parámetros y especialmente en función de la tasa de crecimiento intrínseca de la especie  $y$ . ■



# Capítulo 4

## Modelo depredador presa con estrategias

Las historias de vida de un organismo están constituidas por aquellos aspectos de su ciclo de vida que afectan su supervivencia y su reproducción; de allí su relevancia para la conservación. Algunos componentes de la historia de vida de un organismo son la edad y el tamaño de maduración reproductiva, cuántas veces intenta reproducirse, cómo reparte la energía que está a su disposición entre la reproducción, el crecimiento y el mantenimiento corporal, cómo distribuye recursos entre su progenie, el tamaño que ésta alcanza, etc, [S1]. El estudio de las historias de vida presta atención especial a la manera en que los procesos de adaptación y diversas limitantes interactúan, produciendo cierta adecuación “fitness” que permite la supervivencia y proliferación de aquellos organismos que emplean estrategias exitosas.

A medida que la ciencia fue incrementando su entendimiento del proceso evolutivo, sobre todo en las últimas décadas, aprendió que la evolución, en gran medida, es coevolución de especies. Todos los organismos complejos, e incluso los organismos multicelulares más simples, requieren de una o más especies interactuantes para sobrevivir y reproducirse.

Los efectos de la depredación diferenciada en términos de la edad se ha mantenido como un tema de interés, en parte por la influencia del trabajo de Hastings publicado en 1984 [Ha]. En este capítulo se plantea una forma de analizar la presencia de una estrategia evolutivamente estable en la interacción de dos depredadores y una presa con estructura de edades.

## 4.1. Estrategias evolutivamente estables y de convergencia estable

Para iniciar este capítulo presentaremos algunos conceptos sobre estrategias evolutivamente estables los cuales pueden ser consultados en [GKMM]. Estos conceptos serán fundamentales en el desarrollo de esta última parte de la tesis.

Las estrategias evolutivamente estables ESS se han convertido en una herramienta útil para predecir resultados a largo plazo en la evolución de los fenotipos cuando la adecuación (fitness) depende de la frecuencia de varios fenotipos presentes en una población determinada.

Se conoce en general que las estrategias ESS (que hacen que una población sea “inmune” a cualquier otra estrategia colonizadora), y el concepto de convergencia estable (que asegura un cambio gradual a través de pequeños pasos evolutivos), son dos conceptos de estabilidad totalmente independientes. Un genotipo que posee la característica de convergencia estable puede considerarse como un atractor evolutivo en el sentido de que una población que inicia con un fenotipo muy cerca de éste, tiene la capacidad de invadir en la población, en cambio una estrategia evolutivamente estable es una trampa evolutiva en el sentido de que una vez establecida en una población, ningún cambio evolutivo adicional es posible para pequeñas mutaciones.

Para realizar el estudio de las estrategias de historia de vida y tener una mejor comprensión en la manera en que éstas se establecen en una población, introduciremos la siguiente notación para denotar la tasa de crecimiento de una estrategia colonizadora  $y$ , en presencia de una estrategia residente  $x$ , mediante  $\lambda(y, x)$ .

Si las mutaciones son pequeñas, de manera que  $x$  e  $y$  son muy similares entre sí, realizamos una aproximación lineal de  $\lambda(y, x)$

$$\lambda(y, x) = \lambda(x, x) + D(x)(y - x), \quad (4.1)$$

donde

$$D(x) = \left. \frac{\partial \lambda(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x}. \quad (4.2)$$

Por la definición de  $\lambda(y, x)$  es claro que  $\lambda(x, x) = 0$  para toda estrategia  $x$ . Si  $\lambda(y, x) > 0$  se dirá que la estrategia colonizadora  $y$  es capaz de propagarse dentro de la población con estrategia  $x$ , en caso contrario la estrategia

$y$  no tiene éxito. Si  $\lambda(y, x) > 0$  y  $\lambda(x, y) < 0$  la estrategia  $y$  puede expandirse pero la estrategia  $x$  no es capaz de recuperarse dentro de la población.

Entonces por (4.1) el signo de  $D(x)$  determina cuando una estrategia colonizadora puede invadir. Si  $D(x) > 0$  para que la estrategia  $y$  pueda invadir se tiene que cumplir  $y > x$ , por otro lado si  $D(x) < 0$ , entonces  $y < x$  para que pueda invadir la nueva estrategia.

**Definición 4.1.1** Una estrategia para la cual  $D(x) = 0$  se llamará estrategia evolutiva singular, y se denotará como  $x^*$ .

Para una estrategia en la cual se cumple la definición 4.1.1 no hay una sola dirección de la selección natural y puede ocurrir que  $\lambda(y, x) > 0$  y  $\lambda(x, y) > 0$ . Es decir ninguna estrategia es capaz de eliminar a la otra y necesariamente la población es *dimórfica*.

**Definición 4.1.2** Sea  $x^*$  una estrategia evolutiva singular, se dirá que  $x^*$  es evolutivamente estable (ESS) si  $\lambda(y, x^*) < 0$  para toda  $y$  en una vecindad de  $y = x^*$ .

La definición anterior establece que  $\lambda(y, x)$  como función de  $y$  tiene un máximo en  $y = x^*$ , por lo tanto

$$\frac{\partial^2 \lambda(y, x)}{\partial y^2} \Big|_{y=x=x^*} < 0. \quad (4.3)$$

**Definición 4.1.3** Una estrategia singular  $x^*$  es de convergencia estable si  $\lambda(y, x) > 0$  para toda  $x < y < x^*$  y  $x^* < y < x$ .

Entonces en  $x^*$ , el signo de  $D(x)$  localmente cambia de positivo a negativo, así  $D(x)$  es (localmente) una función decreciente de  $x$ , por lo tanto en la estrategia singular se debe cumplir

$$\frac{dD(x)}{dx} < 0. \quad (4.4)$$

## 4.2. Descripción del modelo

El modelo considera una población de presas con 2 clases de edad: la densidad de la no-reproductiva es denotada por  $y$  y la clase reproductiva denotada por  $x$ . En la población de depredadores se consideran dos tipos, el primero de ellos denotado por  $z_1$  que consume sólo individuos de la clase  $x$  y el segundo denotado por  $z_2$  que consume individuos de ambas clases. Tanto  $z_1$  como  $z_2$  producen individuos de ambos tipos, con una rapidez que depende de un cierto parámetro  $e$  que afecta la tasa de reproducción. La estrategia del depredador está representada por el parámetro  $e$  y toma valores en el intervalo  $[0, 1]$ . Además, el grupo  $z_1$  reproduce organismos del grupo  $z_2$  con una tasa per capita de  $ee_{max}$ . Para analizar la estabilidad de esta estrategia  $e$ , suponemos que ingresa otra población de depredadores análoga a la nativa pero con una nueva estrategia  $\hat{e}$ . Asimismo, suponemos que la dinámica de la especie nativa está dada por

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= \rho x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - a_1 f_1(x) z_1 - a_2 f_2(x) z_2 - \nu_1 xy, \\
 \dot{y} &= \nu_2 xy - \mu y - \bar{a}_2 \bar{f}_2(y) z_2, \\
 \dot{z}_1 &= b_1(e) a_1 f_1(x) z_1 + b_2 a_2 f_2(x) z_2 - ee_{max} a_1 f_1(x) z_1 - d_1 z_1, \\
 \dot{z}_2 &= ee_{max} a_1 f_1(x) z_1 + (\beta a_2 f_2(x) + \gamma \bar{a}_2 \bar{f}_2(y)) z_2 - d_2 z_2.
 \end{aligned} \tag{4.5}$$

Los parámetros involucrados tienen el siguiente significado:

- $\rho$  representa la tasa de crecimiento intrínseca de la presa  $x$ .
- $K$  es la capacidad de carga.
- $a_i f_i$  denota la tasa de captura como función de la densidad de la población de presas por parte del depredador  $z_i$ .
- $\bar{a}_2 \bar{f}_2$  es la tasa de captura como función de la densidad de presas  $y$  por parte del depredador  $z_2$ .
- $\nu_1$  es la tasa de individuos de la clase reproductiva que pasan a ser no reproductivos, puede incrementarse si  $x$  o  $y$  son grandes debido a condiciones de hacinamiento por falta de espacio o escasez de alimentos.
- $\nu_2$  es la tasa de individuos no reproductivos y que es proporcional al número de encuentros entre la clase reproductiva  $x$  y la clase no reproductiva  $y$ .

- $\mu$  tasa de mortalidad natural de la especie  $y$ .
- $b_2 a_2 f_2$  es la tasa de individuos generados por  $z_2$  en función de la densidad de presas  $x$ .
- $e$  estrategia del depredador.
- $b_1$  es una función que mide la energía empleada por el depredador y es decreciente en función del parámetro  $e$ .
- $ee_{max}$  tasa de reproducción per cápita de organismos  $z_2$  por parte de la especie  $z_1$ .
- $d_i$  tasa de mortalidad de la especie depredadora  $i$ .
- $b_2$  es la tasa de individuos generados por la especie  $z_2$  en organismos  $z_1$ .
- $\beta a_2 f_2$  es la tasa de biomasa asimilada de la clase  $x$  por parte del depredador  $z_2$ .
- $\gamma \bar{a}_2 \bar{f}_2$  es la tasa de biomasa asimilada de la clase  $y$  por parte del depredador  $z_2$ .

Iniciamos el análisis con la siguiente versión simplificada del modelo (4.5)

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= \rho x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - a_1 x z_1 - a_2 x z_2 - \nu_1 x y, \\
\dot{y} &= \nu_2 x y - \mu y - a_3 y z_2, \\
\dot{z}_1 &= a_1 b_1(e) x z_1 - ee_{max} a_1 x z_1 - d_1 z_1 + b_2 a_2 x z_2, \\
\dot{z}_2 &= ee_{max} a_1 x z_1 + (\beta a_2 x + \gamma a_3 y) z_2 - d_2 z_2.
\end{aligned} \tag{4.6}$$

En esta sección analizaremos cuales estrategias permiten la estabilidad del sistema, es decir, se determinará la existencia de una estrategia evolutivamente estable ESS y de convergencia estable. Como se mencionó anteriormente, se considera que  $b_1$  es una función decreciente de  $e$ . Ésta representa la energía dispuesta para incrementar la tasa de crecimiento del grupo 2 por parte del grupo 1 haciendo que su propia tasa de crecimiento disminuya. Notemos que si no existe uno de los grupos 1 o 2, entonces el modelo se reduce a un modelo depredador-presa con estructura de edades, estudiado en [F]. Estamos interesados en determinar los valores de los parámetros que favorecen la tendencia hacia un mayor crecimiento del grupo 2 o al revés, cuál hace

tender la estrategia hacia una mayor prevalencia del grupo 1. Supondremos que a lo más hay dos estrategias en cada instante. Una de ellas es la estrategia típica del habitat y la otra, la de una población invasora. Para llevar a cabo el análisis seguiremos las ideas expuestas por Day 2002 [D]. Para ello, denotaremos por  $\hat{z}_1$  y  $\hat{z}_2$  las densidades de las poblaciones colonizadoras, tipo 1 y 2, respectivamente y con  $\hat{e}$  su estrategia. El modelo que resulta al incluir la nueva estrategia es

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= \rho x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - a_1 x z_1 - a_2 x z_2 - \nu_1 x y - a_1 x \hat{z}_1 - a_2 x \hat{z}_2, \\
\frac{dy}{dt} &= \nu_2 x y - \mu y - a_3 y z_2 - a_3 y \hat{z}_2, \\
\frac{dz_1}{dt} &= a_1 x z_1 b_1(e) - e e_{max} a_1 x z_1 - d_1 z_1 + b_2 a_2 x z_2, \\
\frac{dz_2}{dt} &= e e_{max} a_1 x z_1 + (\beta a_2 x + \gamma a_3 y) z_2 - d_2 z_2, \\
\frac{d\hat{z}_1}{dt} &= a_1 x \hat{z}_1 b_1(\hat{e}) - \hat{e} e_{max} a_1 x \hat{z}_1 - d_1 \hat{z}_1 + b_2 a_2 x \hat{z}_2, \\
\frac{d\hat{z}_2}{dt} &= \hat{e} e_{max} a_1 x \hat{z}_1 + (\beta a_2 x + \gamma a_3 y) \hat{z}_2 - d_2 \hat{z}_2.
\end{aligned} \tag{4.7}$$

Con la ayuda de Mathematica se pueden determinar explícitamente los puntos de equilibrios (véase Apéndice ??).

#### 4.2.1. Análisis de estrategias

Para determinar una estrategia evolutivamente estable se debe verificar la definición 4.1.1 y la ecuación (4.3), es decir necesitamos en primer lugar calcular la derivada parcial con respecto a la estrategia colonizadora  $\hat{e}$  e igualar dicha derivada a cero, seguidamente calcular la segunda derivada y verificar la condición (4.3).

Para establecer si el depredador mutante puede invadir, linealizamos el sistema (4.7) en uno de los puntos de equilibrio en ausencia del mutante. (Nótese que el sistema (4.7) presenta varios puntos de equilibrio, sin embargo podemos garantizar la existencia de uno en la región positiva de interés, véase Apéndice E). Lo anterior da como resultado una matriz de la forma

$$\begin{bmatrix} X & A \\ 0 & Z \end{bmatrix}.$$

La submatriz  $X$  tiene eigenvalores cuyas partes reales son negativas (véase Apéndice F). Por lo tanto, la invasión de la nueva estrategia mutante está completamente determinada por los eigenvalores de la submatriz  $Z$ . Con la ayuda de Mathematica se puede calcular el eigenvalor  $\lambda$  dominante de la submatrix  $Z$ , el cual está dado por

$$\lambda(\hat{e}, e) = \frac{1}{2}(-d_1 - d_2 + a_1 b_1(\hat{e})x^* - a_1 \hat{e} e_{max} x^* + a_2 x^* \beta + a_3 y^* \gamma + R) \quad (4.8)$$

donde

$$\begin{aligned} R = & [S^2 - 4(d_1 d_2 - a_1 b_1(\hat{e})d_2 x^* + a_1 d_2 \hat{e} e_{max} x^* - a_1 a_2 b_2 \hat{e} e_{max} x^{*2} \\ & - a_2 d_1 x^* \beta + a_1 a_2 b_1(\hat{e})x^{*2} \beta - a_1 a_2 \hat{e} e_{max} x^{*2} \beta - a_3 d_1 y^* \gamma \\ & + a_1 a_3 b_1(\hat{e})x^* y^* \gamma - a_1 a_3 \hat{e} e_{max} x^* y^* \gamma)]^{\frac{1}{2}} \end{aligned} \quad (4.9)$$

y

$$S = d_1 + d_2 - a_1 b_1(\hat{e})x^* + a_1 \hat{e} e_{max} x^* - a_2 x^* \beta - a_3 y^* \gamma. \quad (4.10)$$

La tasa de crecimiento de la estrategia de historia de vida colonizadora  $\hat{e}$  en una población dominada por una estrategia  $e$ , la mediremos mediante el eigenvalor  $\lambda(\hat{e}, e)$ .

De acuerdo con la definición 4.1.1 para encontrar la estrategia evolutiva singular del sistema (4.7) igualamos  $\frac{\partial \lambda(\hat{e}, e)}{\partial \hat{e}}$  a cero, de esto se obtiene que  $e^*$  es la solución de

$$e_{max} \frac{a_2 b_2 x^* |_{\hat{e}=e=e^*}}{d_2 - a_2 \beta x^* |_{\hat{e}=e=e^*} - a_3 \gamma y^* |_{\hat{e}=e=e^*}} + \left( \frac{db_1}{de} |_{\hat{e}=e=e^*} - e_{max} \right) = 0, \quad (4.11)$$

donde  $x^* |_{\hat{e}=e=e^*}$  y  $y^* |_{\hat{e}=e=e^*}$  son las coordenadas del punto de equilibrio, usando la estrategia evolutivamente estable  $e^*$  (véase Apéndice G).

Para que la estrategia colonizadora pueda ser evolutivamente estable se requiere además de la condición (4.11) que el fitness  $\lambda(\hat{e}, e)$  como función de  $\hat{e}$  tenga un máximo en  $\hat{e} = e^*$  (ver condición (4.3)). Así se requiere

$$\frac{d^2 b_1}{d\hat{e}^2} |_{\hat{e}=e=e^*} < 0 \text{ y } d_2 > a_2 x^* \beta + a_3 y^* \gamma. \quad (4.12)$$

Como son de interés aquellas estrategias que la población pueda alcanzar, se requiere que la estrategia sea de convergencia estable (4.4). Para el sistema (4.7) la convergencia estable se da cuando

$$B < 0, \quad (4.13)$$

donde

$$B = a_2 \frac{dx^*}{de} \left[ b_2 e_{max} - \beta \left( \frac{db_1}{de} - e_{max} \right) \right] + (d_2 - a_2 x^* \beta - a_3 y^* \gamma) \frac{d^2 b_1}{de^2} - \left( \frac{db_1}{de} - e_{max} \right) a_3 \gamma \frac{dy^*}{de}.$$

Para los detalles técnicos de las desigualdades (4.12), (4.13), véase el Apéndice G.

#### 4.2.2. Simulación numérica

En esta sección se presentan simulaciones numéricas realizadas con Mathematica que permiten obtener diferentes valores de estrategias evolutivamente estables (ESS), las cuales fueron obtenidas a partir de las condiciones que garantizan la existencia de estrategias ESS y de convergencia estable asociadas al sistema (4.7). A fin de ilustrarlas, en esta sección se presenta una colección de simulaciones numéricas realizadas con Mathematica, a través de las cuales se obtienen diferentes valores de estrategias ESS.

En primer lugar, graficamos  $\lambda$  como función de  $e$  y  $\hat{e}$ , para un conjunto de parámetros. En la figura 4.1, el eje horizontal corresponde a las diferentes estrategias de historia de vida de los residentes  $e$  y el eje vertical a las posibles estrategias de historia de vida mutante,  $\hat{e}$ . La serie de flechas muestra una potencial vía evolutiva de las estrategias colonizadoras y pequeños reemplazos de la estrategia de historia de vida residente. El equilibrio evolutivo (se produce en  $e = 0.73$ ) muestra que una estrategia que esté muy cercana a este valor ya sea más grande o más pequeña en una vecindad, tendrá la capacidad de invadir en la población de interés, es decir, ese valor es un equilibrio de *convergencia estable*.

A continuación se analiza el efecto que tiene el incremento de algunos parámetros sobre la evolución de la estrategia  $e^*$  y la manera en que afecta la dinámica del sistema.



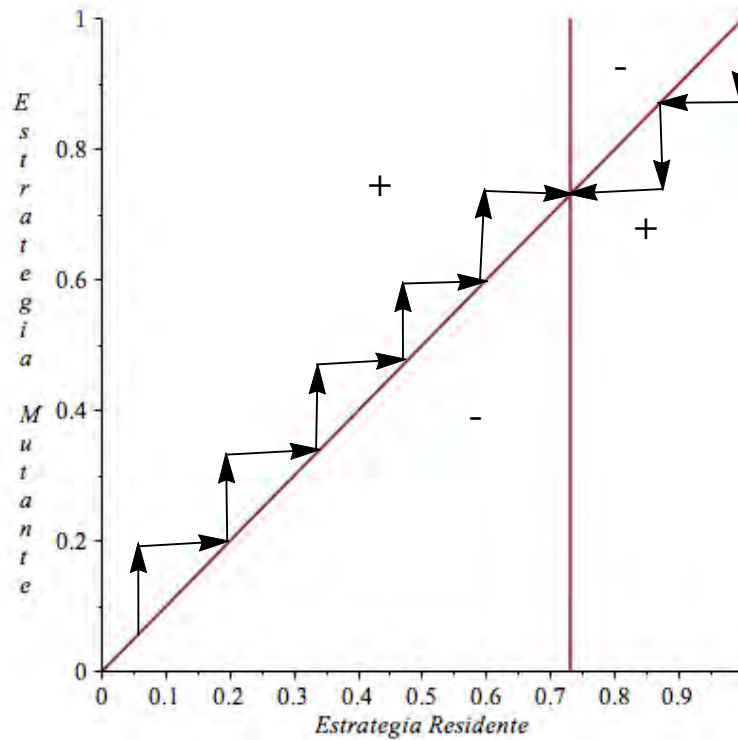


Figura 4.1: Las regiones con signo negativo son combinaciones de estrategias colonizante-residente para las que la estrategia colonizadora no es capaz de invadir, mientras que las regiones con signos positivos son combinaciones para las cuales la nueva estrategia es capaz de invadir.

El cuadro 4.1 junto con la Figura 4.2 muestran que a partir de un incremento en la tasa de ataque por parte del depredador  $z_1$ , la estrategia evolutivamente estable  $e^*$  tiende a decrecer, lo que quiere decir que si  $z_1$  tiene una buena tasa de captura sobre la clase reproductiva,  $z_1$  no necesita emplear tanta energía en producir individuos del tipo  $z_2$ , puesto que la densidad de  $z_2$  va en aumento. Por otro lado, si la tasa de ataque sobre la clase  $x$  por parte del depredador  $z_2$  incrementa su valor, la Figura 4.3, muestra que la estrategia evolutivamente estable decrece. En la simulación numérica obtenemos que una tasa de captura  $a_2$  alta le permite a la clase  $z_1$  disminuir el esfuerzo en la producción de individuos  $z_2$ . Es importante observar lo que ocurre al incrementar la tasa de mortalidad  $d_1$  del depredador  $z_1$ . En la Figura 4.4 se

Parámetro aumentado	Efecto en $e^*$
$a_1$	Decreciente
$a_2$	Decreciente
$d_1$	Creciente
$K$	Decreciente
$b_2$	Ninguna
$\mu$	Ninguna
$\gamma$	Creciente
$a_3$	Ninguna
$\rho$	Decreciente
$\nu_2$	Creciente
$\beta$	Ninguna
$d_2$	Creciente
$\nu_1$	Creciente

Cuadro 4.1: *Efecto de incrementar los parámetros sobre la evolución de la estrategia ESS en el sistema.*

muestra la variación de  $e^*$  con respecto a  $d_1$ . Los resultados obtenidos muestra que la estrategia evolutivamente estable tiende a crecer, lo que sugiere que al aumentar la mortalidad en la clase depredadora  $z_1$ , ésta requiere un mayor esfuerzo para producir individuos de la clase depredadora 2 y así lograr un equilibrio que permita que  $z_1$  no se extinga. Un fenómeno interesante se observa al incrementar la capacidad de carga  $K$ , ya que la estrategia tiende a decrecer, lo que significa que al tener el sistema una capacidad de carga alta el depredador  $z_1$  no tiene que preocuparse en producir individuos del tipo  $z_2$ , porque el ambiente provee suficiente alimento  $x$ , para mantener una densidad de la población  $z_2$  que permite la coexistencia aún cuando la producción que aporta  $z_1$  sea baja (ver Figura 4.5). El incrementar la biomasa  $\gamma$  asimilada por  $z_2$  al consumir a la clase  $y$ , sugiere un aumento de la estrategia  $e^*$  y por ende un mayor esfuerzo por parte de  $z_1$  en la producción de nuevos individuos  $z_2$  (ver Figura 4.6). Lo anterior indica que el sólo hecho de tener una buena asimilación de la cantidad de biomasa  $\gamma$ , no es suficiente para garantizar la coexistencia. Al contrario el incremento en  $\gamma$ , obliga a la clase  $z_1$  invertir mayor energía en producir individuos  $z_2$  y así mantener las interacciones dadas en (4.6). Aumentando la tasa de crecimiento intrínseca  $\rho$  de la clase  $x$

se observa una disminución de la estrategia  $e^*$  lo que sugiere que el depredador  $z_1$  no requiere invertir mucha energía para producir organismos  $z_2$  (ver Figura 4.7). Si  $\nu_2$  se incrementa, la clase  $z_1$  tiende a invertir mayor energía en la producción de individuos  $z_2$  (ver Figura 4.8). De igual manera que en lo anterior, el aumento en la mortalidad de la clase  $z_2$  implica un mayor esfuerzo o gasto energético por parte de  $z_1$  para producir individuos  $z_2$ , (ver Figura 4.9). Por último si  $\nu_1$  se incrementa la estrategia  $e^*$  aumenta, lo que implica que la clase depredadora  $z_1$  tiene que dedicar más energía para producir individuos  $z_2$ . Nótese que el incremento en  $\nu_1$  conlleva un decremento en  $x$ , por lo que para la coexistencia se deben producir un mayor número de individuos  $z_2$ , (ver Figura 4.10), para consultar los detalles de las gráficas véase ([Gráficas-Estrategias.nb](#)).

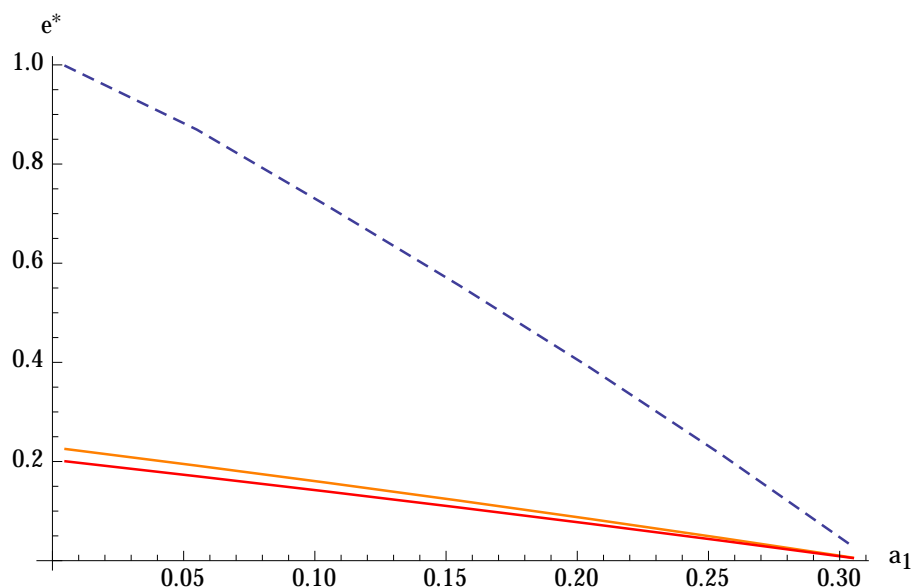


Figura 4.2: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $a_1$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.*

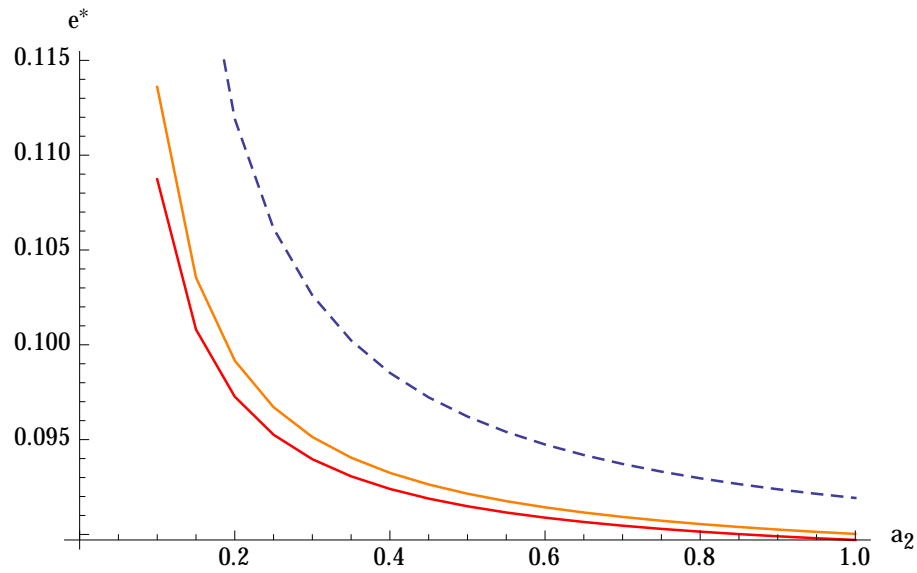


Figura 4.3: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $a_2$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente. Los parámetros fijos tienen los siguientes valores:*

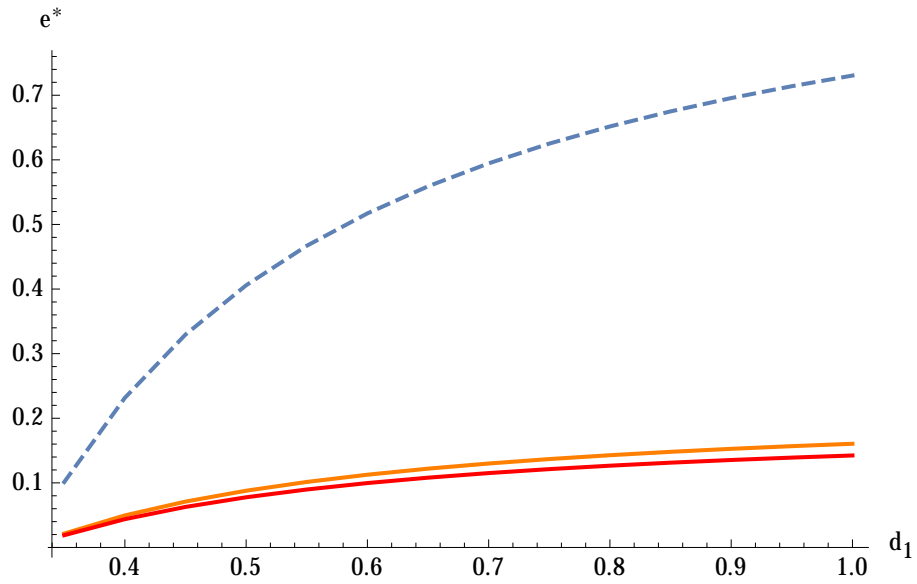


Figura 4.4: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $d_1$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.*

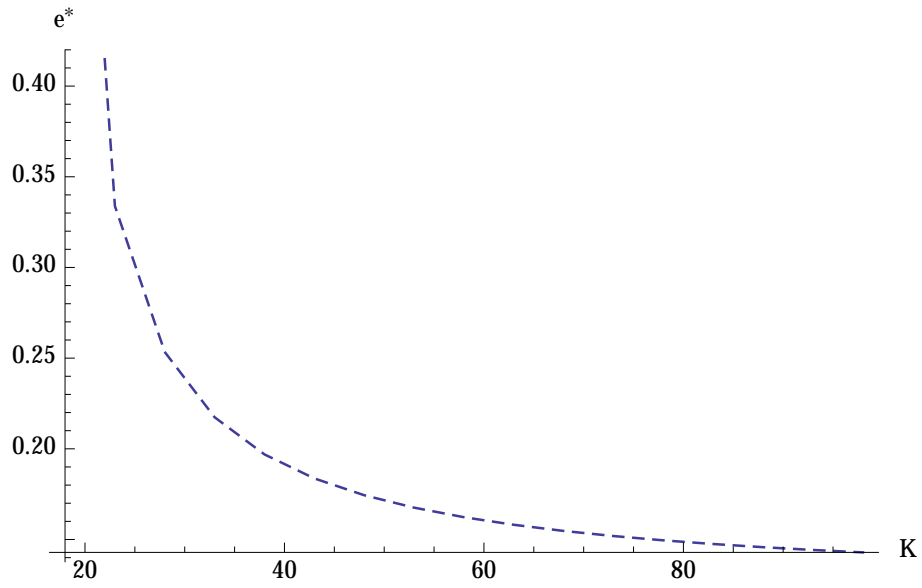


Figura 4.5: Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $K$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ .

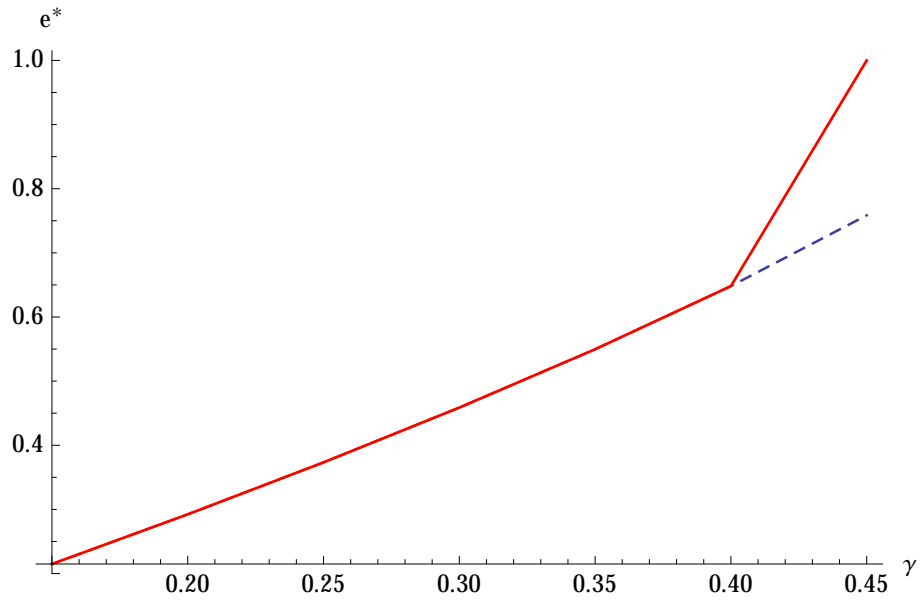


Figura 4.6: Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $\gamma$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, K = 18, 60, 100, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ .

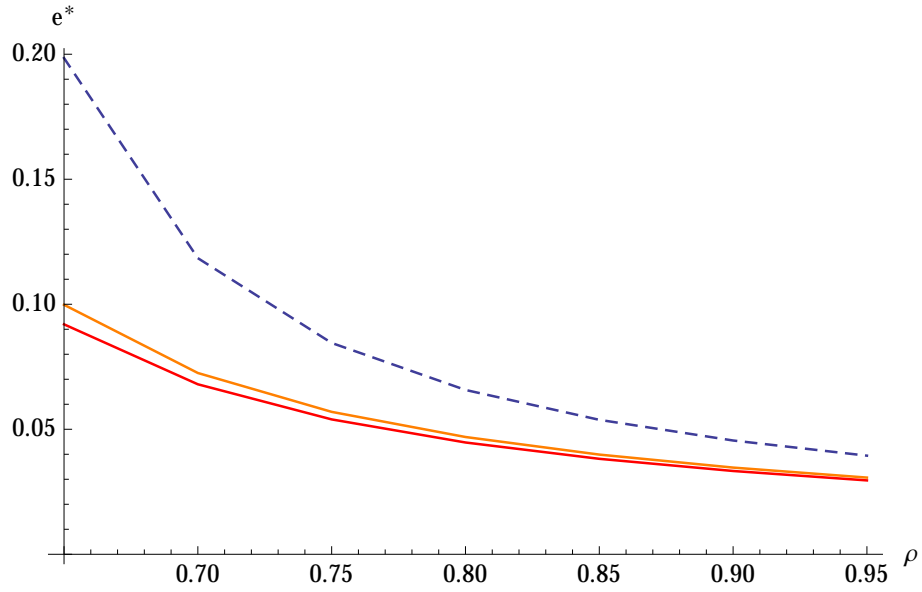


Figura 4.7: Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $\rho$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \nu_2 = 1, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.



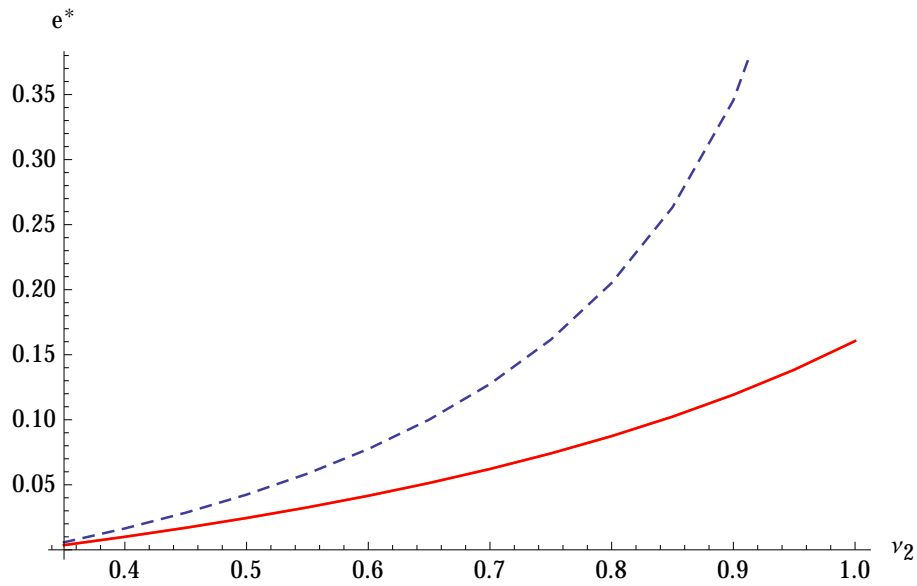


Figura 4.8: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $\nu_2$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \beta = 1, d_2 = 0.38, \nu_1 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.*

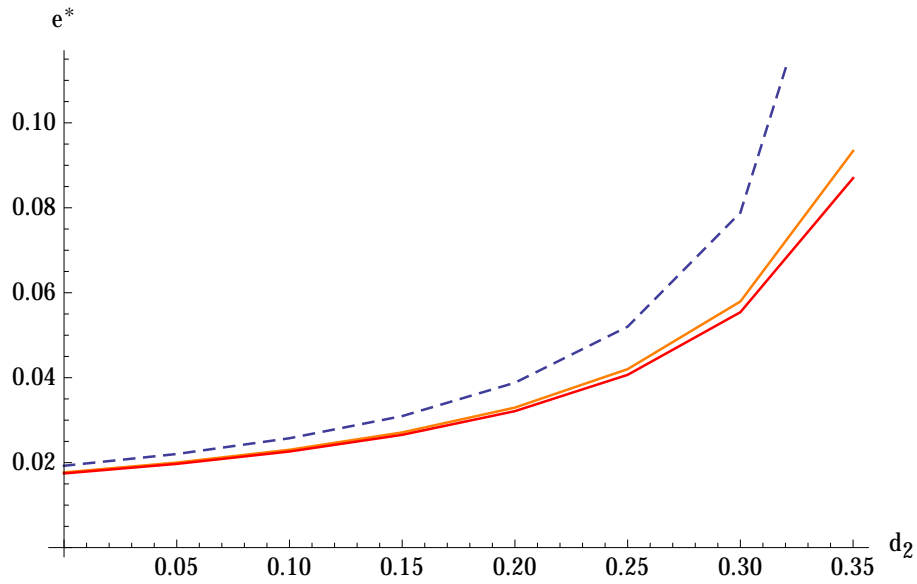


Figura 4.9: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $d_2$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \beta = 1, \nu_1 = 1, \nu_2 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.*

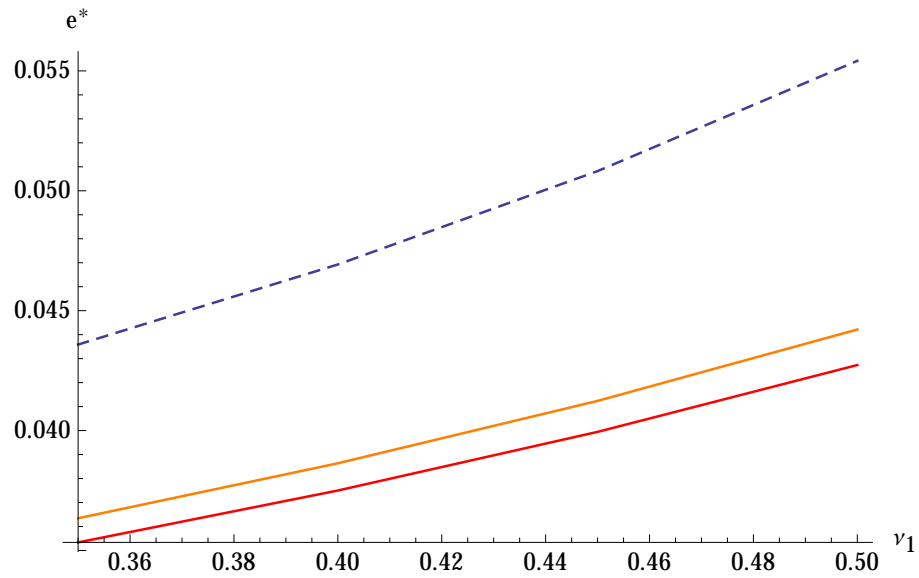


Figura 4.10: *Relación entre la estrategia evolutivamente estable y el incremento de  $v_1$ . Los parámetros tienen los siguientes valores:  $a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, d_2 = 0.38, \rho = 0.6, \beta = 1, \nu_2 = 1, e_{max} = 0.5$ . La línea punteada, naranja, roja, corresponden a  $K = 18, K = 60, K = 100$ , respectivamente.*

# Conclusión

A lo largo de este trabajo se ha analizado la dinámica asociada a modelos que describen las interacciones entre especies de presas en competencia, en presencia de un depredador y las maneras en que éstas se relacionan para formar las complejas interacciones que se observan en la naturaleza.

El sistema (2.1) considera una presa  $x$  y una especie depredadora  $z$ . En este sistema se determinaron condiciones en los parámetros para los cuales el sistema presenta una bifurcación Cero-Hopf en un punto de equilibrio en el primer cuadrante, logrando una generalización de los resultados obtenidos en [FGL].

Para el sistema (2.29) se estudió la interacción de una presa  $x$  y un depredador generalista  $y$ . En este caso se obtuvieron las condiciones en los parámetros para los cuales se presenta una bifurcación de Hopf, en el punto de equilibrio  $\left(1, \frac{(1+b)(K_1-1)r_1}{aK_1}\right)$  del primer cuadrante.

De la dinámica observada en los modelos (2.1) y (2.29) se logró obtener la garantía de coexistencia entre especies, si bien dichos modelos son más realistas que los clásicos presa-depredador propuestos por Lotka-Volterra, las interacciones depredativas presentan una inclinación a las soluciones periódicas que pueden ser modificadas por factores ecológicos, como son cambios coevolutivos o evolutivos que permitan tener depredadores más selectivos o prudentes (presas con mecanismos de defensa, depredadores menos efectivos, etc). Las presiones selectivas originadas por esta asociación han generado adaptaciones cada vez más eficientes en los depredadores para obtener su alimento, y en las presas para evitar ser comidas.

Para el modelo (3.1) se logró establecer las condiciones bajo las cuales una especie consumidora  $y$  es capaz de establecerse con éxito en una población originalmente formada por una presa  $x$  y un depredador  $z$ , desde el punto de vista ecológico este tipo de situaciones suelen darse muy comúnmente. En este modelo se maneja una especie de competencia entre las especies de

presas  $x$ ,  $y$ . Cabe mencionar que la competencia tanto intraespecífica como interespecífica como interacción biológica, es un tema de suma importancia dentro de la ecología, especialmente en la ecología de comunidades. De acuerdo al principio de exclusión competitiva las especies menos aptas para competir deben adaptarse o, de lo contrario se extinguen. Se determina una condición necesaria para que la especie  $x$  excluya a la especie  $y$  (la tasa de crecimiento de  $y$  disminuye) en ausencia del depredador (3.13). En la Figura 3.1 se muestra la región de parámetros donde se da la coexistencia de estas especies.

Del sistema (3.1), se analizaron los subsistemas (3.2) y (3.8), bajo el supuesto de la existencia de ciclos, se mostraron las condiciones en los parámetros bajo las cuales una especie pueden invadir al sistema depredador presa.

En el sistema (4.6), se consideró una población de presas con estructuras de edades y dos depredadores, se determinaron las condiciones que permiten establecer una estrategia evolutivamente estable y de convergencia estable. Además de comprender los efectos que se tienen al incrementar algunos parámetros sobre la evolución de las ESS, y las formas en que las especies modifican sus esfuerzos para garantizar la supervivencia. En la tabla 4.1 se muestra que al aumentar las tasas de ataque por parte de los depredadores, la capacidad de carga o la tasa de crecimiento intrínseca de la presa  $x$ , la clase depredadora  $z_1$  disminuye su esfuerzo para producir organismos de la clase  $z_2$ . Por otro lado, el aumento en la tasa de mortalidad de las clases depredadoras o en la cantidad de biomasa asimilada por  $z_2$  al consumir a la clase  $y$  o en la tasa de organismos que pasan de la clase reproductiva a la clase no reproductiva, tiene como consecuencia que  $z_1$  invierta mayor energía para generar organismos  $z_2$ .

Es importante mencionar que si bien se dio un primer paso en el análisis del modelo (1), aún quedan preguntas sin responder, por ejemplo que pasaría con la evolución de las estrategias al modificar las respuestas funcionales, que implicaciones conlleva en el nivel de energía de  $z_1$  para generar individuos  $z_2$ , que otras estrategias (de singularidad de propagación, dimorfismo) pueden darse en este tipo de interacciones en particular. También la posibilidad de dos estrategias presentes en el modelo, por ejemplo estrategias implementadas por las especies de presas (dimorfismo). Ésta podría ser una línea de investigación muy interesante a desarrollar para continuar con el estudio de las estrategias de historia de vida.

Desde el punto de vista de la modelación matemática, sería interesante considerar que el espacio donde interactúan las especies es no-homogéneo.

Como se puede notar existen muchas líneas de investigación por seguir que nos ayuden a entender y comprender los beneficios y prejuicios de la depredación, competencia y coevolución.

Es bien sabido que en nuestros tiempos los ecosistemas naturales están sufriendo cambios debidos a la actividad humana, por deforestación, desplazamientos de especies a otras regiones e incluso continentes a las que son ajenas, contaminación, cambio climático o por la combinación de estos factores, es muy probable que ocurran cambios o alteraciones drásticas e impredecibles en los mecanismos de coevolución. Dado que los patrones y procesos coevolutivos siempre han y estarán presentes a través del espacio y del tiempo un desafío mayor para la humanidad actual que sigue alterando los ecosistemas es como enfrentar las consecuencias y minimizar los daños.

Debido a que la actividad humana altera las poblaciones extremadamente rápida, quizás nuestros modelos matemáticos deban ser modificados introduciendo una especie de coevolución antropogénica que podría ser esencialmente muy diferente a la coevolución natural. Los resultados obtenidos de las interacciones presa-depredador establecidos en el modelo (4.6) sobre coevolución y el estudio de los ecosistemas poco alterados por la actividad humana nos permite aprovechar la perspectiva coevolutiva para entender mejor el futuro de este planeta que agoniza y por hacer mejor las cosas para conservarlo.

# Bibliografía

- [A] Abrams Peter A. *Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems?*, Ecology. (1999), 608-621.
- [AP] Abrowsmith D.K., Place C.M. *Dynamical Systems*, Champman and Hall, London. (1992).
- [ALGM] Andronov A.A., Leontovich E.A., Gordon I.I., and Maier A.G. *Qualitative Theory of Second-Order Dynamical Systems*, John Wiley and Sons, New York. (1973).
- [AM] Armstrong Robert A., McGehee Richard. *Competitive exclusion*, Amer. Natur. (1980), **115**, 151-170.
- [B1] Belk Mark C. *Predator-induced delayed maturity in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*): variation among populations*, Oecologia. (1998), **113**, 203-209.
- [BJJ] Belk Marc C., Jerald B., and Johnson. *Effects of Predation on Life-History Evolution in Utah Chub (*Gila atraria*)*, Copeia. (1999), 948-957.
- [BJ] Belk Marc C., Johnson Jerald B. *Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora**, Oecologia. (2001), **126**,142-149.
- [B2] Beltrami E. *Mathematics for Dynamics Modeling*. Academic Press, Boston, MA. (1987).
- [BM] Bronmark, C., and Miner J. G. *Predator-induced phenotypical change in body morphology in Crucian Carp*, Science. (1992), **258**, 1348-1350.
- [Ca] Chase, J. M. *Food web effects of prey size refugia: variable interactions and alternative stable equilibria*, Am. Nat. (1999a), **154**, 559-570.

- [Cb] Chase, J. M. *To grow or to reproduce? The role of life-history plasticity in food web dynamics*, Am. Nat. (1999b), **154**, 571-586.
- [Ch] Charlesworth, B. *Evolution in age-structured populations*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. (1994).
- [CBN] Cohen Joel E., Briand Frédéric., and Newman Charles M. *Community food webs. Data and theory. With a contribution by Zbigniew*, Springer-Verlag, Berlin. (1990), 3-540-51129-6.
- [CC] Cowl, T. A., and Covich A.P, *Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail*. Science. (1990), **247**:949-951.
- [C] Collings J.B. *Bifurcation and stability analysis of a temperature-dependent mite predator-prey interaction model incorporation a prey refuge*, Bull. Math.biol. 57(1995), 63-76.
- [D] Day, Troy., Abrams Peter A., and Chase Jonathan M. *The Role of Size-Specific Predation in the Evolution and Diversification of Prey Life Histories*, Evolution. (2002), **56**, 877-887.
- [DEJ] Douglas, Michael Edward., Endler, John A. *Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations*, Theoret. Biol. (1982), 777-795.
- [F] Falconi, M. *The effect of the prey age structure on a predator-prey system*, Sc. Math. Jap. (2006), **64**, 267-275.
- [FGL] Falconi M, González-Olivares E, and Llibre J, *Zero-Hopf Bifurcation in a Predator-Prey Model*, Mathematicae Japonicae. (2013), **76**:119-127.
- [FC] Fernández-Arhex V., Corley J.C. *La respuesta funcional: una revisión y guía experimental*, Ecología Austral, Asociación Argentina de Ecología. (2004), **14**, 83-93.
- [GKT] Gasull, A., Kooij, R.E., and Torregrosa, J. *Limit cycles in the Holling-Tanner model*, Publ. Mat. (1997), **41**, 149-167.
- [GKMM] Geritz S.A.H., Kisdi, E., Meszéna, G., and Metz J.A.J. *Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree*, Evolutionary Ecology. (1998), **12**, 35-57.



- [GGM] González-Yañez G., González-Olivares E., and Mena-Lorca J. *Multistability on a leslie-gower type predator-prey model with nonmonotonic functional response*, *Biomat* 2006, World Scientific. (2007), 359-384.
- [H] Hale, J.K. *Ordinary Differential Equations*, Second Edition, Robert E. Krieger Publishing Company, Inc. (1980).
- [Ha] Hastings, A. *Age-Dependent Predation Is Not a Simple Process. II. Wolves, Ungulates, and a Discrete Time Model for Predation on Juveniles with a Stabilizing Tail*, *Theo. pop. Biol.* (1984), **26**, 271-282.
- [Ha1] Holling, C.S. *The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the Europeanpine sawfly*, *Canadian Entomologist*. (1959a), **91**, 293-320.
- [Ha2] Holling, C.S. *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*, *Canadian Entomologist*. (1959b), **91**, 385-398.
- [HL] Holt, R.D., and Lawton, J.H. *The Ecological Consequences of Shared Natural Enemies*, *Annual Review of Ecology and Systematics*. (1994), 495-520.
- [HH] Hsu, S.B., Huang, T.W. *Global stability for a class of predator-prey systems*, *SIAM J. Appl. Math.* (1995), **55**, 763-783.
- [JB] Johnson, J. B., and Belk, M.C. *Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora**, *Oecologia*. (2001), **126**, 142-149.
- [K] Kuznetsov, Y. *Elements of applied bifurcation theory*, *Applied Mathematical Sciences*, Springer-Verlag, New York. (2004).
- [L1] Leibold, Matthew A. *Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions*, *The American Naturalist*. (1989), 922-949.
- [L2] Leibold, Matthew A. *A Graphical Model of Keystone Predators in Food Webs: Trophic Regulation of Abundance, Incidence, and Diversity Patterns in Communities*, *The American Naturalist*. (1996), 784-812.
- [MM] Marsden, J.E., and McCracken, M. *The Hopf bifurcation and its applications*, *Applied Math. Sciences*. Springer-Verlag, New York. (1976).

- [Ma] May, R. M., *Theoretical Ecology, Principles and Applications*, Oxford: Black well Scientific. (1976).
- [M] Murray, J.D. *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, New York. (1989).
- [P] Perko, L. *Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer, New York. (2000).
- [RB] Reznick, D. N., and Bryga, H. *Life history evolution in guppies. 1. Phenotypic and genetic changes in an introduction experiment*, *Evolution*. (1987), **41**, 1370-1385.
- [RBRR] Reznick, D. N., Butler M.J IV., Rodd, F.H., and Ross, P. *Life-history evolution in guppies (Poecilia reticulata). 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection*, *Evolution*. (1996), **50**, 1651-1660.
- [RE] Reznick, D.N., and Endler, J.A. *The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (Poecilia reticulata)*, *Evolution*. (1982), **36**, 160- 177.
- [RT] Reznick, D., and Travis, J. *The empirical study of adaptation in natural populations*, *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA. (1996), 243-289.
- [S] Spitze, K. *Chaoborus predation and life-history evolution in Daphnia pulex: temporal pattern of population diversity, fitness, and mean life history*, *Evolution*. (1991), **45**, 82-92.
- [S1] Stearns, S. C. *The evolution of life histories*, Oxford Univ. Press, Oxford, U.K. (1992).
- [SKM] Sugie, J., Kohno, R., Miyazaki, R. *On a predator-prey system of Holling type*, *Proceedings of the american mathematical society*. (1997).
- [S2] Sunhong, D. *On a Kind of predator-prey system*, *Siam J. Math. Anal.* (1989), **206**, 1426-1435.
- [T] Taylor, R.J. *Predation*, Chapman and Hall, London. (1984).
- [V] Vance, Richard R. *Predation and Resource Partitioning in One Predator – Two Prey Model Communities*, *The American Naturalist*. (1978), 797-813.

- [WG] Werner, E. E., and Gilliam, J.F. *The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations*, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* (1984), **15**, 393-425.
- [WCL] Wollkind, D.J., Collings, J.B., and Logan, J. *Metastability in a temperature-dependent model system for predator-prey mite outbreak interactions on fruit*, *Bull. Math. Biol.* (1988), **50**, 379-409.
- [ZCN] Zhang, X., Chen, L., and Neumann, A.U. *The age structured predator prey model and optimal harvesting policy*, *Math. Biosci.* (2000), **168**, 201-210.

# Apéndice

# Apéndice A

## Forma normal

**Proposición A.0.1** *Si  $r = \frac{cq}{a}$  entonces el punto de equilibrio es una silla-nodo.*

**Demostración.** Del sistema (2.15), trasladamos el punto de equilibrio  $(0, c)$  al origen, obtenemos,

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(nx + c) \left[ \frac{cq}{a}(K - x)(a + x^m) - Kq(y + c) \right] \\ \dot{y} &= K(a + x^m)(nx - y)(y + c).\end{aligned}\tag{A.1}$$

Para llevar el sistema (A.1) a su forma normal, usaremos la siguiente transformación lineal,

$$\begin{aligned}X &= x \\ Y &= -nx + y.\end{aligned}\tag{A.2}$$

Obteniendo el sistema

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= P_2(X, Y), \\ \frac{dY}{dt} &= Y + Q_2(X, Y).\end{aligned}\tag{A.3}$$

Donde

$$\begin{aligned}
P_2(X, Y) &= \frac{cqX^2}{aK} + \frac{nqX^2}{a} + \frac{nqX^3}{aK} + \frac{n^2qX^3}{ac} - \frac{cqX^{1+m}}{a^2} + \frac{cqX^{2+m}}{a^2K} - \\
&\quad \frac{nqX^{2+m}}{a^2} + \frac{nqX^{3+m}}{a^2K} + \frac{qXY}{a} + \frac{nqX^2Y}{ac}, \\
Q_2(X, Y) &= -\frac{cnqX^2}{aK} - \frac{n^2qX^2}{a} - \frac{n^2qX^3}{aK} - \frac{n^3qX^3}{ac} + \frac{cnqX^{1+m}}{a^2} - \\
&\quad \frac{cnqX^{2+m}}{a^2K} + \frac{n^2qX^{2+m}}{a^2} - \frac{n^2qX^{3+m}}{a^2K} + \frac{nXY}{c} - \frac{nqXY}{a} - \\
&\quad \frac{n^2qX^2Y}{ac} + \frac{X^mY}{a} + \frac{nX^{1+m}Y}{ac} + \frac{Y^2}{c} + \frac{X^mY^2}{ac}.
\end{aligned}$$

Tomando  $Y = \phi(X)$ , una solución de la ecuación  $Y + Q_2(X, Y) = 0$ , se tiene,

$$\begin{aligned}
\phi(X) &= \frac{1}{2(a^2K + aKX^m)} (-a^2cK - a^2KnX + acKnqX + aKn^2qX^2 - \\
&\quad acKX^m - aKnX^{1+m} + ((a^2cK + a^2KnX - acKnqX - aKn^2qX^2 + \\
&\quad acKX^m + aKnX^{1+m})^2 - 4(a^2K + aKX^m)(-ac^2nqX^2 - \\
&\quad acKn^2qX^2 - acn^2qX^3 - aKn^3qX^3 + c^2KnqX^{1+m} - c^2nqX^{2+m} + \\
&\quad cKn^2qX^{2+m} - cn^2qX^{3+m}))^{\frac{1}{2}}).
\end{aligned}$$

La serie de Taylor de  $\psi(X) = P_2(X, \phi(X))$  en una vecindad de  $X = 0$  tiene la forma  $\psi(X) = \frac{(c+Kn)}{qK}X^2 + \dots$ . Por el teorema de clasificación de puntos no hiperbólicos (page 340 de [ALGM]) concluimos que el sistema (A.3) tiene en el origen una silla-nodo. ■

## Apéndice B

### Valores de las funciones $c_i(\theta)$

$$c_2(\theta) = -\frac{1}{36(1+a)^3(1+a-m)}(2(1+a)\cos\theta + 3\sin\theta)(18(1+a)(1+a-m)^2(\cos\theta)^2 + 3(8a^3(-2+m) + 5(-1+m)^2 + 3a^2(-5+8m)a(2-8m^2))\cos\theta\sin\theta - 2\sin\theta(3a(2a^3-3m+2am^2)\cos\theta - 2(1+a)^4(-3+m)m\sin\theta)),$$

$$\begin{aligned}
c_3(\theta) = & \frac{1}{5184(1+a)^6(1+a-m)^2} \sin\theta(2(1+a)\cos\theta + 3\sin\theta)((-2(1+a) \\
& a)(9 - 24m + 2a^3(-3 + m)m + 11m^2 + 6a(3 - 6m + m^2) + \\
& 3a^2(3 - 6m + 2m^2)) + 2(1+a)(-9 + 12m + 2a^3(-3 + m)m - \\
& 7m^2 + 6a(-3 + m^2) + 3a^2(-3 - 6m + 2m^2))\cos(2\theta) + 3(-5 \\
& + 8a + 4a^2)(1+a-m)^2\sin(2\theta))(81 + 162a + 81a^2 - 210m - \\
& 258am + 24a^2m + 168a^3m + 120a^4m + 24a^5m + 145m^2 + \\
& 104am^2 - 8a^2m^2 - 80a^3m^2 - 40a^4m^2 - 8a^5m^2 + (9 - 42m + \\
& 8a^5(-3 + m)m + 17m^2 + 8a^4(-9 - 15m + 5m^2) + 16a^3(-18 - \\
& 6m + 5m^2) + a^2(-351 + 192m + 8m^2) - 2a(63 - 75m + 52m^2 \\
& ))\cos(2\theta) + 12(1+a)(-7 + 2a^4 + 11m - 6m^2 + a^3(8 - 7m + \\
& m^2) + a^2(3 - 21m + 5m^2) + a(-10 - 3m + 7m^2))\sin(2\theta) + 24 \\
& (1+a)^3(1+a-m)(-m(155 - 276m + 97m^2 + 4a^4(5 - 6m + \\
& m^2) + 4a^3(20 - 33m + 7m^2) + 3a^2(85 - 93m + 20m^2) + \\
& a(350 - 447m + 79m^2)) + m(47 - 60m - 11m^2 + 4a^4(5 - \\
& 6m + m^2) + 4a^3(20 - 33m + 7m^2) + 3a^2(49 - 93m + 20m^2) + \\
& a(134 - 231m + 79m^2))\cos(2\theta) - 9(4a^4 - (-1 + m)^2(-13 + \\
& 6m) + 2a^3(8 - 7m + m^2) + a(34 - 60m + 34m^2 - 8m^3) + \\
& a^2(33 - 42m + 20m^2 - 2m^3))\sin(2\theta)),
\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
c_4(\theta) = & \frac{1}{46656(1+a)^9} (1296(1+a)^6 (-((1+a)m(1+m)(58-72m+ \\
& 14m^2 + a^3(22-11m+m^2) + a^2(66-49m+7m^2) + a(102- \\
& 74m+11m^2))(\sin\theta)^5)/(1+a-m)) + 1/3m\cos\theta(\sin\theta)^2 \\
& (-((2(1+a)^2(1+m)(58-72m+14m^2 + a^3(22-11m+ \\
& m^2) + a^2(66-49m+7m^2) + a(102-74m+11m^2)) \\
& (\sin\theta)^2)/(1+a-m)) - 3(-1+m)(2(1+a)\cos\theta + 3\sin\theta) \\
& (9(1+a-m)\cos\theta + 2(1+a)(-5+a(-5+m)+4m)\sin\theta)) + \\
& 1/(1+a-m)^2 12(1+a)^3(\sin\theta)^2(2(1+a)\cos\theta + \\
& 3\sin\theta)(54(1+a-m)^2 m(\cos\theta)^2 + 9(4a^4 + a^2(33-42m) - \\
& (-1+m)^2(-13+6m) + a(34-60m+34m^2-8m^3))\cos\theta\sin\theta + \\
& (1+a)m(101-168m+43m^2+4a^3(5-6m+m^2) + 12a^2(5- \\
& 9m+2m^2) + 3a(47-57m+12m^2))(\sin\theta)^2 + \\
& 9a^2(-(-10+m)m^2 + a(8-7m+m^2))\sin(2\theta))(9(-5+ \\
& 4a^4 - 4a^3(-4+m) + 14m - 9m^2 - 3a^2(-5+4m) + \\
& a(-2+6m))(\cos\theta)^2 - 6(-7+2a^5 - 7a^4m - 6m^2 + \\
& 2a^3m(-14+3m) + a(-17+8m) - a^2(7+24m))\sin(2\theta) + \\
& 2(2(1+a)^2(-9+21m+2a^3(-3+m)m - 16m^2 + \\
& 3a^2(-3-6m+2m^2) + 3a(-6+3m+2m^2))(\sin\theta)^2 - \\
& 3(11a^3 + 11m + am^2 + 12a^2m^2 + a^4(10+m^2))\sin(2\theta))) - \\
& \frac{1}{(1+a-m)^3} (\sin\theta)^2(2(1+a)\cos\theta + 3\sin\theta)(18(1+a)(1+ \\
& a-m)^2(\cos\theta)^2 + 3(8a^3(-2+m) + 5(-1+m)^2 + 3a^2(-5+ \\
& 8m) + a(2-8m^2))\cos\theta\sin\theta - 2\sin\theta(3a(2a^3-3m+ \\
& 2am^2)\cos\theta - 2(1+a)^4(-3+m)m\sin\theta))(6(1+a)^3(1+a- \\
& m)(351+918a+891a^2+432a^3+108a^4-850m- \\
& 1658am-1372a^2m-724a^3m-200a^4m-40a^5m+ \\
& 579m^2+960am^2+1128a^2m^2+768a^3m^2+312a^4m^2+ \\
& 48a^5m^2-32m^3-136am^3-224a^2m^3-176a^3m^3- \\
& 64a^4m^3-8a^5m^3+(351-770m+555m^2-184m^3+ \\
& 8a^5m(5-6m+m^2) + a(918-1258m+336m^2-80m^3) + \\
& 4a^4(27+50m-78m^2+16m^3) + 4a^3(108+19m-
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& 192m^2 + 44m^3) + a^2(891 - 572m - 480m^2 + 224m^3)) \\
& \cos(2\theta) - 3(78 + 24a^5 - 239m + 210m^2 - 25m^3 + \\
& a(282 - 686m + 585m^2 - 163m^3) + a^2(402 - 759m + \\
& 603m^2 - 120m^3) + a^3(294 - 416m + 264m^2 - 40m^3) - \\
& 4a^4(-30 + 26m - 9m^2 + m^3))\sin(2\theta)) + (9(-5 + 4a^4 - \\
& 4a^3(-4 + m) + 14m - 9m^2 - 3a^2(-5 + 4m) + a(-2 + \\
& 6m))(\cos\theta)^2 + 2(1 + a)(2(1 + a)(-9 + 21m + \\
& 2a^3(-3 + m)m - 16m^2 + 3a^2(-3 - 6m + 2m^2) + \\
& 3a(-6 + 3m + 2m^2))(\sin\theta)^2 - 3(-7 + 2a^4 + 11m - \\
& 6m^2 + a^3(8 - 7m + m^2) + a^2(3 - 21m + 5m^2) + \\
& a(-10 - 3m + 7m^2))\sin(2\theta)))^2),
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
c_5(\theta) = & \frac{1}{8398080(1+a)^{12}}(11664(1+a)^9(-(((1+a)m(-1+m^2) \\
& (454-495m+69m^2+4a^3(46-15m+m^2)+4a^2(138- \\
& 75m+8m^2)+a(822-465m+52m^2))(\sin\theta)^6)/(1+a- \\
& m))+40\cos\theta(-(((1+a)^2m(-1+m^2)(454-495m+ \\
& 69m^2+4a^3(46-15m+m^2)+4a^2(138-75m+8m^2)+ \\
& a(822-465m+52m^2))(\sin\theta)^5)/(60(1+a-m)))- \\
& 1/4(-2+m)(-1+m)m(\sin\theta)^3(2(1+a)\cos\theta+ \\
& 3\sin\theta)(6(1+a-m)\cos\theta+(1+a)(-7+a(-7+ \\
& m)+5m)\sin\theta))) - \frac{1}{(1+a-m)^3}60(1+a)^3(\sin\theta)^3(2(1+ \\
& a)\cos\theta+3\sin\theta)(54(1+a-m)^2m(\cos\theta)^2+9(4a^4+ \\
& a^2(33-42m)-(-1+m)^2(-13+6m)+a(34-60m+ \\
& 34m^2-8m^3))\cos\theta\sin\theta+(1+a)m(101-168m+ \\
& 43m^2+4a^3(5-6m+m^2)+12a^2(5-9m+2m^2)+ \\
& 3a(47-57m+12m^2))\sin(\theta)^2+9a^2(-(-10+ \\
& m)m^2+a(8-7m+m^2))\sin(2\theta))(6(1+a)^3(1+a-m) \\
& (351+918a+891a^2+432a^3+108a^4-850m- \\
& 1658am-1372a^2m-724a^3m-200a^4m-40a^5m+ \\
& 579m^2+960am^2+1128a^2m^2+768a^3m^2+312a^4m^2+ \\
& 48a^5m^2-32m^3-136am^3-224a^2m^3-176a^3m^3- \\
& 64a^4m^3-8a^5m^3+(351-770m+555m^2-184m^3+ \\
& 8a^5m(5-6m+m^2)+a(918-1258m+336m^2- \\
& 80m^3)+4a^4(27+50m-78m^2+16m^3)+4a^3(108+ \\
& 19m-192m^2+44m^3)+a^2(891-572m-480m^2+ \\
& 224m^3))\cos(2\theta)-3(78+24a^5-239m+210m^2- \\
& 25m^3+a(282-686m+585m^2-163m^3)+a^2(402- \\
& 759m+603m^2-120m^3)+a^3(294-416m+264m^2- \\
& 40m^3)-4a^4(-30+26m-9m^2+m^3))\sin(2\theta))+ \\
& (9(-5+4a^4-4a^3(-4+m)+14m-9m^2-3a^2(-5+ \\
& 4m)+a(-2+6m))(\cos\theta)^2+2(1+a)(2(1+a)(-9+ \\
& 21m+2a^3(-3+m)m-16m^2+3a^2(-3-6m+2m^2))+
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& 3a(-6 + 3m + 2m^2)(\sin\theta)^2 - 3(-7 + 2a^4 + 11m - \\
& 6m^2 + a^3(8 - 7m + m^2) + a^2(3 - 21m + 5m^2) + \\
& a(-10 - 3m + 7m^2))\sin(2\theta))^2 - \frac{1}{(1 + a - m)^4} \\
& 5(\sin\theta)^3(2(1 + a)\cos\theta + 3\sin\theta)(18(1 + a)(1 + a - \\
& m)^2(\cos\theta)^2 + 3(8a^3(-2 + m) + 5(-1 + m)^2 + \\
& 3a^2(-5 + 8m) + a(2 - 8m^2))\cos\theta\sin\theta - 2\sin\theta \\
& (3a(2a^3 - 3m + 2am^2)\cos\theta - 2(1 + a)^4(-3 + m) \\
& m\sin\theta))(216(1 + a)^6(1 + a - m)^2m(-2(1 + a)^2 \\
& (76 - 59m - 22m^2 + 5m^3 + a^3(22 + 11m - \\
& 10m^2 + m^3) + a^2(66 + 17m - 42m^2 + 7m^3) + \\
& a(120 + m - 54m^2 + 11m^3)) + 2(1 + a)(130 - \\
& 221m + 140m^2 - 49m^3 + a^4(22 + 11m - 10m^2 + \\
& m^3) + 4a^3(22 + 7m - 13m^2 + 2m^3) + 6a^2 \\
& (40 - 6m - 16m^2 + 3m^3) + 2a(152 - 137m + \\
& 16m^2 + 8m^3))\cos(2\theta) + 3(65 - 39m - 29m^2 + \\
& 3m^3 + a^4(2 + 35m - 14m^2 + m^3) + 4a^3(2 + \\
& 39m - 26m^2 + 3m^3) + 3a^2(25 + 86m - 83m^2 + \\
& 14m^3) + a(134 + 98m - 215m^2 + 61m^3)) \\
& \sin(2\theta)) + 12(1 + a)^3(1 + a - m)(-27(13 + \\
& 4a^2 - 4a(-2 + m) - 4m)(1 + a - m)^2(\cos\theta)^2 + \\
& 3(78 + 24a^5 - 239m + 210m^2 - 25m^3 - 8a^4(-15 + \\
& 13m) - 3a^2m(253 - 201m + 40m^2) + 6a^3(49 + \\
& 44m^2) + a(282 - 686m + 585m^2 - 163m^3))\cos\theta \\
& \sin\theta + 4(1 + a)m(10 - 3m - 19m^2 + 2a^4(5 - 6m + \\
& m^2) + 6a^2(10 - 21m + 5m^2) + 2a^3(20 - 33m + 7m^2) + \\
& a(40 - 75m + 26m^2))(\sin\theta)^2 - 3a^2(-201 + \\
& 2a^2(-9 + m)m^2 + 4am(52 + 5m^2))\sin(2\theta))(9(-5 + \\
& 4a^4 - 4a^3(-4 + m) + 14m - 9m^2 - 3a^2(-5 + 4m) + \\
& a(-2 + 6m))(\cos\theta)^2 - 6(-7 + 2a^5 - 7a^4m - 6m^2 + \\
& 2a^3m(-14 + 3m) + a(-17 + 8m) - a^2(7 + 24m))\sin(2\theta) +
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& 2(2(1+a)^2(-9+21m+2a^3(-3+m)m-16m^2+3a^2(-3-6m+2m^2)+3a(-6+3m+2m^2))(\sin\theta)^2-3(11a^3+11m+am^2+12a^2m^2+a^4(10+m^2))\sin(2\theta))-(9(-5+4a^4-4a^3(-4+m)+14m-9m^2-3a^2(-5+4m)+a(-2+6m))(\cos\theta)^2+2(1+a)(2(1+a)(-9+21m+2a^3(-3+m)m-16m^2+3a^2(-3-6m+2m^2)+3a(-6+3m+2m^2))(\sin\theta)^2-3(-7+2a^4+11m-6m^2+a^3(8-7m+m^2)+a^2(3-21m+5m^2)+a(-10-3m+7m^2))\sin(2\theta)))(6(1+a)^3(1+a-m)(351+918a+891a^2+432a^3+108a^4-850m-1658am-1372a^2m-724a^3m-200a^4m-40a^5m+579m^2+960am^2+1128a^2m^2+768a^3m^2+312a^4m^2+48a^5m^2-32m^3-136am^3-224a^2m^3-176a^3m^3-64a^4m^3-8a^5m^3+(351-770m+555m^2-184m^3+8a^5m(5-6m+m^2))+a(918-1258m+336m^2-80m^3)+4a^4(27+50m-78m^2+16m^3)+4a^3(108+19m-192m^2+44m^3)+a^2(891-572m-480m^2+224m^3))\cos(2\theta)-3(78+24a^5-239m+210m^2-25m^3+a(282-686m+585m^2-163m^3)+a^2(402-759m+603m^2-120m^3)+a^3(294-416m+264m^2-40m^3)-4a^4(-30+26m-9m^2+m^3))\sin(2\theta))+(9(-5+4a^4-4a^3(-4+m)+14m-9m^2-3a^2(-5+4m)+a(-2+6m))(\cos\theta)^2+2(1+a)(2(1+a)(-9+21m+2a^3(-3+m)m-16m^2+3a^2(-3-6m+2m^2)+3a(-6+3m+2m^2))(\sin\theta)^2-3(-7+2a^4+11m-6m^2+a^3(8-7m+m^2)+a^2(3-21m+5m^2)+a(-10-3m+7m^2))\sin(2\theta)))^2)+\frac{1}{(1+a-m)^2}270(1+a)^6m(\sin\theta)^3(81+162a+81a^2-210m-258am+24a^2m+168a^3m+120a^4m+24a^5m+145m^2+104am^2-8a^2m^2-80a^3m^2-40a^4m^2-8a^5m^2+(9-42m+8a^5(-3+m)m+17m^2+8a^4(-9-15m+5m^2)+16a^3(-18-6m+5m^2)+a^2(-351+192m+8m^2)-2a(63-75m+52m^2))\cos(2\theta)+12(1+a)(-7+2a^4+
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& 11m - 6m^2 + a^3(8 - 7m + m^2) + a^2(3 - 21m + 5m^2) + a(-10 - \\
& 3m + 7m^2))\sin(2\theta))(-2(1 + a)(22 + 103m - 184m^2 + 59m^3 + \\
& a^4(22 + 11m - 10m^2 + m^3) + 4a^3(22 + 7m - 13m^2 + 2m^3) + \\
& 6a^2(22 + 12m - 16m^2 + 3m^3) + 2a(44 + 79m - 92m^2 + 8m^3)) \\
& \cos\theta + 2(1 + a)(130 - 221m + 140m^2 - 49m^3 + a^4(22 + \\
& 11m - 10m^2 + m^3) + 4a^3(22 + 7m - 13m^2 + 2m^3) + 6a^2(40 - \\
& 6m - 16m^2 + 3m^3) + 2a(152 - 137m + 16m^2 + 8m^3))\cos(3\theta) + \\
& 3(- (167 - 17m - 203m^2 + 53m^3 + a^4(86 + 9m - 26m^2 + 3m^3) + \\
& 4a^3(86 - 11m - 26m^2 + 5m^3) + 3a^2(199 - 26m - 57m^2 + 10m^3) + \\
& a(506 - 42m - 269m^2 + 39m^3))\sin\theta + (65 - 39m - 29m^2 + \\
& 3m^3 + a^4(2 + 35m - 14m^2 + m^3) + 4a^3(2 + 39m - 26m^2 + 3m^3) + \\
& 3a^2(25 + 86m - 83m^2 + 14m^3) + a(134 + 98m - 215m^2 + \\
& 61m^3))\sin(3\theta))).
\end{aligned}$$

# Apéndice C

## Valores de las funciones $v_i(2\pi)$

$$v_1(2\pi) = 1,$$

$$v_2(2\pi) = 0,$$

$$v_3(2\pi) = \frac{1}{(216(1+a)^3(1+a-m)^2)} \cdot (-9(1+a)^4(13+4a(2+a)) + 3(1+a)^3(47+4a(2+a)(7+2a(2+a)))m - (1+a)^3(-133+2a(-83+a(-57+4a(1+a))))m^2 - (1+a)(125+2a(203+a(223+a(184+a(77+16a))))m^3 + a(107+2a(47+a(67+a(49+4a(5+a))))m^4)\pi,$$

# Apéndice D

## Creación de ciclos límites a partir de focus múltiples

**Definición D.0.1** Una función  $F(x_1, x_2, \dots, x_n)$  de clase  $k_1 \geq r$  o analítica en  $G(\tilde{G})$  decimos que  $F$  es  $\delta$ -cercano de orden  $r$  a  $F_0(x_1, x_2, \dots, x_n)$  en la región  $G(\tilde{G})$  si para cualquier punto de la región

$$|F - F_0| < \delta \text{ y } |F_{x_1^{\alpha_1} x_2^{\alpha_2} \dots x_n^{\alpha_n}}^{(\ell)} - F_{0 x_1^{\alpha_1} x_2^{\alpha_2} \dots x_n^{\alpha_n}}^{(\ell)}| < \delta,$$

donde  $\ell = 1, 2, 3, \dots, r$ , todos los  $\alpha_i$  son positivos y  $\alpha_1 + \alpha_2 + \dots + \alpha_n = \ell$ .

**Definición D.0.2** El valor de la  $i$ -ésima derivada de la función  $d(\rho)$  en el punto  $O$ , es decir  $d^{(i)}(0)$ , se le llama el  $i$ -ésimo valor focal del foco  $O$ .

**Teorema D.0.1** Si  $O = (0, 0)$  es un foco de multiplicidad  $k$   $k \geq 1$  del sistema dinámico  $(A)$  de clase  $N \geq 2k + 1$  o analítico, entonces

- 1) existe un  $\epsilon_0 > 0$  y  $\delta_0 > 0$  tal que cualquier sistema  $(\tilde{A})$   $\delta$ -cercano de orden  $2k + 1$  al sistema  $A$  tiene a lo más  $k$  trayectorias cerradas en una  $\epsilon_0$ -vecindad de  $O$ .
- 2) Para cualquier  $\epsilon < \epsilon_0$  y  $\delta < \delta_0$ , existe un sistema  $(\tilde{A})$  de clase  $N$  o analítico el cual es  $\delta$ -cercano de orden  $2k + 1$  al sistema  $(A)$  y tiene  $k$  trayectorias cerradas en una  $\epsilon$ -vecindad de  $O$ .



# Apéndice E

## Valor del punto de equilibrio $(x^*, y^*, z_1^*, z_2^*)$

La matriz  $X$  está dada por

$$X = \begin{pmatrix} A & -x\nu_1 & -a_1x & -a_2x \\ y\nu_2 & B & 0 & -a_3y \\ C & 0 & D & a_2b_2x \\ E & a_3z_2\gamma & a_1ee_{max}x & F \end{pmatrix},$$

donde

$$\begin{aligned} A &= -a_1z_1 - a_2z_2 - y\nu_1 - \frac{x\rho}{K} + \left(1 - \frac{x}{K}\right)\rho \\ B &= -a_3z_2 - \mu + x\nu_2 \\ C &= a_1b_1z_1 - a_1ee_{max}z_1 + a_2b_2z_2 \\ D &= -d_1 + a_1b_1x - a_1ee_{max}x \\ E &= a_1ee_{max}z_1 + a_2z_2\beta \\ F &= -d_2 + a_2x\beta + a_3y\gamma. \end{aligned}$$

Los puntos de equilibrio de la matriz  $X$  son:

$$\begin{aligned}
x^* &= \frac{0.48}{0.6 - 0.5e}, \\
y^* &= \frac{(0.82 - 0.26(1 - e)^{0.5} + (-1.45 + 0.24(1 - e)^{0.5})e + 0.64e^2)}{(-1.2 + 1e)(-1.2 + 0.38(1 - e)^{0.5} + e)}, \\
z_1^* &= \frac{0.01e}{(-1.2 + e)(-1.20 + 0.38(1 - e)^{0.5} + e)}, \\
z_2^* &= \frac{0.8e}{(1.2 - e)}.
\end{aligned}$$

Estos puntos de equilibrio se obtuvieron para los siguientes valores de los parámetros:

$$a_1 = 0.1, a_2 = 0.05, b_2 = 0.3, \gamma = 0.6, \mu = 0.8, a_3 = 1, d_1 = 1, \rho = 0.6, \nu_2 = 1$$

$$\beta = 1, b_1 = 4(1 - e)^{0.5} + ee_{max}, e_{max} = 0.5,$$

y las siguientes restricciones

$$K = \frac{a_3\gamma\rho}{a_2(\beta\nu_1 - \gamma\nu_2)}, d_2 = \frac{a_2\gamma\mu + a_3\gamma\rho}{\nu_1}, \nu_1 = \frac{1}{\beta}.$$

# Apéndice F

## Eigenvalores de la submatriz $X$

Los 4 eigenvalores de la matriz  $X$  obtenidos con Mathematica, tienen expresiones muy largas por lo que no se escriben explícitamente. En la gráfica F.1 se muestran las partes reales de los eigenvalores,

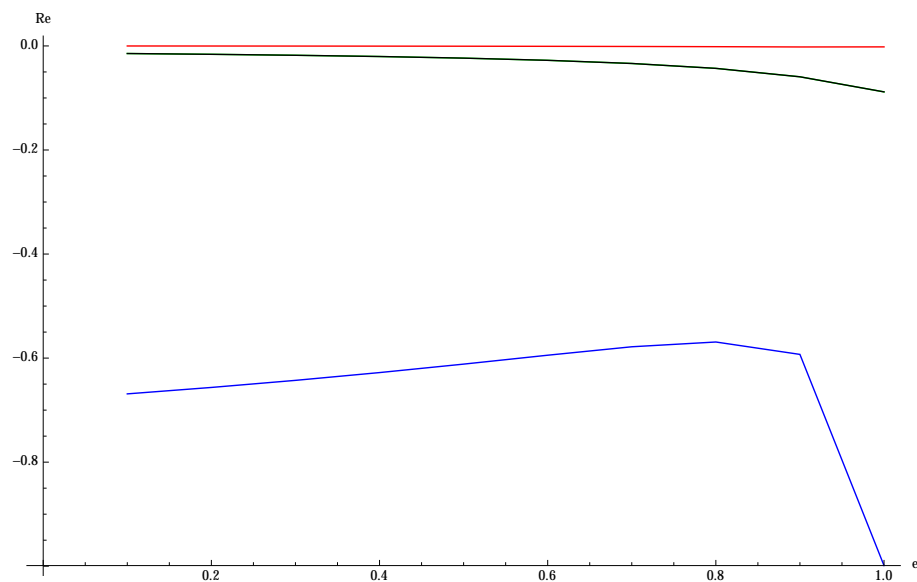


Figura F.1: *La figura muestra las partes reales de los eigenvalores de la matriz  $X$ .*

## Apéndice G

### Determinación de (4.11), (4.12) y (4.13)

Calculando la derivada parcial de  $\lambda(\hat{e}, e)$  con respecto a  $\hat{e}$ ,

$$\frac{\partial \lambda(\hat{e}, e)}{\partial \hat{e}} = a_1 x \left[ \left( \frac{db_1}{d\hat{e}} - e_{max} \right) \left( \frac{d_2 - a_2 x \beta - a_3 y \gamma}{R} \right) + \frac{a_2 b_2 e_{max} x}{R} \right] \quad (G.1)$$

donde se ha tomado  $R = S$  para simplificar los cálculos.

Igualando a cero (G.1) se tiene (4.11)

$$e_{max} \frac{a_2 b_2 x^* |_{e=e^*}}{d_2 - a_2 \beta x^* |_{e=e^*} - a_3 \gamma y^* |_{e=e^*}} + \left( \frac{db_1}{de} |_{e=e^*} - e_{max} \right) = 0$$

Para determinar la desigualdad (4.12), se deriva por segunda vez  $\lambda(\hat{e}, e)$  con respecto a  $\hat{e}$ ,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 \lambda(\hat{e}, e)}{\partial \hat{e}^2} &= a_1 x \left[ \frac{d^2 b_1}{d\hat{e}^2} (d_2 - a_2 x \beta - a_3 y \gamma) \right] R^{-1} - \\ a_1 x \left[ \left( \frac{db_1(\hat{e})}{d\hat{e}} - e_{max} \right) \left( \frac{d_2 - a_2 x \beta - a_3 y \gamma}{R} \right) + \frac{a_2 b_2 e_{max} x}{R} \right] R^{-1} \frac{dR}{d\hat{e}} \end{aligned} \quad (G.2)$$

Usando la condición (4.11), simplificamos (G.2)

$$\frac{\partial^2 \lambda(\hat{e}, e)}{\partial \hat{e}^2} = a_1 x \left[ \frac{d^2 b_1}{d\hat{e}^2} (d_2 - a_2 x \beta - a_3 y \gamma) \right] R^{-1} \quad (G.3)$$

Para establecer la condición (ESS) de (G.5) se debe cumplir

$$\frac{d^2b_1}{d\hat{e}^2} < 0 \text{ y } d_2 > a_2x^*\beta + a_3y^*\gamma \quad (\text{G.4})$$

o

$$\frac{d^2b_1}{d\hat{e}^2} > 0 \text{ y } d_2 < a_2x^*\beta + a_3y^*\gamma \quad (\text{G.5})$$

La segunda derivada de  $b_1$  con respecto a  $e$  es

$$\frac{d^2b_1}{de^2} = \frac{-1}{(1-e)^{1.5}} < 0 \quad (\text{G.6})$$

La Figura (G.1) y la desigualdad (G.6) garantizan (G.4) para los valores de los parámetros utilizados.

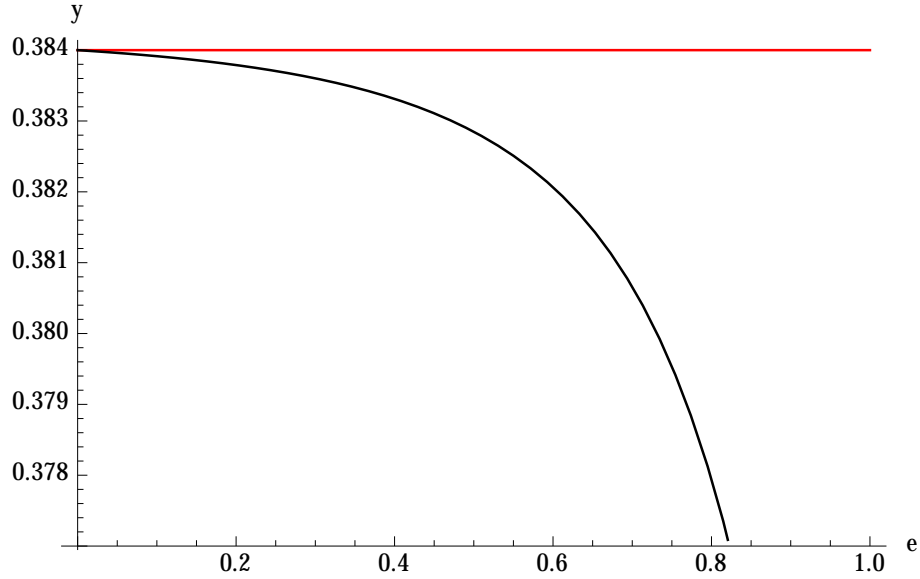


Figura G.1: La línea roja corresponde al valor de  $d_2$  y la curva en color negro a  $a_2x^*\beta + a_3y^*\gamma$ .

Por último calculamos la derivada de  $\frac{\partial b_1}{\partial e}$  con respecto a  $e$ , y utilizando la condición (4.11), se tiene la versión simplificada

$$\frac{\partial^2 b_1}{\partial e^2} = \frac{a_1 x a_2 \frac{dx}{de} [b_2 e_{max} - \beta (\frac{db_1}{de} - e_{max})]}{R} + \frac{a_1 x [d_2 - a_2 x \beta - a_3 y \gamma] \frac{d^2 b_1}{de^2} - a_1 a_3 \gamma x (\frac{db_1}{de} - e_{max}) \frac{dy}{de}}{R}. \quad (G.7)$$

Para que (G.7) sea negativo basta que el numerador lo sea

$$a_2 \frac{dx^*}{de} \left[ b_2 e_{max} - \beta \left( \frac{db_1}{de} - e_{max} \right) \right] + (d_2 - a_2 x^* \beta - a_3 y^* \gamma) \frac{d^2 b_1}{de^2} - \left( \frac{db_1}{de} - e_{max} \right) a_3 \gamma \frac{dy}{de} < 0.$$