



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

DEPREDACIÓN SELECTIVA EN MODELOS DE PREDADOR PRESA

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

PRESENTA:  
CRISTÓBAL FALCONI HOYOS

TUTOR PRINCIPAL:  
DRA. MARIA DE LOURDES ESTEVA PERALTA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR  
DR. GAMALIEL BLÉ GONZÁLEZ  
DACB-UJAT  
DR. FAUSTINO SÁNCHEZ GARDUÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, ENERO 2022.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

# Depredación Selectiva en Modelos Depredador-Presa

Enero del 2022

# Agradecimientos

A la UNAM.

A Mary, Tere y Lucy, del Posgrado en Ciencias Matemáticas. Muchas gracias por su ayuda y el apoyo tan generoso que me han dado durante todo este tiempo.

A los miembros de mi comité tutor, por su paciencia y sus múltiples enseñanzas, muchísimas gracias.

A mis sinodales, por aceptar revisar mi tesis y por sus sugerencias, que sin duda contribuyeron a mejorarla.

A Lourdes, por todo, no tengo palabras suficientes para expresarte mi gratitud.

A mi familia, también por todo.

# Índice general

Introducción	1
<b>0 Preliminares</b>	<b>5</b>
<b>1 Caso I. Depredación independiente</b>	<b>10</b>
1.1 Puntos de equilibrio . . . . .	11
1.2 Bifurcación de órbitas periódicas . . . . .	18
<b>2 Caso II. Interferencia en la depredación</b>	<b>27</b>
2.1 Puntos de equilibrio . . . . .	28
2.2 Bifurcación de órbitas periódicas . . . . .	33
<b>3 Caso III. Crecimiento logístico</b>	<b>45</b>
3.1 Puntos de equilibrio . . . . .	47
3.2 Bifurcación de órbitas periódicas . . . . .	52
<b>4 Conclusiones</b>	<b>79</b>
Bibliografía	81

# Introducción

La depredación es una de las interacciones más importantes que se lleva a cabo entre especies en la naturaleza. El modelo de Lotka-Volterra se considera el primer modelo matemático para estudiar las relaciones entre depredadores y presas, y está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \alpha x - \beta xy, \\ \dot{y} &= \gamma xy - \delta y.\end{aligned}\tag{1}$$

En 1926, V. Volterra [53] usó este modelo para explicar registros estadísticos que mostraban un aumento en la proporción de peces depredadores capturados durante la primera guerra mundial. De manera independiente, en 1920 A. Lotka [32] desarrolló estas ecuaciones al estudiar comportamientos periódicos en reacciones químicas. Las constantes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  son positivas,  $x(t)$  es la población de la presa y  $y(t)$  es la población del depredador al tiempo  $t$ . En ausencia del depredador ( $y = 0$ )  $x$  crece exponencialmente,  $\dot{x} = \alpha x$ . Por efecto de la depredación, la tasa de crecimiento neta de la presa disminuye de manera proporcional a ambas poblaciones. Por otra parte, el depredador se extingue rápidamente en ausencia de la presa, pero su tasa de crecimiento aumenta al beneficiarse de la depredación.

En 1949, Solomon [45] introdujo el concepto de respuesta funcional para referirse a la relación que hay entre el número de presas consumidas por depredador y la cantidad de presas disponibles. En el sistema (1) el factor  $\beta x$  es la respuesta funcional, donde  $\beta$  es la tasa máxima de depredación. En el modelo de Lotka-Volterra, a un incremento en  $x$ , el depredador responde consumiendo más presas y este consumo es no acotado. Distintas hipótesis sobre la depredación se pueden modelar cambiando la respuesta funcional. Por ejemplo, si suponemos que el depredador experimenta algún tipo de saciedad, la respuesta funcional  $f(x)$  será una función acotada. En 1959, Holling [24] consideró funciones monótonas crecientes y acotadas y distinguió tres tipos de respuesta funcional (Fig. 1), dependiendo de la forma en que crece  $f(x)$  (ver [28], [51], para más detalles).

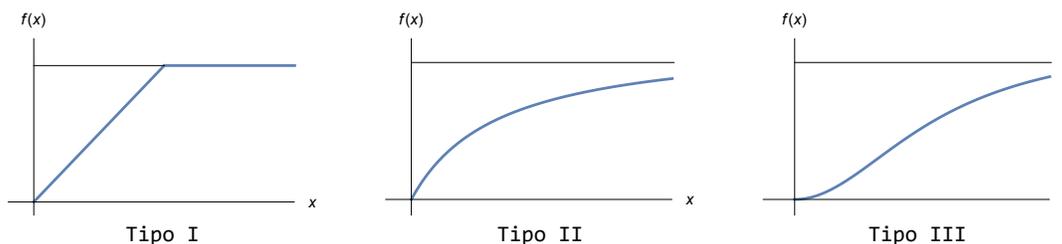


Fig. 1: Respuestas funcionales de Holling. Tipos I-III.

Otro tipo de respuesta funcional, no monótona, es la comúnmente conocida como Holling tipo IV, aunque cabe mencionar que Holling no consideró respuestas funcionales de este tipo (Fig. 2).

En un sistema con respuesta funcional de Holling tipo IV, la tasa de depredación por depredador decrece si la densidad de la presa es suficientemente grande. Esta disminución de la depredación puede deberse a un mecanismo de defensa de la presa o a la toxicidad de la misma. Por ejemplo, en [25] se usan respuestas funcionales de este tipo para estudiar cultivos de bacterias que se alimentan de sulfuro de hidrógeno, pero

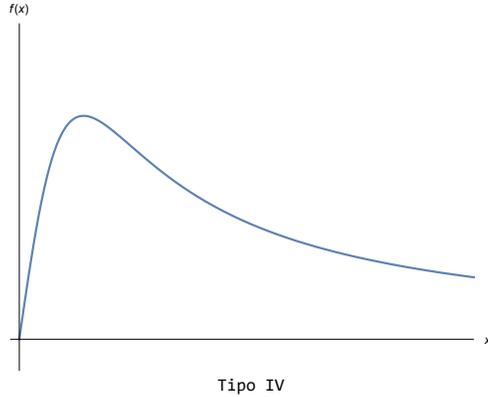


Fig. 2: Respuesta funcional de Holling tipo IV.

son dañadas por este compuesto cuando se encuentra en altas concentraciones. Otros ejemplos son las diversas observaciones acerca de un fenómeno conocido como defensa grupal. Cuando la población de la presa es suficientemente grande, ésta forma grupos que disminuyen la eficacia del depredador. Un ejemplo de esta situación fué descrito por Tener [52] en sus estudios sobre el toro almizclero en Canadá. Tener observó que el éxito de los lobos al atacar grupos de toros almizcleros disminuía al aumentar el número de toros en el grupo y, de hecho, no registró ningún ataque exitoso a un grupo de más de 6 toros. En el capítulo 9 de [51] se discute el tema de la defensa grupal y se dan referencias de casos muy interesantes. Para ejemplos de distintos contextos en donde se usa una respuesta funcional de Holling tipo IV ver [1], [10], [14], [19], [37], [42].

Por otra parte, en el crecimiento de una población intervienen factores que dependen de la edad de los individuos, tales como la fecundidad de estos. Esta dependencia se puede incluir de manera explícita en un modelo usando una estructura de edad de la población. Una manera clásica de implementar una estructura continua de edad en una población se basa en la ecuación de McKendrick-Von Foerster [18], [36],

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial \rho}{\partial a} = -\mu(a)\rho(t, a), \quad (2)$$

sujeta a condiciones iniciales y de frontera

$$\rho(0, a) = \rho_0(a), \quad \rho(t, 0) = N(t), \quad (3)$$

donde  $\rho(t, a)$  es la densidad de individuos de edad  $a$  al tiempo  $t$ , la tasa de mortalidad a la edad  $a$  es  $\mu(a)$  y  $N(t)$  es la tasa de natalidad.

En [20] se usa esta estructura de edad en la presa y se compara la dinámica del modelo cuando el depredador consume indiscriminadamente a la presa y cuando se alimenta sólo de los huevos puestos por la presa. Otros ejemplos de modelos depredador presa con una estructura continua de edad en la presa se pueden ver en [12], [11], [22], [33], [50].

También es posible que una especie tenga dos o más fases de desarrollo claramente diferenciadas, y sea conveniente agrupar a los individuos en clases dependiendo del rango de edad. En este caso, se puede implementar una estructura de edades discreta considerando una ecuación diferencial para cada clase de edad, donde estas ecuaciones contienen términos que representan la transferencia entre distintas clases. En [26] se usa este tipo de estructura en el depredador para modelar una interacción depredador-presa en la que la presa puede defenderse de los depredadores juveniles, pero no de

los adultos. Una estructura de edades discreta en la presa se usa, por ejemplo, en [8] para modelar una cadena tri-trófica, y en [13], [15], donde los autores analizan los cambios en la dinámica de un modelo depredador presa al añadir progresivamente distintas hipótesis, como la defensa en una de las clases de edad de la presa. Por medio de la geometría de las ceroclinas los autores deducen condiciones para la existencia y estabilidad de los puntos de equilibrio de coexistencia. Además describen diagramas de bifurcación obtenidos a través de una exploración numérica del sistema.

Por otro lado, en la interacción depredador-presa, en ocasiones ocurre un fenómeno conocido como depredación selectiva. Esto sucede cuando algunos miembros de la población de la presa son depredados en proporción diferente a la proporción en que se encuentran en su hábitat. La depredación selectiva puede depender de varios factores, como el color, tamaño o edad de la presa, y ha sido extensamente documentada en diversos experimentos y observaciones de campo (para algunos ejemplos ver [7], [31], [34], [39], [49], [47]). Un ejemplo de depredación dependiente de la edad se describe en [43], donde de acuerdo con los datos ahí mostrados, el león del Serengeti mata proporcionalmente más cebras de edad avanzada que jóvenes, la hipótesis que sugieren los autores es que los animales más viejos son más lentos para reaccionar y correr que los jóvenes y por lo tanto menos capaces de evitar ser capturados. En [38] se da como ejemplo a las catarinas depredando a la clase juvenil de los áfidos, pero no a los adultos, que son capaces de volar. O aves que cazan a insectos voladores, cuyas larvas están a salvo enterradas bajo la tierra.

La estructura discreta de edades se presta para modelar este tipo de depredación selectiva, dividiendo la población de la presa en dos clases,  $x(t)$ ,  $y(t)$ , y considerando distintas tasas de depredación para cada una de las clases. Los modelos así obtenidos pueden incluir un retardo en la transición entre clases, debido a un tiempo de gestación o maduración  $\tau$ . En [46] y [54] los autores proponen umbrales óptimos para la recolección (o cosecha) de la clase madura de la presa y además, el modelo analizado en el segundo artículo incorpora un retardo para representar un periodo de maduración de la presa. En [9] y [44] se analizan la permanencia de las soluciones y estabilidad global de un punto de equilibrio con coordenadas positivas, y además en el modelo en [9] se consideran retardos tanto para la presa como para el depredador.

La inclusión de términos con retardo en las ecuaciones puede producir cambios en la dinámica del sistema como se observa en [21], [27], y a menudo el tiempo de retardo  $\tau$  es usado como parámetro de bifurcación. Por ejemplo, los modelos analizados en [30], [41], [16], exhiben una bifurcación de Hopf donde el parámetro de bifurcación es precisamente el tiempo de retardo. Para ejemplos de modelos con estructura de edades sin retardo en donde se tiene una bifurcación de Hopf ver [13], [15], [48]. Algunos ejemplos de literatura reciente relacionada con los temas que hemos abordado son [4], [5], [6], [17], [23].

En esta tesis analizamos el efecto que, bajo distintos supuestos, tiene la depredación selectiva (basada en la edad) en la dinámica de un modelo depredador-presa. Esto es de interés, por ejemplo, en los problemas de control biológico, en donde se busca mantener a una población dentro de cierto rango por medio de un depredador. Consideramos tres variaciones de un modelo depredador-presa con una estructura discreta de edades en la presa.

La forma general del modelo que estudiamos es

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_i(x)x - sx - f_i(x, y)z, \\ \dot{y} &= sx - py - g_i(x, y)z, \\ \dot{z} &= z(\alpha(f_i(x, y) + g_i(x, y)) - \mu),\end{aligned}\tag{4}$$

restringido al primer octante  $x, y, z \geq 0$ . Todas las constantes son positivas,  $x = x(t)$ ,  $y = y(t)$ , representan como función del tiempo a las poblaciones de las clases reproductiva y no reproductiva de la presa respectivamente,  $z = z(t)$  representa a la población del depredador al tiempo  $t$ . La clase no reproductiva de la presa,  $y(t)$ , consiste de los individuos cuya edad es tan avanzada que su contribución a la reproducción de la especie es negligible, mientras que la clase reproductiva agrupa al resto de la población. Para  $i = 1, 2, 3$ , las reglas explícitas de las respuestas funcionales están dadas por

$$\begin{aligned} f_1(x, y) &= \frac{ax}{c+x}, & f_2(x, y) &= f_3(x, y) = \frac{ax}{c+x+y}, \\ g_1(x, y) &= \frac{by}{c+y}, & g_2(x, y) &= g_3(x, y) = \frac{by}{c+x+y}, \end{aligned}$$

Con respecto a la dinámica de crecimiento poblacional de la presa, tenemos dos tipos de tasa de reproducción:  $r_1(x) = r_2(x) = r$  y  $r_3(x) = r(1 - x/k)$ .

La interpretación de las constantes positivas  $a, b, c, p, r, s, k, \alpha, \mu$ , es la siguiente:

- ◇  $a$  es la tasa máxima de consumo de presa en edad reproductiva por depredador.
- ◇  $b$  es la tasa máxima de consumo de presa en edad avanzada por depredador.
- ◇  $c$  es una constante de saturación.
- ◇  $p$  es la tasa de mortalidad de la presa en edad avanzada.
- ◇  $r$  es la tasa intrínseca de crecimiento de la presa en edad reproductiva.
- ◇  $s$  es la proporción de presas en edad reproductiva que pasan a la edad avanzada.
- ◇  $k$  es la capacidad de carga del medio respecto de la presa.
- ◇  $\alpha$  es una medida del valor alimenticio de la presa.
- ◇  $\mu$  es la tasa de mortalidad del depredador.

El caso I de nuestro modelo es el caso base, la respuesta funcional es de Holling tipo II para ambas clases de edad de la presa, pero la tasa de depredación es distinta para cada clase. En el caso II cambian las respuestas funcionales, interpretamos el hecho de que  $\partial f_2/\partial y, \partial g_2/\partial x < 0$ , como una interferencia de cada clase de edad en la depredación de la otra. En el caso III, el crecimiento de la clase reproductiva en ausencia del depredador cambia de exponencial a logístico. Mostraremos que al menos en una región del espacio de parámetros, la depredación de la clase reproductiva tiene un efecto estabilizador en los equilibrios no triviales del sistema. Por el contrario, estos equilibrios pueden perder estabilidad si aumenta la eficiencia de la depredación sobre la clase no reproductiva.

Buscaremos soluciones periódicas en las que las especies coexistan, y que sean robustas en el sentido de que permanezcan después de pequeñas perturbaciones en el sistema. Tal es el caso de los ciclos límite y de los puntos de equilibrio hipérbolicos con coordenadas positivas. A este respecto, el teorema de bifurcación de Hopf es una herramienta útil para encontrar ciclos límite, que gana relevancia debido a que la generalización del teorema de Poincaré-Bendixson sólo está disponible bajo circunstancias especiales. Puesto que nos interesa el efecto que tiene la depredación selectiva en la estabilidad de los equilibrios, como parámetro de bifurcación usaremos el cociente de las tasas máximas de depredación.

Para facilitar la lectura de esta tesis, a continuación haremos un breve repaso de algunos conceptos relacionados con la bifurcación de ciclos límite.

## 0 Preliminares

Consideremos la forma normal de un sistema plano con el origen un centro o un foco de la parte lineal

$$\begin{aligned}x' &= ax - by + p(x, y), \\y' &= bx + ay + q(x, y),\end{aligned}\tag{0.1}$$

con  $b \neq 0$  (para fijar ideas supongamos que  $b > 0$ ) y las expansiones en serie de potencias de  $p$  y  $q$  empiezan con términos de grado  $\geq 2$ . En coordenadas polares el sistema (0.1) se expresa como

$$\begin{aligned}r' &= ar + \cos \theta p(r \cos \theta, r \sin \theta) + \sin \theta q(r \cos \theta, r \sin \theta) = ar + O(r^2), \\ \theta' &= b + \cos \theta \frac{q(r \cos \theta, r \sin \theta)}{r} - \sin \theta \frac{p(r \cos \theta, r \sin \theta)}{r} = b + O(r).\end{aligned}\tag{0.2}$$

Nótese que si  $r$  es suficientemente pequeña entonces  $\theta' > 0$ , por lo que si  $r(t, r_0, \theta_0)$ ,  $\theta(t, r_0, \theta_0)$ , son las soluciones de (0.2) con condición inicial  $(r_0, \theta_0)$  y  $|r_0| < \epsilon$ , entonces  $\theta(t, r_0, \theta_0)$  será invertible en un intervalo alrededor de  $\theta_0$ .

Eligiendo  $\delta > 0$  tal que al incrementar  $t$  las soluciones con condición inicial  $|r_0| < \delta$  crucen todos los rayos  $\theta = cte$  sin abandonar el disco  $|r| < \epsilon$ , se tendrá que  $r(t(\theta), r_0, \theta_0)$  estará definida para toda  $\theta_0 \leq \theta \leq \theta_0 + 2\pi$ . La función  $P_{\theta_0}(r_0)$  dada por

$$P_{\theta_0}(r_0) = r(\theta_0 + 2\pi) \equiv r(t(\theta_0 + 2\pi), r_0, \theta_0), \quad |r_0| < \delta$$

es conocida como función de retorno de Poincaré en el rayo  $\theta = \theta_0$  (si  $b < 0$  en (0.1) entonces se define  $P_{\theta_0}(r_0) = r(\theta_0 - 2\pi)$ ). Geométricamente, después de dar una vuelta al origen, la solución de la ecuación (0.2) por el punto  $(r_0, \theta_0)$  vuelve a intersectar a la recta  $\theta = \theta_0$  en el punto  $(P_{\theta_0}(r_0), \theta_0)$ .

Ahora definimos la función desplazamiento  $d_{\theta_0}(r_0) = P_{\theta_0}(r_0) - r_0$ . A partir de la interpretación geométrica de  $P_{\theta_0}$  se deduce la proposición enunciada a continuación.

**Proposición 0.1** *En el sistema (0.1), el origen es un punto de equilibrio de la siguiente naturaleza:*

- (i) un centro si y sólo si  $d_{\theta_0} = 0$  en una vecindad de este,
- (ii) un foco atractor si y sólo si  $d_{\theta_0}(r_0) < 0$  para toda  $r_0 > 0$  suficientemente pequeña,
- (iii) un foco repulsor si y sólo si  $d_{\theta_0}(r_0) > 0$  para toda  $r_0 > 0$  suficientemente pequeña.

La función desplazamiento se puede definir para valores negativos de  $r_0$  si permitimos que un punto tenga coordenadas polares  $(r_0, \theta_0) = (-r_0, \theta_0 + \pi)$  (Fig. 0.1). Con  $r_0 < 0$  se obtiene un resultado análogo a la Proposición 0.1 invirtiendo el signo de  $d_{\theta_0}$ , pues en una vecindad del origen se debe satisfacer la desigualdad

$$d_{\theta_0}(r_0) \cdot d_{\theta_0}(-r_0) < 0.\tag{0.3}$$

Por comodidad, en adelante tomaremos  $\theta_0 = 0$ , escribiremos  $d(r_0)$  en vez de  $d_0(r_0)$  y supondremos que  $r_0$  es suficientemente pequeña. Como veremos a continuación, las derivadas de  $d$  en cero nos dan información acerca del tipo de punto de equilibrio del

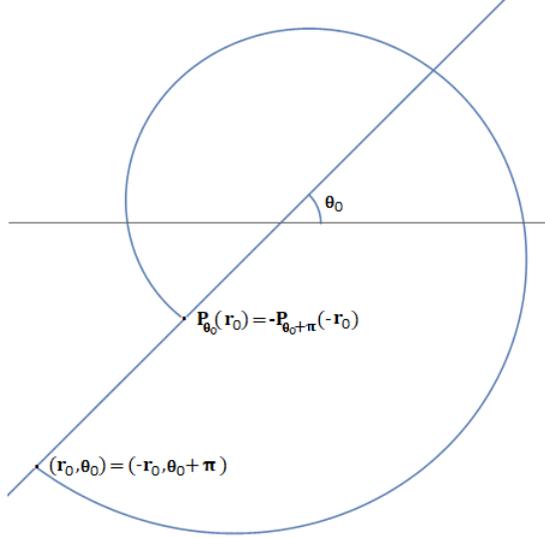


Fig. 0.1: La función desplazamiento  $d_{\theta_0}(r_0) = P_{\theta_0}(r_0) - r_0 = -P_{\theta_0+\pi}(-r_0) - r_0$ , cuando  $r_0 < 0$ .

que se trata y de las bifurcaciones que pueden ocurrir en éste. De la serie de Taylor para  $d$  alrededor del cero y tomando en cuenta que  $d(0) = 0$  tenemos que

$$d(r_0) = d'(0)r_0 + \frac{d''(0)}{2!}r_0^2 + \cdots + \frac{d^{(k)}(0)}{k!}r_0^k + O(r_0^{k+1}).$$

Si  $d^{(k)}(0) = 0$  para toda  $k \in \mathbb{Z}^+$ , entonces el origen es un centro del sistema. Supongamos que existe  $k \geq 1$  tal que

$$d'(0) = d''(0) = \dots = d^{(k-1)}(0) = 0, \quad d^{(k)}(0) \neq 0. \quad (0.4)$$

En este caso se tiene que

$$d(r_0) = \frac{d^{(k)}(0)}{k!}r_0^k + O(r_0^{k+1}).$$

De esta igualdad y la Proposición 0.1 se concluye que cuando se tienen las condiciones dadas en (0.4), el origen es un foco estable si y sólo si  $d^{(k)}(0) < 0$ , o un foco inestable si  $d^{(k)}(0) > 0$ . Mas aún,  $k$  debe ser de la forma  $k = 2m + 1$  con  $m > 0$ , pues de lo contrario se tendría que  $d(r_0) \cdot d(-r_0) > 0$ , en contradicción con la desigualdad (0.3).

A  $d^{(k)}(0)$  en (0.4) se le llama el  $m$ -ésimo coeficiente de Lyapunov del foco. En este caso se dice que el punto de equilibrio es un foco débil o múltiple (de multiplicidad  $m$ ). Si  $m = 0$  ( $k = 1$ ), el foco recibe el nombre de foco simple. Se trata de hecho de un punto de equilibrio hiperbólico, pues el valor de  $d'(0)$  para el sistema (0.1) está dado por

$$d'(0) = e^{\frac{2\pi a}{b}} - 1, \quad (0.5)$$

de donde es claro que  $d'(0) \neq 0$  implica  $a \neq 0$  (más adelante se expone un método para calcular los coeficientes de Lyapunov).

Usaremos la siguiente definición para enunciar un resultado que muestra la relevancia de los coeficientes de Lyapunov en el estudio de las bifurcaciones de un foco múltiple.

**Definición 1** *Dos sistemas  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x})$ ,  $\mathbf{x}' = g(\mathbf{x})$ , con  $f, g \in C^k(E)$  son  $\delta$ -ceranos hasta orden  $k$  en  $E \subseteq \mathbb{R}^2$  si en cada punto  $\mathbf{x} \in E$  se satisface  $|f(\mathbf{x}) - g(\mathbf{x})| < \delta$ , y las parciales correspondientes hasta el orden  $k$  valuadas en  $\mathbf{x}$  también distan en menos que  $\delta$ .*

En el caso de un foco múltiple, en [3] se demuestra el siguiente teorema.

**Teorema 0.1** *Si  $(0,0)$  es un foco de multiplicidad  $m \geq 1$  del sistema  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x})$ , con  $f \in C^k(E)$ ,  $E \subseteq \mathbb{R}^2$ , entonces:*

a) *Existe una vecindad del origen tal que todo sistema  $\mathbf{x}' = g(\mathbf{x})$ ,  $g \in C^k(E)$  suficientemente cercano a  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x})$  hasta el orden  $k = 2m + 1$  tiene a lo más  $m$  órbitas periódicas en dicha vecindad.*

b) *Para toda  $j$  con  $1 \leq j \leq m$  y toda vecindad de  $(0,0)$ , existe un sistema  $\mathbf{x}' = g(\mathbf{x})$ ,  $g \in C^k(E)$  arbitrariamente cercano a  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x})$  hasta el orden  $k = 2m + 1$  que tiene exactamente  $j$  órbitas periódicas en esa vecindad.*

En vista de los resultados hasta ahora mencionados, el cálculo de los coeficientes de Lyapunov es una cuestión importante. Para ello se puede proceder de la siguiente manera:

Usando las expresiones para  $r'$ ,  $\theta'$  dadas en (0.2), en la ecuación

$$\frac{dr}{d\theta} = \frac{r'}{\theta'} \equiv F(r, \theta) \quad (0.6)$$

se desarrolla a  $F$  como serie de potencias de  $r$ ,

$$\frac{dr}{d\theta} = F_1(\theta)r + F_2(\theta)r^2 + \dots \quad (0.7)$$

Por otro lado, la solución  $r(\theta, r_0, 0)$  de la ecuación (0.6) con condición inicial  $r(0) = r_0$ , se puede desarrollar como una serie de potencias de la condición inicial  $r_0$ ,

$$r(\theta, r_0, 0) = u_1(\theta)r_0 + u_2(\theta)r_0^2 + \dots \quad (0.8)$$

Además, puesto que  $r(0, r_0, 0) = r_0$  también se cumple que

$$u_1(0) = 1, \quad u_j(0) = 0 \text{ si } j > 1. \quad (0.9)$$

Sustituyendo  $r$  en ambos lados de la igualdad (0.7) por la serie dada en (0.8), y derivando el lado izquierdo término a término tenemos que

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{d\theta}r_0 + \frac{du_2}{d\theta}r_0^2 + \dots &= F_1(\theta)(u_1(\theta)r_0 + u_2(\theta)r_0^2 + \dots) \\ &+ F_2(\theta)(u_1^2(\theta)r_0^2 + 2u_1(\theta)u_2(\theta)r_0^3 + \dots) + \dots \end{aligned} \quad (0.10)$$

Al igualar los coeficientes en ambas series obtenemos una sucesión de ecuaciones diferenciales, con condiciones iniciales dadas por (0.9)

$$\begin{aligned}
\frac{du_1}{d\theta} &= F_1(\theta)u_1(\theta), & u_1(0) &= 1, \\
\frac{du_2}{d\theta} &= F_1(\theta)u_2(\theta) + F_2(\theta)u_1^2(\theta), & u_2(0) &= 0, \\
&\vdots
\end{aligned} \tag{0.11}$$

las cuales se resuelven recursivamente

$$\begin{aligned}
u_1(\theta) &= e^{\int_0^\theta F_1(s)ds}, \\
u_2(\theta) &= e^{\int_0^\theta F_1(s)ds} \int_0^\theta F_2(s)u_1(s)ds, \\
&\vdots
\end{aligned} \tag{0.12}$$

Por definición  $d(r_0) = P(r_0) - r_0 = r(2\pi, r_0, 0) - r_0$ , usando (0.8) en esta expresión se sigue que

$$d(r_0) = (u_1(2\pi) - 1)r_0 + u_2(2\pi)r_0^2 + \dots \tag{0.13}$$

Esta serie debe coincidir con la serie de Taylor de  $d$  alrededor del cero, de donde

$$(u_1(2\pi) - 1)r_0 + u_2(2\pi)r_0^2 + \dots = d'(0)r_0 + \frac{d''(0)}{2!}r_0^2 + \dots, \tag{0.14}$$

comparando los coeficientes en ambas series se obtienen los valores

$$d^{(k)}(0) = k!u_k(2\pi). \tag{0.15}$$

Así, vemos que el calculo de la sucesión de los coeficientes de Lyapunov equivale a resolver recursivamente una sucesión de ecuaciones diferenciales. La complejidad de las ecuaciones involucradas crece rápidamente, razón por la cual el éxito en encontrar estos coeficientes depende en buena medida de los recursos tecnológicos disponibles.

Para ver un ejemplo de como los coeficientes de Lyapunov ayudan a detectar la bifurcación de órbitas periódicas, supongamos que el sistema

$$\begin{aligned}
x' &= a(\lambda)x - b(\lambda)y + p(x, y, \lambda), \\
y' &= b(\lambda)x + a(\lambda)y + q(x, y, \lambda),
\end{aligned} \tag{0.16}$$

depende de un parámetro  $\lambda \in \mathbb{R}$  y que el origen es un foco de multiplicidad 1 en el valor de bifurcación  $\lambda = 0$ , de manera que los valores propios  $a(\lambda) \pm i b(\lambda)$  de la linealización en  $(0, 0)$  satisfacen  $a(0) = 0 \neq b(0)$ , y  $l_1(\lambda)$  el primer coeficiente de Lyapunov del foco no se anula en  $\lambda = 0$ . Puesto que en el valor de bifurcación se tiene que  $d'(0) = 0$  (recuérdese que el foco es de multiplicidad 1), la estabilidad del foco está dada por el signo de  $l_1 = d'''(0)$  de acuerdo con la Proposición 0.1. Si además se cumple que

$$a_\lambda \equiv \left. \frac{da}{d\lambda} \right|_{\lambda=0} \neq 0, \tag{0.17}$$

entonces el foco cambia de estabilidad al cruzar el valor de bifurcación  $\lambda = 0$ , lo que genera la aparición de un ciclo límite en la vecindad del equilibrio. Esta bifurcación es conocida como bifurcación de Andronov-Hopf (o simplemente de Hopf). El siguiente teorema, demostrado en [3], da las condiciones para que se de esta bifurcación.

**Teorema 0.2** Si para  $\lambda = 0$  el sistema (0.16) tiene en  $(0, 0)$  un foco de multiplicidad 1 y se satisface (0.17), entonces se presenta una bifurcación de Hopf en el origen con valor de bifurcación  $\lambda = 0$ .

Si  $l_1 < 0$  y  $a_\lambda > 0$  ( $a_\lambda < 0$ ), donde  $l_1$  es el primer coeficiente de Lyapunov en  $\lambda = 0$ , entonces para valores pequeños de  $\lambda > 0$  ( $\lambda < 0$ ), en una vecindad de  $(0, 0)$  se tiene un único ciclo límite, que es estable.

Si  $l_1 > 0$  y  $a_\lambda > 0$  ( $a_\lambda < 0$ ), entonces el ciclo límite es inestable, único, y existe para valores de  $\lambda < 0$  ( $\lambda > 0$ ).

Si el ciclo límite en el Teorema 0.2 es inestable, o equivalentemente  $l_1 > 0$ , se dice que la bifurcación es subcrítica. En caso contrario, a la bifurcación se le llama supercrítica.

Por otro lado, de acuerdo con el Teorema 0.1, si un sistema  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x})$  tiene un foco de multiplicidad 2 en el origen, entonces existen sistemas arbitrariamente cercanos a este que presentan dos ciclos límite en una vecindad del equilibrio. Un ejemplo de esto se da en la bifurcación de Bautin, esta es de codimensión 2 y el siguiente teorema enuncia las condiciones necesarias para que se presente.

**Teorema 0.3** Supongamos que el sistema  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x}, \alpha)$  con  $\alpha = (\alpha_1, \alpha_2) \in \mathbb{R}^2$ , tiene un foco en el origen tal que los valores propios de la parte lineal  $a(\alpha) \pm ib(\alpha)$  y los coeficientes de Lyapunov  $l_1(\alpha)$ ,  $l_2(\alpha)$ , satisfacen  $a(0) = l_1(0) = 0$ ,  $l_2(0) \neq 0 \neq b(0)$ . Si además se cumple que

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial a}{\partial \alpha_1} & \frac{\partial a}{\partial \alpha_2} \\ \frac{\partial l_1}{\partial \alpha_1} & \frac{\partial l_1}{\partial \alpha_2} \end{pmatrix} \Big|_{\lambda=0} \neq 0, \quad (0.18)$$

entonces el sistema tiene una bifurcación de Bautin en el origen con valor de bifurcación  $\alpha = 0$ . En el plano  $\alpha_1\alpha_2$  existe una región delimitada por dos curvas que se intersecan en el origen, tal que para  $\alpha$  en dicha región el sistema tiene dos ciclos límite en una vecindad del equilibrio.

La demostración de este teorema y una descripción detallada de esta bifurcación se pueden consultar en [29].

En el caso de  $n$  dimensiones con  $n \geq 3$ , si un sistema  $\mathbf{x}' = f(\mathbf{x}, \lambda)$  tiene un punto de equilibrio tal que en  $\lambda = \lambda_0$  la matriz de la parte lineal tiene exactamente dos valores propios con parte real igual a cero (y parte imaginaria distinta de cero), entonces la variedad central es de dimensión 2, y determinar si se presenta una bifurcación de Hopf o de Bautin se reduce a aplicar los teoremas 0.2 o 0.3 al sistema restringido a esta variedad. En el capítulo 1 de esta tesis procederemos de esta manera para ilustrar el método. Para  $n = 3$ , en [35] se da una expresión para el primer coeficiente de Lyapunov a partir de las parciales de  $f$ . En los capítulos 2 y 3 calcularemos los coeficientes de Lyapunov usando esta fórmula.

Por último, debido a la complejidad de los cálculos involucrados en nuestros resultados se requiere del uso de instrumentos tecnológicos, y por lo tanto, para realizar esta tesis nos hemos apoyado en el software Mathematica.

# 1 Caso I. Depredación independiente

Este es el caso base de nuestro modelo. La clase reproductiva de la presa crece exponencialmente en ausencia del depredador y la depredación de cada clase es independiente de la otra. En ambas clases la respuesta funcional es de Holling tipo II. Comenzamos con el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r - s - \frac{az}{c+x} \right), \\ \dot{y} &= sx - y \left( p + \frac{bz}{c+y} \right), \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha ax}{c+x} + \frac{\alpha by}{c+y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{1.1}$$

restringido al primer octante  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 : x, y, z \geq 0\}$ . Las funciones  $x(t)$ ,  $y(t)$ ,  $z(t)$  representan como función del tiempo a las poblaciones de la presa en edad reproductiva, presa en edad avanzada (no reproductiva) y depredador respectivamente. En los parámetros tenemos la condición  $r > s$ , todos son positivos y su interpretación es la siguiente:

- ◇  $a$ ,  $b$ , son las tasas máximas de depredación de las clases reproductiva y no reproductiva de la presa, respectivamente
- ◇  $r$  es la tasa intrínseca de crecimiento de la clase reproductiva de la presa
- ◇  $s$  es la tasa de transferencia de la clase reproductiva a la no reproductiva
- ◇  $c$  es una constante de saturación
- ◇  $p$  es la tasa de mortalidad de la clase no reproductiva
- ◇  $\alpha$  es una medida del valor nutritivo de la presa, el cual supondremos es el mismo para ambas clases
- ◇  $\mu$  es la tasa de mortalidad del depredador

Cuando  $r < s$ , la presa envejece a una tasa mayor que la de reproducción, por lo que su población se encuentra en declive. En efecto, puesto que  $\dot{x} < 0$  si  $x > 0$ , se sigue que para cada condición inicial existe  $t_0$  tal que  $\dot{y} < 0$  si  $t > t_0$ . Más aún, como consecuencia de lo anterior existe  $t_1$  tal que  $\dot{z} < 0$  si  $t > t_1$ , de manera que el origen es un atractor global del sistema.

Si  $r = s$ , entonces no existen puntos de equilibrio  $(x, y, z)$  con  $z > 0$ , pues  $\dot{x} < 0$  si  $z > 0$ . Además es fácil mostrar que independientemente de la condición inicial el depredador tiende a extinguirse. Por lo anterior, en esta tesis omitiremos los detalles del caso  $r \leq s$  y supondremos que  $r > s$ .

Haciendo el cambio de coordenadas dado por  $X = x$ ,  $Y = y$ ,  $Z = az$ , obtenemos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{X} &= X \left( r - s - \frac{Z}{c+X} \right), \\ \dot{Y} &= sX - pY - \frac{\frac{b}{a}YZ}{c+Y}, \\ \dot{Z} &= Z \left( \frac{\alpha aX}{c+X} + \frac{\frac{b}{a}\alpha aY}{c+Y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{1.2}$$

que después de renombrar  $X, Y, Z, b/a, \alpha a$ , como  $x, y, z, b, \alpha$  respectivamente, se convierte en

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r - s - \frac{z}{c+x} \right), \\ \dot{y} &= sx - py - \frac{byz}{c+y}, \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha x}{c+x} + \frac{b\alpha y}{c+y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{1.3}$$

de manera que sin pérdida de generalidad, en adelante trabajaremos con este último sistema, aunque habrá que tener en cuenta que ahora  $b$  es la razón entre las tasas máximas de depredación de las clases de la presa. Una primera observación es que las soluciones de (1.3) con condición inicial en el primer octante permanecen en este para  $t \geq 0$ .

**Proposición 1.1** *El octante  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 : x, y, z \geq 0\}$  es invariante para  $t \geq 0$  bajo el flujo determinado por (1.3).*

**Dem.** Denotemos con  $F(x, y, z) = (\dot{x}, \dot{y}, \dot{z})$  al campo vectorial asociado al sistema. Puesto que  $\dot{x} = 0$  si  $x = 0$ , el plano  $x = 0$  es invariante. Análogamente, el plano  $z = 0$  es invariante. Por otro lado, en la región  $x, z > 0$  del plano  $y = 0$  el campo apunta hacia el interior de  $\mathbb{R}_+^3$ , pues  $F(x, 0, z) \cdot (0, 1, 0) = sx$ , y el producto del campo con el vector normal al plano es positivo. Los ejes  $y, z$  son ambos invariantes, mientras que en el eje  $x$  se tiene que  $\dot{x}, \dot{y} > 0, \dot{z} = 0$ , el campo apunta hacia la región positiva del plano  $z = 0$ . Por lo anterior y la unicidad de las soluciones, se sigue el resultado.  $\square$

Nótese también que puesto que  $x$  crece exponencialmente en ausencia de  $z$ , no todas las soluciones de (1.3) son acotadas. Un ejemplo extremo de esto se da cuando  $\alpha + \alpha b - \mu \leq 0$ , ya que en este caso  $\dot{z} < z(\alpha + \alpha b - \mu) \leq 0$ , lo que implica que el valor nutritivo de la presa es tan pequeño que sin importar su población total no alcanza a sustentar al depredador. En este escenario, para cualquier condición inicial en el interior de  $\mathbb{R}_+^3$ , eventualmente  $x, y$ , crecerán exponencialmente mientras que  $z$  tenderá a cero. A continuación enfocaremos nuestra atención en los puntos de equilibrio del sistema.

## 1.1 Puntos de equilibrio

Claramente el origen  $(0, 0, 0)$  es un equilibrio de (1.3). Mostraremos que este es el único punto de equilibrio en el que alguna de las coordenadas es cero.

**Proposición 1.2** *Si  $P$  es un punto de equilibrio de (1.3) tal que alguna de sus coordenadas es cero, entonces  $P = (0, 0, 0)$ .*

**Dem.** Supongamos primero que  $P = (0, y, z)$  satisface  $\dot{x} = \dot{y} = \dot{z} = 0$ . Sustituyendo  $x = 0$  en la expresión correspondiente a  $\dot{y}$  obtenemos

$$-py - \frac{byz}{c+y} = 0,\tag{1.4}$$

de donde se debe satisfacer  $y = 0$ . Sustituyendo  $x = y = 0$  en la expresión para  $\dot{z}$  resulta la igualdad

$$-\mu z = 0,\tag{1.5}$$

lo que implica que  $z = 0$ . Ahora supongamos que  $P$  es un equilibrio de la forma  $(x, 0, z)$ . Tomando  $y = 0$  en  $\dot{y} = 0$  se tiene que

$$sx = 0, \quad (1.6)$$

por lo que  $x = 0$  y como hemos visto esto obliga a que se cumpla  $z = 0$ . Finalmente, si  $P = (x, y, 0)$  entonces de la igualdad  $\dot{x} = 0$  se sigue que  $x = 0$ , en consecuencia también se deberá satisfacer  $y = 0$ .  $\square$

Respecto del origen, tenemos el siguiente resultado:

**Proposición 1.3** *El punto  $(0, 0, 0)$  es un punto silla de (1.3) con dos valores propios negativos.*

**Dem.** La linealización del sistema en  $(0, 0, 0)$  está dada por la matriz

$$\begin{pmatrix} r - s & 0 & 0 \\ s & -p & 0 \\ 0 & 0 & -\mu \end{pmatrix}. \quad (1.7)$$

Esta tiene dos valores propios negativos  $-p$ ,  $-\mu$  cuyas direcciones invariantes correspondientes son los ejes  $y$ ,  $z$  respectivamente. El tercer valor propio  $r - s$  es positivo ya que suponemos que  $r > s$ , un vector propio asociado es  $(p + r - s, s, 0)$ .  $\square$

Diremos que un punto de equilibrio es positivo o de coexistencia si sus coordenadas son todas positivas. La siguiente proposición enuncia condiciones suficientes y necesarias para que nuestro modelo tenga equilibrios de coexistencia.

**Proposición 1.4** *El sistema (1.3) tiene un punto de equilibrio de coexistencia si y sólo si se cumple alguna de las siguientes condiciones:*

(i)  $\mu \leq \alpha$ ,

(ii)  $\mu > \alpha$ ,  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ ,  $s > \frac{r(\mu - \alpha)}{\mu}$

*En cualquiera de los casos anteriores, el punto de equilibrio de coexistencia es único.*

**Dem.** Un punto  $(x, y, z)$  con  $x, y, z$  mayores que cero es un equilibrio de coexistencia de (1.3) si y sólo si satisface simultáneamente las ecuaciones

$$\begin{aligned} (r - s)(c + x) - z &= 0, \\ (sx - py)(c + y) - byz &= 0, \\ \alpha x(c + y) + b\alpha y(c + x) - \mu(c + x)(c + y) &= 0, \end{aligned} \quad (1.8)$$

o equivalentemente

$$\begin{aligned} (r - s)(c + x) &= z, \\ (sx - py)(c + y) - by(r - s)(c + x) &= 0, \\ \alpha x(c + y) + b\alpha y(c + x) - \mu(c + x)(c + y) &= 0. \end{aligned} \quad (1.9)$$

Nótese que cualesquiera  $x, y$  soluciones positivas de la segunda y tercera ecuaciones en (1.9) determinan de manera única a una solución  $(x, y, z)$  que satisface  $z > 0$ , pues  $r > s$ . Pensemos por el momento en  $y$  como un parámetro positivo y en el miembro izquierdo de la tercera ecuación como una función  $l(x)$ . Esta se puede reescribir como

$$l(x) = (c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu))x + y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu. \quad (1.10)$$

La gráfica de esta función es una recta con pendiente

$$c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu) \quad (1.11)$$

y ordenada al origen

$$y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu. \quad (1.12)$$

Si la ordenada es mayor o igual a cero entonces la pendiente es positiva, pues si

$$y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu \geq 0, \quad (1.13)$$

entonces

$$y(b\alpha - \mu) - c\mu \geq 0, \quad (1.14)$$

de donde

$$c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu) = y(b\alpha - \mu) - c\mu + \alpha(c + y) > 0. \quad (1.15)$$

Por lo que en este caso no habrá  $x > 0$  que satisfaga  $l(x) = 0$ . Se sigue que dada una  $y$  existe una única  $x > 0$  tal que  $l(x) = 0$  si y sólo si la ordenada es negativa y la pendiente positiva, esto es

$$\begin{aligned} y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu &< 0, \\ c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu) &> 0. \end{aligned} \quad (1.16)$$

Nótese que si  $\alpha \geq \mu$  la pendiente es positiva. Mientras que si  $\mu > \alpha$  para que la pendiente sea positiva es necesario que  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ . Luego, para que (1.3) tenga un equilibrio de coexistencia es necesario que ocurra alguno de estos dos escenarios. En cualquiera de ellos la raíz de  $l(x)$  es

$$x = \frac{c(\mu(c + y) - b\alpha y)}{y(\alpha + b\alpha - \mu) + c(\alpha - \mu)}, \quad (1.17)$$

la cual depende de  $y$ . Sustituyendo en la segunda ecuación de (1.9) y resolviendo para  $y$  obtenemos

$$y = \frac{c \left( A \pm \sqrt{4\mu sp(\alpha + b\alpha - \mu) + A^2} \right)}{2p(\alpha + b\alpha - \mu)}, \quad (1.18)$$

donde

$$A = -b\alpha r - \alpha p + \mu p + \mu s. \quad (1.19)$$

Más aún, suponiendo que  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ , el único de estos valores que es positivo es

$$y = \frac{c \left( A + \sqrt{4c^2\mu sp(b\alpha + \alpha - \mu) + A^2} \right)}{2p(b\alpha + \alpha - \mu)}. \quad (1.20)$$

El resto de la demostración consiste en probar lo siguiente :

(1) Si  $\mu \leq \alpha$  entonces (1.20) satisface las desigualdades (1.16)

(2) Si  $\mu > \alpha$ ,  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ , entonces (1.20) satisface (1.16) si y sólo si  $s > \frac{r(\mu-\alpha)}{\mu}$

Supongamos primero que  $\alpha \geq \mu$ . En este caso es claro que  $c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu) > 0$  para cualquier  $y > 0$ . Por otro lado, también se cumple que  $y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu < 0$  si  $b\alpha - \mu \leq 0$ . Si  $b\alpha - \mu > 0$ , sustituyendo (1.20) en (1.16) y después de algunos cálculos obtenemos que la desigualdad  $y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu < 0$  equivale a

$$(b\alpha - \mu)\sqrt{A^2 + 4\mu ps(\alpha + b\alpha - \mu)} < (b\alpha - \mu)(bar + \alpha p + \mu p - \mu s) + 2\alpha\mu p. \quad (1.21)$$

Es claro que el miembro izquierdo de (1.21) es positivo. El miembro derecho también lo es, pues por hipótesis  $r > s$ , de donde  $bar - \mu s > r(b\alpha - \mu) > 0$ . Se sigue que (1.21) equivale a la desigualdad correspondiente entre los cuadrados de sus miembros, que después de algunas manipulaciones algebraicas sencillas se reduce a

$$b\alpha((r - s)(b\alpha - \mu) + \alpha p) > 0, \quad (1.22)$$

lo que claramente es cierto cuando  $b\alpha - \mu > 0$ .

Ahora supongamos que  $\mu > \alpha$ ,  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ . La misma demostración que en el caso anterior prueba que  $y(b\alpha c - c\mu) - c^2\mu < 0$ . Por otra parte, después de sustituir el valor de  $y$  dado en (1.20), la desigualdad  $c(\alpha - \mu) + y(\alpha + b\alpha - \mu) > 0$  equivale a

$$\sqrt{A^2 + 4\mu ps(\alpha + b\alpha - \mu)} > 2p(\mu - \alpha) - A. \quad (1.23)$$

Si el miembro derecho es menor o igual a cero, se cumple (1.23). Si es positivo, entonces (1.23) equivale a la desigualdad respectiva entre los cuadrados de sus miembros, que a su vez se simplifica como

$$4b\alpha p(r(\alpha - \mu) + \mu s) > 0, \quad (1.24)$$

o equivalentemente

$$s > \frac{r(\mu - \alpha)}{\mu} \quad (1.25)$$

Nótese que cuando  $2p(\mu - \alpha) - A \leq 0$  también se cumple la desigualdad (1.25), por lo que esta es una condición necesaria para que se satisfaga (1.16) en el caso  $\mu > \alpha$ . En efecto, usando el valor de  $A$  dado en (1.19) vemos que

$$bar + p(\mu - \alpha) - \mu s = 2p(\mu - \alpha) - A \leq 0 \quad (1.26)$$

Luego,  $\mu s - bar \geq p(\mu - \alpha) > 0$ , de donde  $\mu s > bar > r(\mu - \alpha)$ . La última desigualdad se debe a que  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$ .

Esto termina la demostración.  $\square$

De la ecuación para  $\dot{z}$  en (1.3) vemos que

$$\dot{z} \geq z \left( \frac{\alpha x}{c + x} - \mu \right). \quad (1.27)$$

Se sigue que si  $x$  es suficientemente grande y  $\alpha > \mu$  entonces  $\dot{z} > 0$ . Es decir, una población suficientemente grande de la clase reproductiva es capaz de sustentar al depredador si  $\alpha > \mu$ . De manera similar, la desigualdad  $b\alpha > \mu$  se puede interpretar como la capacidad del depredador para subsistir alimentándose solo de la clase no reproductiva, y la desigualdad  $\alpha + b\alpha - \mu > 0$  como la capacidad de las dos clases en

conjunto para sustentar al depredador.

La Proposición 1.4 nos dice que si el depredador puede subsistir alimentándose solamente de la clase reproductiva, entonces el modelo tiene un equilibrio de coexistencia. En caso contrario, para que exista dicho equilibrio es necesario que ambas clases en conjunto puedan sustentar al depredador. Además se debe cumplir la desigualdad

$$s > \frac{r(\mu - \alpha)}{\mu}, \quad (1.28)$$

la cual se puede explicar de la siguiente manera: mientras más grande es  $\mu$  respecto de  $\alpha$ , más depende el depredador del consumo de la clase no reproductiva, y esta dependencia se debe compensar con un aumento en la tasa de transferencia de la clase reproductiva a la no reproductiva.

Las coordenadas  $P = (x_*, y_*, z_*)$  del punto de equilibrio se pueden obtener a partir de (1.17), (1.19), (1.20) y de la primera ecuación en (1.9). Sin embargo, para reducir el número de parámetros supondremos que estamos en un escenario en el que es de interés que el equilibrio se tenga en una población dada de la presa. Específicamente, haremos  $x_* = y_* = 1$  y como se vió en la demostración de la proposición anterior, esto determina de manera única al valor de  $z_*$ . Tenemos entonces el siguiente resultado:

**Proposición 1.5** *El punto  $P = (1, 1, (r - s)(c + 1))$  es un equilibrio de coexistencia de (1.3) si y sólo si*

$$p = s - b(r - s), \quad \alpha = \frac{(c + 1)\mu}{b + 1}, \quad b < \frac{s}{r - s}.$$

**Dem.** Los puntos de equilibrio de (1.3) son las soluciones de (1.9). Sustituyendo  $x = y = 1$ , obtenemos

$$\begin{aligned} (r - s)(c + 1) &= z, \\ -((c + 1)(b(r - s) + p - s)) &= 0, \\ (c + 1)(\alpha + \alpha b - (c + 1)\mu) &= 0. \end{aligned} \quad (1.29)$$

A partir de aquí el resultado es inmediato. La desigualdad en la proposición es la condición necesaria y suficiente para que  $p$  sea mayor a cero.  $\square$

Con los valores de  $p$ ,  $\alpha$ , dados por esta proposición el sistema (1.3) se transforma en

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( r - s - \frac{z}{c + x} \right), \\ \dot{y} &= by \left( r - \frac{z}{c + y} \right) + s(x - (b + 1)y), \\ \dot{z} &= \mu z \left( \frac{(c + 1)x}{(b + 1)(c + x)} + \frac{b(c + 1)y}{(b + 1)(c + y)} - 1 \right), \end{aligned} \quad (1.30)$$

con equilibrio en  $P = (1, 1, (r - s)(c + 1))$ . En lo que sigue trabajaremos con este sistema, sujetos a la condición

$$b < \frac{s}{r - s}. \quad (1.31)$$

Esta cota superior para  $b$  tiene una interpretación biológica simple: por la segunda igualdad en (1.29), vemos que si (1.31) no se cumple, de manera que  $b(r - s) - s \geq 0$ , entonces  $\dot{y}(P) < 0$  independientemente del valor de  $p$ . Ahora bien,  $b$  es el cociente de

las tasas de depredación de las clases de la presa, siendo el numerador la tasa correspondiente a la clase no reproductiva. Luego, si el consumo de la clase no reproductiva es grande, su población en  $P$  tiende a decrecer y no habrá equilibrio. Para analizar la estabilidad de  $P$ , escribimos al sistema (1.30) en la forma  $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$  y consideramos la matriz jacobiana

$$Df(P) = \begin{pmatrix} \frac{r-s}{c+1} & 0 & -\frac{1}{c+1} \\ s & \frac{b(r-s)}{c+1} - s & -\frac{b}{c+1} \\ \frac{c\mu(r-s)}{b+1} & \frac{bc\mu(r-s)}{b+1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.32)$$

La traza y determinante de esta matriz son:

$$\begin{aligned} \text{tr } Df(P) &= \frac{r + b(r-s) - s(c+2)}{c+1}, \\ \det Df(P) &= \frac{c\mu(s-r)(cs + s - b(r-s))}{(c+1)^2}. \end{aligned} \quad (1.33)$$

Puesto que la traza de una matriz es la suma de sus valores propios, si  $\text{tr } Df(P) > 0$  entonces  $Df(P)$  tendrá al menos un valor propio con parte real positiva. Esto nos da de manera simple una condición suficiente para que  $P$  sea inestable y de aquí obtenemos el siguiente resultado

**Proposición 1.6** *El punto  $P = (1, 1, (r-s)(c+1))$  es un equilibrio inestable de (1.30) si*

$$\frac{s(c+2) - r}{r-s} < b < \frac{s}{r-s}.$$

La cota superior para  $b$  es la condición (1.31) necesaria para que  $P$  sea un equilibrio de coexistencia. La primera desigualdad equivale a  $\text{tr } Df(P) > 0$ . Como función de  $r$  esta cota inferior es decreciente en el intervalo  $(s, \infty)$ , su gráfica se muestra en la Fig. 1.1. Si la tasa de crecimiento de la clase reproductiva es demasiado grande, es decir  $r \geq s(c+2)$ , el equilibrio será inestable independientemente del valor de  $b$ . Sin embargo, si  $s < r < s(c+2)$ , al menos en principio existe la posibilidad de que el equilibrio sea estable si hacemos que  $b$  sea suficientemente pequeña. Como  $b$  es el cociente de la tasa de depredación de la clase reproductiva entre la clase no reproductiva, esto se puede lograr incrementando la depredación de la clase reproductiva.

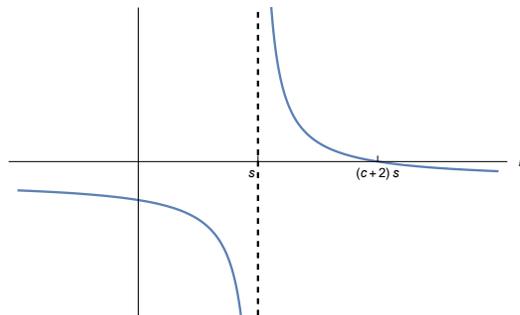


Fig. 1.1: Gráfica de  $\frac{s(c+2)-r}{r-s}$  como función de  $r$ .

Similarmente,  $P$  es inestable cuando  $\det Df(P) > 0$ , es decir, si el producto de los valores propios es positivo. No obstante, con la restricción (1.31) siempre se cumple que  $\det Df(P) < 0$ .

Por otro lado, si todos los valores propios de  $Df(P)$  tienen parte real negativa, entonces  $P$  será estable tanto asintóticamente como en el sentido de Lyapunov [29].

Para simplificar los cálculos posteriores y nuestros resultados, a partir de este momento reduciremos el número de parámetros haciendo  $c = 1$ . La siguiente proposición da condiciones suficientes y necesarias para que los valores propios de  $Df(P)$  tengan parte real negativa cuando  $c = 1$ .

**Proposición 1.7** *El punto de equilibrio de coexistencia  $P = (1, 1, (r - s)(c + 1))$  es un equilibrio estable de (1.30) si se satisfacen las siguientes condiciones:*

$$c = 1, \quad s < r < \left( 1 + 2\sqrt[3]{\frac{2}{3(\sqrt{177} - 9)}} - \frac{\sqrt[3]{\frac{1}{2}(\sqrt{177} - 9)}}{3^{2/3}} \right) s,$$

$$b_* < b < \frac{s}{r - s}, \quad \mu > -\frac{(b + 1)(b^2(r - s)^2 + b(r^2 - 6rs + 5s^2) - 2s(r - 3s))}{2(b^3 + 1)r - 2(b^3 + 2b^2 - 2b + 1)s}$$

donde  $b_*$  es la segunda raíz real del polinomio  $p(\xi) = \xi^3(r - s) - 2\xi^2s + 2\xi s + r - s$ .

**Dem.** El polinomio característico de  $Df(P)$  es

$$p(\lambda) = -\lambda^3 - a_1\lambda^2 - a_2\lambda - a_3, \quad (1.34)$$

con

$$a_1 = \frac{b(r - s) - cs + r - 2s}{c + 1},$$

$$a_2 = \frac{(r - s)(b^2(c(c + 1)\mu + r - s) + b(r - (c + 2)s) + (c + 1)(c\mu - s))}{(b + 1)(c + 1)^2}, \quad (1.35)$$

$$a_3 = \frac{c\mu(r - s)(cs + s - b(r - s))}{(c + 1)^2}.$$

Por el criterio de Routh-Hurwitz [2], todos los valores propios de  $Df(P)$  tienen parte real negativa si y sólo si  $a_1, a_3 > 0$  y  $a_1a_2 - a_3 > 0$ . Se puede verificar que cuando  $c = 1$  estas tres desigualdades equivalen a las condiciones dadas en la proposición.  $\square$

La desigualdad

$$r < \left( 1 + 2\sqrt[3]{\frac{2}{3(\sqrt{177} - 9)}} - \frac{\sqrt[3]{\frac{1}{2}(\sqrt{177} - 9)}}{3^{2/3}} \right) s \approx 1.4534s \quad (1.36)$$

es, pues, una condición necesaria para que los valores propios de  $Df(P)$  tengan parte real negativa, lo que equivale a la estabilidad de  $P$  cuando este es un punto de equilibrio hiperbólico. Luego,  $r$  no puede ser arbitrariamente grande respecto de  $s$  si  $P$  es un punto de equilibrio hiperbólico y estable. Nótese que sin tomar en cuenta la depredación,  $r - s$  es la tasa neta de crecimiento de la clase reproductiva de la presa. Esto sugiere de nueva cuenta que el control del crecimiento de la clase reproductiva juega un rol importante en la estabilidad de los equilibrios.

A continuación analizaremos la bifurcación de órbitas periódicas en nuestro modelo.

## 1.2 Bifurcación de órbitas periódicas

Usaremos el teorema de bifurcación de Hopf [29],[35], como herramienta para estudiar los cambios de estabilidad y la aparición de ciclos límite en una vecindad del punto de equilibrio de coexistencia  $P$ . Como estamos interesados en el efecto de la depredación selectiva en la estabilidad del equilibrio, buscaremos que  $b$  sea el parámetro de bifurcación. Para que esto suceda, es necesario que la matriz  $Df(P)$  tenga un valor propio real y dos valores propios complejos  $\epsilon(b) \pm i\omega(b)$  tales que  $\epsilon(b_0) = 0$ , donde  $b_0$  será el valor de bifurcación.

Nuestra estrategia será la siguiente: Si la matriz jacobiana  $Df(P)$  tuviera valores propios  $\delta, \epsilon \pm i\omega$  con  $\epsilon, \omega \in \mathbb{R}$ , entonces su polinomio característico tendría la forma  $p(\lambda) = (\delta - \lambda)(\epsilon + i\omega - \lambda)(\epsilon - i\omega - \lambda)$ . Igualando coeficientes con el polinomio característico de  $Df(P)$ , obtendremos un sistema de ecuaciones que resolveremos para  $\delta, \epsilon, \omega$ , en términos de los parámetros. Por último, buscaremos condiciones en los parámetros para tener  $\epsilon = 0$  simultáneamente con las restricciones que se tengan hasta el momento. Tomando en cuenta la cota para  $r$  dada en (1.36) y las observaciones subsecuentes, reduciremos el número de parámetros haciendo  $c = 1, s = 3r/4$ . Después de efectuar estas sustituciones en (1.30), nuestro sistema ahora es

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( \frac{r}{4} - \frac{z}{x+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{1}{4}r((b-3)y + 3x) - \frac{byz}{y+1}, \\ \dot{z} &= \mu z \left( \frac{2x}{bx + b + x + 1} + \frac{2by}{by + b + y + 1} - 1 \right), \end{aligned} \tag{1.37}$$

con equilibrio en  $P = (1, 1, r/2)$ . Adicionalmente, la restricción (1.31) se convierte en

$$b < 3. \tag{1.38}$$

Ahora podemos enunciar nuestro siguiente resultado.

**Teorema 1.1** *Si se satisfacen las condiciones*

$$2.2702 < r < 4, \quad \mu = -\frac{(b+1)(r+8)((b-6)r+8)}{r(b^2(r+8) - 5br - 6r + 8)},$$

*entonces el sistema (1.37) tiene una bifurcación de Hopf en el valor de bifurcación*

$$b_0 = \frac{5r-8}{r}.$$

*Existe un ciclo límite inestable en una vecindad de  $P = (1, 1, r/2)$  para valores de  $b$  cercanos a  $b_0$  con  $b < b_0$ .*

**Dem.** Calculamos la matriz jacobiana  $Df(P)$  y resulta

$$Df(P) = \begin{pmatrix} \frac{r}{8} & 0 & -\frac{1}{2} \\ \frac{3r}{4} & \frac{1}{8}(b-6)r & -\frac{b}{2} \\ \frac{\mu r}{4b+4} & \frac{b\mu r}{4b+4} & 0 \end{pmatrix}. \tag{1.39}$$

El polinomio característico de esta matriz es  $p(\lambda) = -\lambda^3 + b_2\lambda^2 + b_1\lambda + b_0$ , donde

$$\begin{aligned} b_0 &= \frac{1}{64}(b-6)\mu r^2, \\ b_1 &= -\frac{r(8(b^2+1)\mu + (b^2-5b-6)r)}{64(b+1)}, \\ b_2 &= \frac{1}{8}(b-5)r. \end{aligned} \tag{1.40}$$

Igualando los coeficientes dados en (1.40) con los del polinomio  $q(\lambda)$  con raíces complejas dado por  $q(\lambda) = (\delta - \lambda)(\epsilon + i\omega - \lambda)(\epsilon - i\omega - \lambda)$ , obtenemos el sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} \frac{1}{64}(b-6)\mu r^2 &= \delta(\omega^2 + \epsilon^2), \\ -\frac{r(8(b^2+1)\mu + (b^2-5b-6)r)}{64(b+1)} &= -2\delta\epsilon - \omega^2 - \epsilon^2, \\ \frac{1}{8}(b-5)r &= \delta + 2\epsilon. \end{aligned} \tag{1.41}$$

La primera ecuación no tiene solución si  $\delta \geq 0$ , pues estamos sujetos a la condición  $b < 3$  dada en (1.38). Reduciremos el número de parámetros fijando  $\delta = -1$ . Sustituyendo  $\delta = -1$  en (1.41) y resolviendo para  $\mu$ ,  $\epsilon$ ,  $\omega$ , se obtiene

$$\begin{aligned} \mu &= -\frac{(b+1)(r+8)((b-6)r+8)}{r(b^2(r+8)-5br-6r+8)}, \\ \epsilon &= \frac{1}{16}((b-5)r+8), \\ \omega &= \frac{1}{16}\sqrt{\frac{b^4(-r^2)(r+8) + b^3r(19r^2+96r-128) + \dots + 2(3r-4)(7r+8)^2}{b^2(r+8)-5br-6r+8}}. \end{aligned} \tag{1.42}$$

Como función de los parámetros,  $\epsilon(r, b)$  se anula cuando

$$b_0 = \frac{5r-8}{r}. \tag{1.43}$$

Por otro lado, tenemos las restricciones  $\mu > 0$ ,  $\omega \in \mathbb{R}$  y (1.38), esto es

$$\mu(r, b) > 0, \quad \omega \in \mathbb{R}, \quad b < 3. \tag{1.44}$$

Las gráficas de  $b_0$ ,  $\mu(r, b_0)$ , como funciones de  $r$  se muestran en la Fig. 1.2.

Tenemos que  $0 < b_0 < 4$  si y sólo si  $8/5 < r < 4$ . Con  $r$  en este intervalo, se cumple que  $b_0$ ,  $\mu(r, b_0)$  son positivos simultáneamente cuando  $r_* < r < 4$ , donde  $r_*$  es la segunda raíz real del polinomio  $p(\xi) = 3\xi^3 - 84\xi^2 + 288\xi - 256$ , aproximadamente

$$4 > r > r_* \approx 2.27016. \tag{1.45}$$

Ya que  $\mu(r, b)$  es una función continua de  $b$ , se sigue que  $\mu$  es positivo en una vecindad de  $b_0$  si  $r$  pertenece al intervalo definido en (1.45). Nótese además que

$$\omega(r, b_0) = \frac{\sqrt{r(r+8)\mu(r, b_0)}}{8}, \tag{1.46}$$

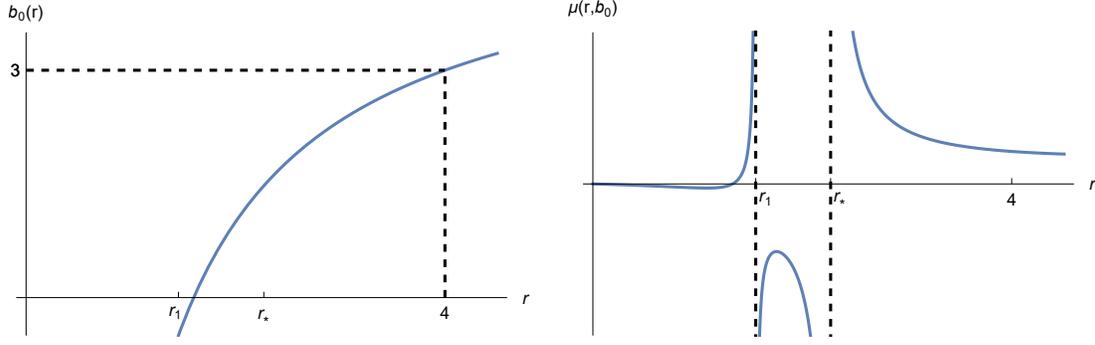


Fig. 1.2: Gráficas de  $b_0(r)$ ,  $\mu(r, b_0)$  como funciones de  $r$ . Si  $r < r_*$  entonces  $b_0, \mu(r, b_0)$  no son positivos simultáneamente.

por lo que  $\omega(r, b_0)$  es real si  $\mu(r, b_0) > 0$ . En conclusión, las condiciones (1.44) se satisfacen en una vecindad de  $b_0$  si y sólo si  $r$  está en el intervalo (1.45).

Más aún, puesto que

$$\left. \frac{\partial \epsilon}{\partial b} \right|_{b_0} = \frac{r}{16} > 0, \quad (1.47)$$

el valor de  $\epsilon$  cambia de negativo a positivo cuando  $b$  pasa por  $b_0$  en la dirección positiva. Por el teorema de Hopf, el sistema tendrá en  $P$  una bifurcación de Hopf subcrítica si

$$\left. \frac{\partial \epsilon}{\partial b} \right|_{b_0} \neq 0, \quad l_1(r, b_0) > 0, \quad (1.48)$$

donde  $l_1(r, b_0)$  es el primer coeficiente de Lyapunov de  $P$ . Ya hemos notado en (1.47) que se cumple la condición de transversalidad. Resta calcular el coeficiente de Lyapunov  $l_1(r, b_0)$  para toda  $r$  en el intervalo (1.47). Para esto, sustituimos en (1.37) los valores de  $\mu, b_0$ , dados en (1.42), (1.43), respectivamente y obtenemos

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( \frac{r}{4} - \frac{z}{x+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{1}{4} r (3x + 2y) + y \left( \frac{8z - 5rz}{ry + r} - 2 \right), \\ \dot{z} &= - \frac{r(r+8)z(r(x(3y-2) + 2y-3) - 4(x+1)(y-1))}{(3r^3 - 84r^2 + 288r - 256)(x+1)(y+1)}. \end{aligned} \quad (1.49)$$

Ahora trasladamos el equilibrio al origen mediante el cambio de coordenadas

$$\tilde{x} = x - 1, \quad \tilde{y} = y - 1, \quad \tilde{z} = z - r/2. \quad (1.50)$$

En estas nuevas coordenadas el sistema toma la forma

$$\begin{aligned} \dot{\tilde{x}} &= \frac{(\tilde{x} + 1)(r\tilde{x} - 4\tilde{z})}{4(\tilde{x} + 2)}, \\ \dot{\tilde{y}} &= \frac{r^2(3\tilde{x}(\tilde{y} + 2) + \tilde{y}(2\tilde{y} - 1)) - 4r(\tilde{y} + 1)(2\tilde{y} + 5\tilde{z}) + 32(\tilde{y} + 1)\tilde{z}}{4r(\tilde{y} + 2)}, \\ \dot{\tilde{z}} &= - \frac{r(r+8)(r+2\tilde{z})(r(3\tilde{x}\tilde{y} + \tilde{x} + 5\tilde{y}) - 4(\tilde{x} + 2)\tilde{y})}{2(3r^3 - 84r^2 + 288r - 256)(\tilde{x} + 2)(\tilde{y} + 2)}. \end{aligned} \quad (1.51)$$

que denotaremos con  $\dot{\tilde{\mathbf{x}}} = g(\tilde{\mathbf{x}})$ . La matriz de la linealización en el origen es

$$Dg(0) = \begin{pmatrix} \frac{r}{8} & 0 & -\frac{1}{2} \\ \frac{3r}{4} & -\frac{r}{8} - 1 & \frac{4}{r} - \frac{5}{2} \\ -\frac{r^3(r+8)}{8(3r^3-84r^2+288r-256)} & -\frac{r^2(r+8)(5r-8)}{8(3r^3-84r^2+288r-256)} & 0 \end{pmatrix} \quad (1.52)$$

y como era de esperarse pues hemos fijado  $b = b_0$  en el sistema (ver (1.43)), sus valores propios son  $-1$  y  $\pm i\omega$  donde

$$\omega = \omega(r, b_0) = \frac{-r(r+8)\sqrt{-9r^4 + 264r^3 - 1200r^2 + 1920r - 1024}}{8(3r^3 - 84r^2 + 288r - 256)} > 0. \quad (1.53)$$

Calcularemos el coeficiente de Lyapunov del flujo en la variedad central. Primero daremos una aproximación de grado 2 de la variedad central, para lo cual elegiremos coordenadas  $(X, Y, Z)$  tales que la parte lineal del sistema sea dada por la matriz

$$\begin{pmatrix} 0 & -\omega & 0 \\ \omega & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}. \quad (1.54)$$

Un vector propio de (1.52) correspondiente al valor propio  $-1$  es

$$\mathbf{c} = \left( \frac{4}{r+8}, \frac{4(r^2 - 32r + 64)}{r^2(r+8)}, 1 \right). \quad (1.55)$$

Por otra parte, las entradas de un vector propio  $\mathbf{u} + i\mathbf{v}$  ( $\mathbf{u}, \mathbf{v} \in \mathbb{R}^3$ ) correspondiente al valor propio  $i\omega$  son

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{-3r^3 + 84r^2 - 288r + 256}{8r^2(4r - 5)}, \\ u_2 &= \frac{3r^3 - 84r^2 + 288r - 256}{8r(20r^2 - 57r + 40)}, \\ u_3 &= 1, \\ v_1 &= \frac{(r+8)\sqrt{-9r^4 + 264r^3 - 1200r^2 + 1920r - 1024}}{8r^2(4r - 5)}, \\ v_2 &= \frac{(31r - 48)\sqrt{-9r^4 + 264r^3 - 1200r^2 + 1920r - 1024}}{8r(20r^2 - 57r + 40)}, \\ v_3 &= 0. \end{aligned} \quad (1.56)$$

Sea  $Q$  la matriz cuyas columnas son  $(\mathbf{v}, \mathbf{u}, \mathbf{c})$ . Luego del cambio de coordenadas  $\mathbf{X} = Q^{-1}\tilde{\mathbf{x}}$ , la matriz de la parte lineal del sistema será (1.54). Escribiremos al sistema así obtenido en la forma diagonal

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} \dot{X} \\ \dot{Y} \end{pmatrix} &= M \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} + F(X, Y, Z) \\ \dot{Z} &= -Z + G(X, Y, Z) \end{aligned} \quad (1.57)$$

con

$$M = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.58)$$

Las reglas de correspondencia de  $F, G$ , son algo complicadas y ocupan cada una fácilmente más de una página. Por claridad en la exposición las omitiremos y en adelante haremos lo mismo con otras expresiones que pudieran entorpecer la lectura de la tesis.

Ahora supongamos que  $Z = h(X, Y)$  define localmente a la variedad central. Derivando respecto de  $t$ , se tiene por (1.57) y la regla de la cadena que  $h$  debe satisfacer la igualdad

$$Dh(X, Y)\left(M \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} + F(X, Y, h(X, Y))\right) + h(X, Y) - G(X, Y, h(X, Y)) = 0. \quad (1.59)$$

Consideremos la aproximación cuadrática de la variedad central como la siguiente función

$$h(X, Y) = AX^2 + BXY + CY^2 \quad (1.60)$$

Después de sustituir en el miembro izquierdo de (1.59), lo desarrollamos como serie de potencias de  $X, Y$  hasta grado 2. Igualando a cero los coeficientes obtenemos un sistema de ecuaciones que se resuelve para  $A, B, C$ , dando como solución

$$\begin{aligned} A &= \frac{3240r^{14} + \dots + 1634235056128r - 352187318272}{46080r^{13} + \dots + 3843995729920r - 858993459200}, \\ B &= \frac{(3969r^{11} + \dots + 6979321856)\sqrt{-1024 + \dots - 9r^4}}{23040r^{13} + \dots - 429496729600}, \\ C &= \frac{3240r^{14} + \dots + 94489280512}{46080r^{13} + \dots - 858993459200}. \end{aligned} \quad (1.61)$$

El flujo en la variedad central es definido por la ecuación

$$\begin{pmatrix} \dot{X} \\ \dot{Y} \end{pmatrix} = M \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} + F(X, Y, h(X, Y)). \quad (1.62)$$

Hacemos el cambio a coordenadas polares  $X = R \cos \theta$ ,  $Y = R \sin \theta$  y desarrollamos la ecuación  $\dot{R}/\dot{\theta}$  como serie de potencias de  $R$ , para nuestros fines basta con desarrollar hasta el grado 3,

$$\frac{dR}{d\theta} = c_2(\theta)R^2 + c_3(\theta)R^3 + O(R^4). \quad (1.63)$$

Por otro lado, la solución de esta ecuación con condición inicial  $R(0) = R_0$  admite la expansión

$$\varphi(\theta, R_0) = v_1(\theta)R_0 + v_2(\theta)R_0^2 + v_3(\theta)R_0^3 + O(R_0^4), \quad (1.64)$$

donde además la condición inicial implica que se cumplen las igualdades

$$v_1(0) = 1, \quad v_i(0) = 0 \text{ si } i > 1. \quad (1.65)$$

Nótese que el valor de la función de retorno de Poincaré (sobre el rayo  $\theta = 0$ ) en  $R_0$  es igual a  $\varphi(2\pi, R_0)$ . Por definición, el primer coeficiente de Lyapunov es  $d'''(0)$  donde  $d(R_0)$  es la función desplazamiento dada por

$$d(R_0) = \varphi(2\pi, R_0) - R_0 = (v_1(2\pi) - 1)R_0 + v_2(2\pi)R_0^2 + v_3(2\pi)R_0^3 + O(R_0^4). \quad (1.66)$$

Esta serie debe coincidir con la serie de Taylor de  $d$  alrededor del cero

$$d(R_0) = d'(0)R_0 + \frac{d''(0)}{2!}R_0^2 + \frac{d'''(0)}{3!}R_0^3 + \dots \quad (1.67)$$

Se sigue que el coeficiente de Lyapunov es

$$d'''(0) = 6v_3(2\pi). \quad (1.68)$$

Sustituyendo (1.64) en ambos miembros de (1.63) y derivando término a término obtenemos

$$\frac{dv_1}{d\theta}R_0 + \frac{dv_2}{d\theta}R_0^2 + \dots = c_2(\theta)(v_1^2(\theta)R_0^2 + 2v_1(\theta)v_2(\theta)R_0^3 + \dots) + c_3(\theta)(\dots) + \dots \quad (1.69)$$

Igualando coeficientes se obtiene la sucesión de problemas de valor inicial

$$\begin{aligned} \frac{dv_1}{d\theta} &= 0, & v_1(0) &= 1, \\ \frac{dv_2}{d\theta} &= c_2(\theta)v_1^2(\theta), & v_2(0) &= 0, \\ \frac{dv_3}{d\theta} &= 2c_2(\theta)v_1(\theta)v_2(\theta) + c_3(\theta)v_1^3(\theta), & v_3(0) &= 0, \end{aligned} \quad (1.70)$$

los cuales se pueden resolver recursivamente como ecuaciones diferenciales lineales. De esta manera llegamos a la siguiente expresión para el coeficiente de Lyapunov

$$l_1(r, b_0) = 6v_3(2\pi) = \frac{6\pi(243r^{15} + \dots - 274877906944)\sqrt{-9r^4 + \dots - 1024}}{6912r^{17} + \dots + 5497558138880r^3}. \quad (1.71)$$

La gráfica de  $l_1(r, b_0)$  en el intervalo (1.45) y en un subintervalo se muestra en la Fig.1.3.

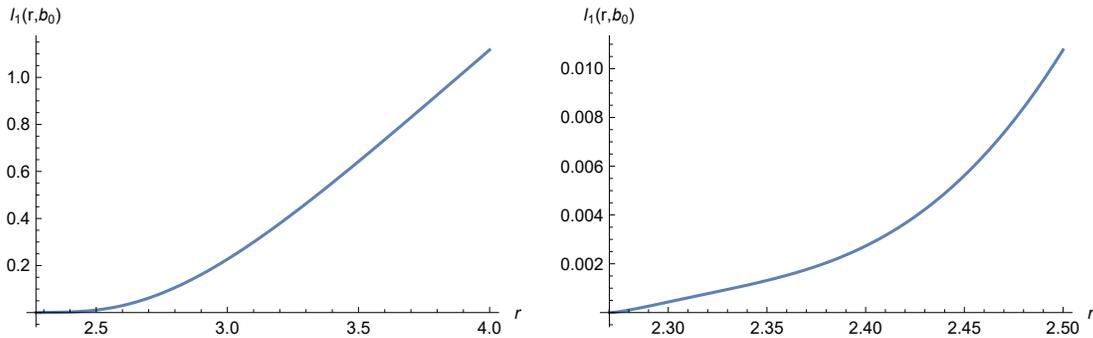


Fig. 1.3: Gráfica del primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(r, b_0)$ .

Como  $l_1$  es positivo la bifurcación de Hopf es subcrítica. La demostración está completa.  $\square$

El Teorema 1.1 nos da una región en el espacio de parámetros en la cual el equilibrio pierde estabilidad al incrementar  $b$ , lo que se puede lograr disminuyendo la tasa de depredación de la clase reproductiva. Cuando  $b < b_0$ , el equilibrio es estable y existe un ciclo límite inestable en una vecindad de  $P$ . Si decrece la eficiencia de la depredación

de la clase reproductiva, de manera que  $b \geq b_0$ , entonces el equilibrio se vuelve inestable y desaparece la órbita periódica, generándose oscilaciones de amplitud creciente en las poblaciones.

A continuación mostramos algunos resultados numéricos para el sistema (1.37) con el valor de  $\mu$  dado en el Teorema 1.1 y  $r = 3$ . Después de efectuar estas sustituciones, obtenemos el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( \frac{3}{4} - \frac{z}{x+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{3}{4}((b-3)y + 3x) - \frac{byz}{y+1}, \\ \dot{z} &= -\frac{11(3b-10)z(b(x+1)(y-1) + (x-1)(y+1))}{3(11b^2 - 15b - 10)(x+1)(y+1)}, \end{aligned} \quad (1.72)$$

donde el punto de equilibrio es  $P = (1, 1, 3/2)$  y el valor de bifurcación es  $b_0 = 7/3$ . Consideremos primero el caso  $b < b_0$ , para lo cual hacemos  $b = 69/30$ . La linealización del sistema en  $P$  está dada por la matriz

$$\begin{pmatrix} \frac{3}{8} & 0 & -\frac{1}{2} \\ \frac{9}{4} & -\frac{111}{80} & -\frac{23}{20} \\ \frac{1705}{2738} & \frac{7843}{5476} & 0 \end{pmatrix}, \quad (1.73)$$

y sus valores propios son

$$-1, \quad \frac{-37 \pm i\sqrt{49961951}}{5920}, \quad (1.74)$$

por lo que  $P$  es estable, como era de esperarse. El retrato de algunas soluciones con condiciones iniciales en la vecindad de  $P$  se muestra en la Fig. 1.4.

Las soluciones en gris entran rápidamente a un plano que pasa por  $P$ , para después oscilar alrededor de y acercándose a  $P$ . Las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 1.5

La solución en azul también se aproxima al mismo plano y luego oscila alrededor de  $P$ , pero alejándose de este. En la Fig. 1.6 se exhiben las líneas de tiempo de esta solución.

Sobre dicho plano, en la frontera entre ambos comportamientos se encuentra el ciclo límite inestable (en negro en la Fig. 1.4) cuya existencia demostramos en el Teorema 1.1. Las líneas de tiempo de una solución muy cercana al ciclo se muestran en la Fig. 1.7.

Para ilustrar el comportamiento cuando  $b \geq b_0$  fijamos  $b = 71/30$  en (1.72). En este caso la matriz de la parte lineal del sistema en  $P$  es

$$\begin{pmatrix} \frac{3}{8} & 0 & -\frac{1}{2} \\ \frac{9}{4} & -\frac{109}{80} & -\frac{71}{60} \\ \frac{14355}{29002} & \frac{67947}{58004} & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.75)$$

Los valores propios de esta matriz son

$$-1, \quad \frac{1}{160} \pm \frac{1}{160}i\sqrt{\frac{421410019}{14501}}, \quad (1.76)$$

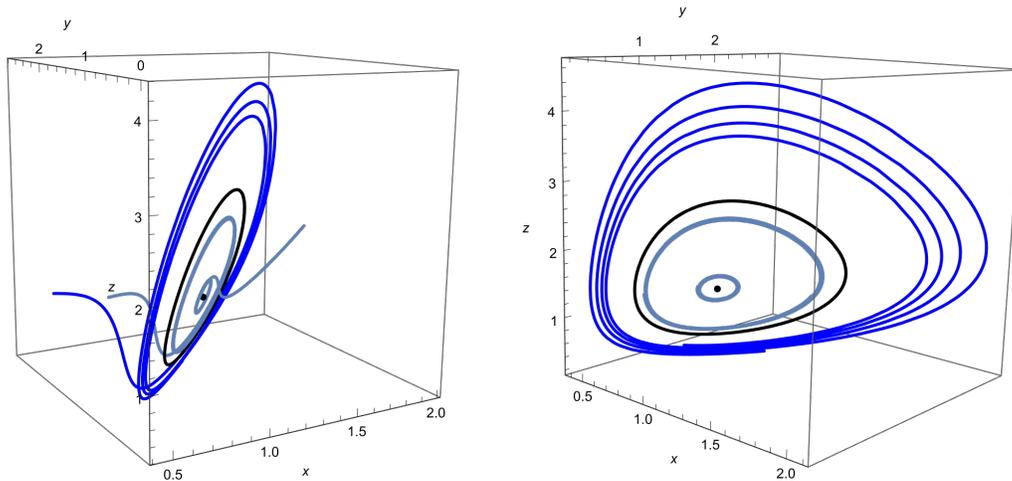


Fig. 1.4: Dos perspectivas del retrato del sistema (1.72) en una vecindad de  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

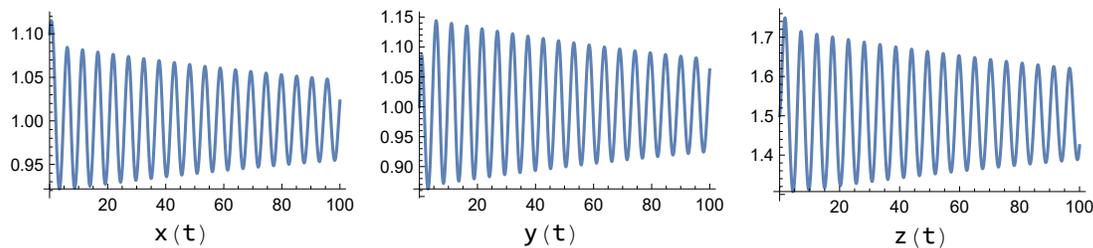


Fig. 1.5: Líneas de tiempo de una solución de (1.72) acercándose a  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

de manera que el equilibrio es ahora inestable.

Las soluciones con condición inicial cercana a  $P$  se aproximan a un plano por  $P$  y después exhiben oscilaciones de amplitud creciente, en apariencia no acotadas. El retrato de una de estas soluciones y sus líneas de tiempo se muestran en la Fig. 1.8 y en la Fig. 1.9 respectivamente.

Los resultados en esta sección sugieren que al menos bajo ciertas condiciones, la estabilidad de los equilibrios depende en cierta medida de poder controlar el crecimiento de la clase reproductiva. Este control se puede lograr por medio del depredador, si la depredación de la clase reproductiva es suficientemente eficiente. Sin embargo, existe la posibilidad de que se presenten oscilaciones no acotadas de las poblaciones si esta depredación no es suficientemente eficiente. Esto es algo a tomar en cuenta al considerar la introducción de un depredador en un ecosistema como herramienta para el control de poblaciones.

Los resultados que exponemos en la siguiente sección, donde incluiremos una hipótesis adicional en nuestro modelo, apuntan en la misma dirección, aunque como veremos, se presentan nuevos comportamientos en adición a los aquí mostrados.

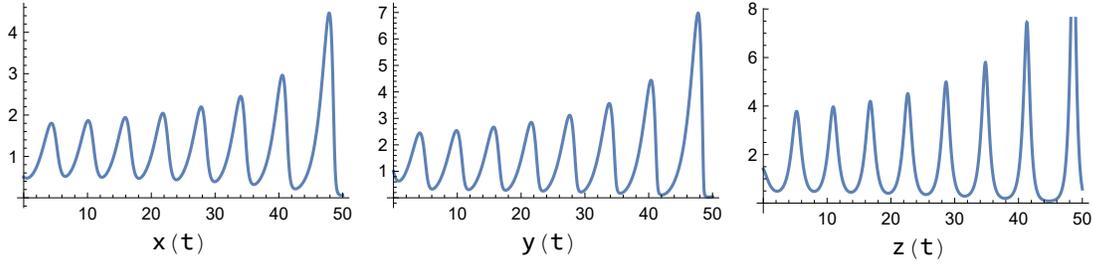


Fig. 1.6: Líneas de tiempo de una solución de (1.72) alejándose de  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

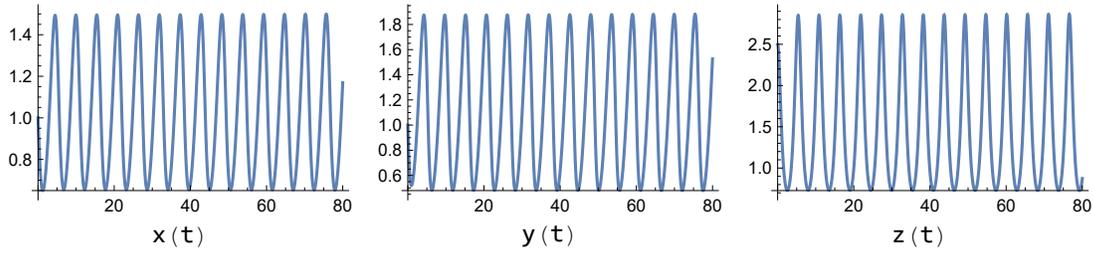


Fig. 1.7: Líneas de tiempo de una solución de (1.72) muy próxima al ciclo límite. Caso  $b < b_0$ .

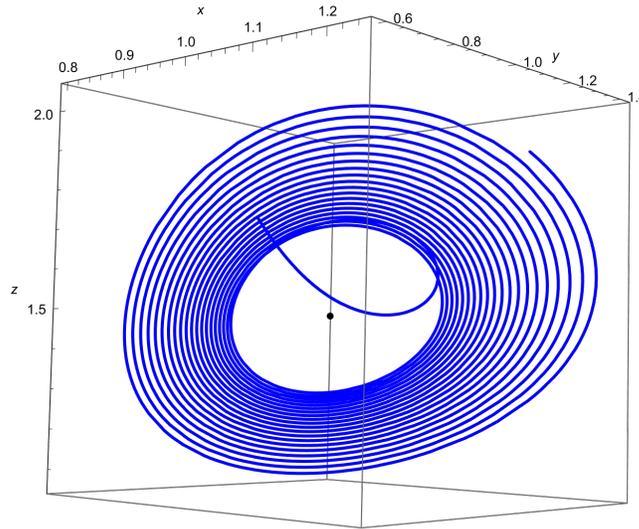


Fig. 1.8: Retrato de una solución representativa del comportamiento en una vecindad de  $P$ . La amplitud de las oscilaciones crece junto con  $t$ . Caso  $b > b_0$ .

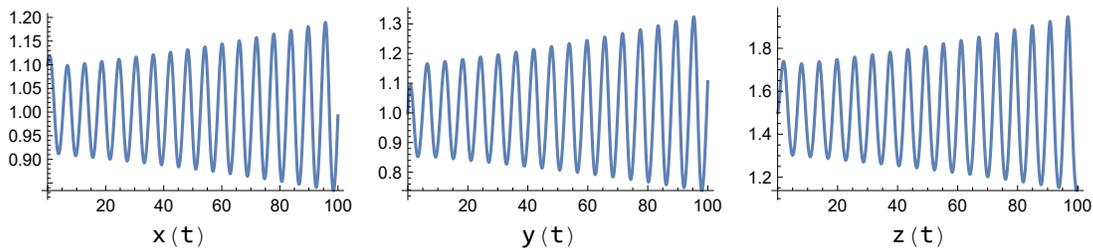


Fig. 1.9: Líneas de tiempo de la solución mostrada en la Fig. 1.8. Caso  $b > b_0$ .

## 2 Caso II. Interferencia en la depredación

En este caso mantenemos la hipótesis de crecimiento exponencial en la clase reproductiva de la presa, pero modificamos las respuestas funcionales para modelar una interferencia de cada clase en la depredación de la otra. Consideramos el modelo

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r - s - \frac{az}{c + x + y} \right), \\ \dot{y} &= sx - py - \frac{byz}{c + x + y}, \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha ax}{c + x + y} + \frac{\alpha by}{c + x + y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{2.1}$$

restringido a la region  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 : x, y, z \geq 0\}$ . Todos los parámetros son positivos con la condición adicional  $r > s$ , y su interpretación es como sigue:

- ◇  $a, b$ , son las tasas máximas de depredación de las clases reproductiva y no reproductiva de la presa respectivamente
- ◇  $r$  es la tasa intrínseca de crecimiento de la clase reproductiva de la presa
- ◇  $s$  es la tasa de transferencia de la clase reproductiva a la no reproductiva
- ◇  $c$  es una constante de saturación
- ◇  $p$  es la tasa de mortalidad de la clase no reproductiva
- ◇  $\alpha$  es una medida del valor nutritivo de la presa
- ◇  $\mu$  es la tasa de mortalidad del depredador

Cuando  $y = 0$  en la ecuación para  $\dot{x}$ , la función  $f(x, y) = ax/(c + x + y)$ , que modela la tasa de depredación de  $x$ , se reduce a una respuesta funcional de Holling tipo II. Similarmente,  $g(x, y) = by/(c + x + y)$  se reduce a una respuesta funcional de Holling tipo II en ausencia de  $x$ . Nótese que las derivadas parciales de estas funciones satisfacen

$$\frac{\partial f}{\partial y} = -\frac{ax}{(c + x + y)^2} < 0, \quad \frac{\partial g}{\partial x} = -\frac{by}{(c + x + y)^2} < 0,\tag{2.2}$$

lo que interpretamos como una interferencia de cada clase en la depredación de la otra. Haciendo el cambio de coordenadas  $X = x, Y = y, Z = az$ , tenemos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{X} &= X \left( r - s - \frac{Z}{c + X + Y} \right), \\ \dot{Y} &= sX - pY - \frac{\frac{b}{a}YZ}{c + X + Y}, \\ \dot{Z} &= Z \left( \frac{\alpha aX}{c + X + Y} + \frac{\alpha a\frac{b}{a}Y}{c + X + Y} - \mu \right).\end{aligned}\tag{2.3}$$

Renombrando  $X, Y, Z, b/a, \alpha a$ , como  $x, y, z, b, \alpha$ , respectivamente, obtenemos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r - s - \frac{z}{c + x + y} \right), \\ \dot{y} &= sx - py - \frac{byz}{c + x + y}, \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha x}{c + x + y} + \frac{b\alpha y}{c + x + y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{2.4}$$

donde  $b$  representa al cociente de las tasas de depredación. En lo sucesivo trabajaremos con este sistema.

Comencemos por notar que las soluciones de (2.4) con condiciones iniciales en  $\mathbb{R}_+^3$  permanecen en esta región para  $t \geq 0$ .

**Proposición 2.1** *El octante  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 : x, y, z \geq 0\}$  es invariante positivo bajo el flujo definido por (2.4).*

**Dem.** El resultado se sigue del comportamiento del campo vectorial asociado al sistema. En efecto, puesto que  $\dot{x} = 0$  cuando  $x = 0$ , el plano  $x = 0$  es invariante respecto al flujo determinado por (2.4). Análogamente, el plano  $z = 0$  es invariante. Finalmente,  $\dot{y} \geq 0$  si  $y = 0$  ( $\dot{y} > 0$  si  $y = 0, x > 0$ ), por lo que en este plano el campo vectorial apunta hacia el interior de  $\mathbb{R}_+^3$ .  $\square$

Nótese también que dado que  $x$  crece exponencialmente en ausencia de  $z$ , no todas las soluciones de (2.4) son acotadas. Al igual que en el capítulo 1, el caso en el que  $\alpha + b\alpha - \mu < 0$  nos da un ejemplo extremo en el que la población de la presa tiende a infinito para todas las soluciones con condiciones iniciales en el interior de  $\mathbb{R}_+^3$ . Analizaremos a continuación la existencia de las soluciones de equilibrio.

## 2.1 Puntos de equilibrio

Es inmediato comprobar que  $O = (0, 0, 0)$  es un punto de equilibrio de (2.4). De hecho, la linealización del sistema en  $(0, 0, 0)$  es idéntica a la del modelo analizado en el capítulo 1, de manera que se trata de un punto silla.

**Proposición 2.2** *El punto  $(0, 0, 0)$  es un punto silla de (2.4) con dos valores propios negativos.*

**Dem.** La matriz jacobiana del sistema en  $(0, 0, 0)$  es

$$\begin{pmatrix} r - s & 0 & 0 \\ s & -p & 0 \\ 0 & 0 & -\mu \end{pmatrix},\tag{2.5}$$

cuyos valores propios son  $-p, r - s, -\mu$ . Como los parámetros son positivos y  $r > s$  se tiene el resultado.  $\square$

Al igual que en el capítulo 1, en este modelo también tenemos que el único equilibrio en el que alguna de las coordenadas es cero es el origen.

**Proposición 2.3** *Si  $P$  es un punto de equilibrio de (2.4) y alguna de sus coordenadas es cero, entonces  $P = (0, 0, 0)$ .*

**Dem.** Supongamos que  $P$  es de la forma  $(0, y, z)$ . Sustituyendo  $x = 0$  en la expresión para  $\dot{y}$  e igualando a cero obtenemos

$$0 = -py - \frac{byz}{c+x+y} = y \left( \frac{byz}{c+x+y} \right). \quad (2.6)$$

La igualdad anterior implica que  $y = 0$ . Sustituyendo  $x = y = 0$  en la igualdad  $\dot{z} = 0$  se tiene que

$$-\mu z = 0, \quad (2.7)$$

por lo que se debe cumplir  $z = 0$ . Análogamente se demuestra el resultado cuando  $P$  es de la forma  $(x, 0, z)$  o  $(x, y, 0)$ .  $\square$

Recordemos que un punto de equilibrio es llamado de coexistencia si todas sus coordenadas son positivas. Respecto a la existencia y unicidad de los puntos de equilibrio de coexistencia del sistema tenemos el siguiente resultado.

**Proposición 2.4** *El sistema (2.4) tiene un punto de equilibrio de coexistencia si y sólo si se cumple alguna de las siguientes condiciones:*

$$(i) \quad \mu > b\alpha, \quad \frac{\mu - \alpha}{b\alpha - \mu} > \frac{s}{p + b(r - s)},$$

$$(ii) \quad \mu < b\alpha, \quad \frac{\mu - \alpha}{b\alpha - \mu} < \frac{s}{p + b(r - s)},$$

$$(iii) \quad \mu = b\alpha, \quad b < 1.$$

Equivalentemente, (2.4) tiene un equilibrio de coexistencia si y sólo si

$$(iv) \quad \mu - \alpha < \frac{s}{p + b(r - s)}(b\alpha - \mu).$$

En cualquiera de los casos anteriores el punto de equilibrio de coexistencia es único.

**Dem.** Los puntos de equilibrio de coexistencia de (2.4) son las soluciones positivas del sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} r - s - \frac{z}{c+x+y} &= 0, \\ sx - py - \frac{byz}{c+x+y} &= 0, \\ \frac{\alpha x}{c+x+y} + \frac{b\alpha y}{c+x+y} - \mu &= 0, \end{aligned} \quad (2.8)$$

o equivalentemente

$$\begin{aligned} (r - s)(c + x + y) &= z, \\ (sx - py)(c + x + y) - byz &= 0, \\ \alpha x + b\alpha y - \mu(c + x + y) &= 0. \end{aligned} \quad (2.9)$$

Supongamos primero que  $b\alpha \neq \mu$ . Sustituyendo  $z$  en la segunda ecuación y resolviendo para  $y$  las dos últimas ecuaciones de (2.9), vemos que las coordenadas  $x, y$ , de un punto de equilibrio están determinadas por la intersección en el plano  $xy$  de las rectas

$$\begin{aligned} y &= \frac{sx}{p + b(r - s)}, \\ y &= \frac{\mu - \alpha}{b\alpha - \mu}x + \frac{c\mu}{b\alpha - \mu}. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Llamemos  $l_1, l_2$ , a este par de rectas. Nótese que cualquier solución positiva  $(x, y)$  de (2.10) determina de manera única las coordenadas  $(x, y, z)$  de un punto de equilibrio de coexistencia, donde el valor de  $z$  se obtiene a partir de la primera ecuación en (2.9). Por lo anterior, para demostrar la proposición cuando  $b\alpha \neq \mu$ , basta con dar condiciones suficientes y necesarias para que las rectas se intersecten en el primer cuadrante.

Ahora bien,  $l_1$  es una recta que pasa por el origen con pendiente positiva, pues  $r > s$ . Por otra parte, la ordenada al origen de  $l_2$  es distinta de cero. Luego,  $l_1, l_2$  se intersectan en el primer cuadrante si y sólo si se cumple una de las siguientes condiciones: o la ordenada de  $l_2$  es negativa y su pendiente es mayor que la pendiente de  $l_1$ , o la ordenada de  $l_2$  es positiva y su pendiente es menor que la de  $l_1$ . Estas son respectivamente las condiciones (i), (ii), en el enunciado de la proposición.

Supongamos ahora que  $b\alpha = \mu$ . Después de sustituir  $\mu$  en la tercera ecuación de (2.9), esta se convierte en

$$\alpha x(1 - b) - b\alpha c = 0. \quad (2.11)$$

Es claro que la ecuación (2.11) tiene una solución positiva  $x$  si y sólo si se satisface (iii).

Finalmente, razonando por casos se demuestra fácilmente que la condición (iv) equivale a que se satisfaga alguna de las condiciones (i) – (iii).  $\square$

Cuando  $y = 0$ , la ecuación para  $\dot{z}$  en (2.4) es

$$\dot{z} = z \left( \frac{\alpha x}{c + x} - \mu \right). \quad (2.12)$$

Se sigue que si  $\alpha - \mu > 0$ , entonces en ausencia de la clase no reproductiva el depredador puede subsistir alimentándose de la clase reproductiva, siempre y cuando la población de esta última sea suficientemente grande. Similarmente se puede interpretar la desigualdad  $b\alpha - \mu > 0$  para la clase no reproductiva en ausencia de la clase reproductiva. Con estas interpretaciones, la condición

$$\mu - \alpha < \frac{s}{p + b(r - s)}(b\alpha - \mu), \quad (2.13)$$

en la Proposición 2.4, nos deja ver algunas diferencias con respecto al modelo (1.3) analizado en el capítulo anterior.

Por ejemplo, para que (1.3) tenga un equilibrio de coexistencia, basta con que el depredador pueda subsistir alimentándose solamente de la clase reproductiva.

En cambio, si en (2.4) sólo la clase reproductiva es capaz por sí misma de sustentar al depredador, entonces también es necesario limitar la tasa  $s$  de transferencia a la clase no reproductiva, cuyo aprovechamiento por parte del depredador no es suficiente para que este sobreviva, y que además interfiere con la depredación de la clase reproductiva. Para ver esto, nótese que ambos miembros de (2.13) son negativos cuando  $\mu - \alpha < 0$ ,  $b\alpha - \mu < 0$ , pues el factor

$$\frac{s}{p + b(r - s)} \quad (2.14)$$

es una función de  $s$  creciente y positiva en el intervalo  $0 < s < r$  (Fig. 2.1), por lo que  $s$  debe ser suficientemente pequeña para que se satisfaga (2.13). Alternativamente, se puede satisfacer la condición (2.13) incrementando  $b$ , que es el cociente de la tasa de depredación de la clase no reproductiva entre la tasa de depredación de la clase reproductiva. Así, el equilibrio también se puede alcanzar aumentando la eficiencia de la depredación sobre la clase no reproductiva, lo que no sólo conlleva un mayor aprovechamiento de este recurso por parte del depredador, sino que reduce la interferencia en la depredación de la otra clase.

De manera similar, se observa que si ambas clases son suficientemente nutritivas para

sustentar al depredador, entonces el sistema tiene un equilibrio de coexistencia independientemente de la tasa de transferencia. El depredador puede compensar la interferencia comiéndose a la clase causante de ella.

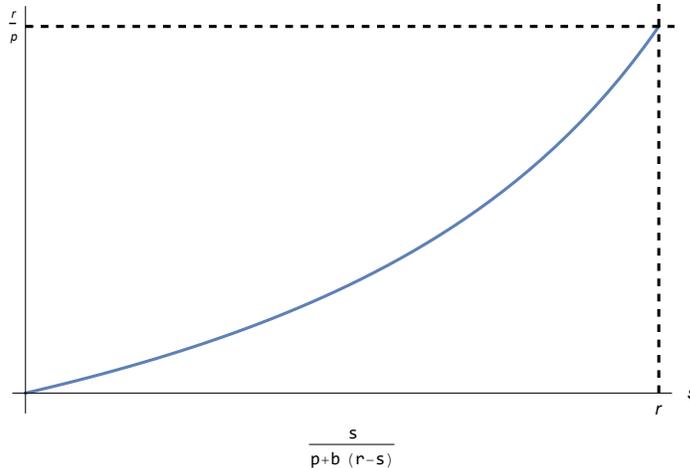


Fig. 2.1: Gráfica de  $\frac{s}{p+b(r-s)}$  como función de  $s$  en el intervalo  $(0, r)$ .

Al igual que en el capítulo anterior, supondremos que las coordenadas del punto de equilibrio son de la forma  $P = (1, 1, z_*)$ . Además de reducir el número de parámetros, esto nos permitirá comparar los modelos en una vecindad de un equilibrio en circunstancias similares. La siguiente proposición da las condiciones necesarias y suficientes para que esto suceda.

**Proposición 2.5** *El punto  $P = (1, 1, (r - s)(c + 2))$  es un equilibrio de coexistencia de (2.4) si y sólo si*

$$p = s - b(r - s), \quad \alpha = \frac{(c + 2)\mu}{b + 1}, \quad b < \frac{s}{r - s}.$$

**Dem.** Los puntos de equilibrio de (2.4) son las soluciones de (2.9). Haciendo  $x = y = 1$ , obtenemos

$$\begin{aligned} (r - s)(c + 2) &= z, \\ (s - p)(c + 2) - bz &= 0, \\ (\alpha + b\alpha) - \mu(c + 2) &= 0. \end{aligned} \tag{2.15}$$

Después de sustituir  $z$  en la segunda ecuación y efectuar una factorización se obtiene el sistema

$$\begin{aligned} (r - s)(c + 2) &= z, \\ (c + 2)(s - p - b(r - s)) &= 0, \\ (\alpha + b\alpha) - \mu(c + 2) &= 0. \end{aligned} \tag{2.16}$$

Resolviendo para  $p$  la segunda de estas ecuaciones y la tercera para  $\alpha$  se sigue el resultado. La desigualdad  $b < s/(r - s)$  es la condición necesaria para que  $p = s - b(r - s)$  sea positivo.  $\square$

Sustituyendo en (2.4) los valores de  $p$ ,  $\alpha$ , dados en la Proposición 2.5, se obtiene el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( -\frac{z}{c+x+y} + r - s \right), \\ \dot{y} &= by \left( r - \frac{z}{c+x+y} \right) + s(x - (b+1)y), \\ \dot{z} &= \frac{\mu z (c(b(y-1) + x - 1) - (b-1)(x-y))}{(b+1)(c+x+y)},\end{aligned}\tag{2.17}$$

con equilibrio en  $P = (1, 1, (r-s)(c+2))$  y sujeto a la restricción

$$b < \frac{s}{r-s}.\tag{2.18}$$

Denotemos a este sistema como  $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$  y consideremos la matriz jacobiana

$$Df(P) = \begin{pmatrix} \frac{r-s}{c+2} & \frac{r-s}{c+2} & -\frac{1}{c+2} \\ \frac{b(r-s)}{c+2} + s & \frac{b(r-s)}{c+2} - s & -\frac{b}{c+2} \\ \frac{\mu(-b+c+1)(r-s)}{b+1} & \frac{\mu(bc+b-1)(r-s)}{b+1} & 0 \end{pmatrix}.\tag{2.19}$$

La traza y el determinante de esta matriz son respectivamente

$$\begin{aligned}tr Df(P) &= \frac{(b+1)r - s(b+c+3)}{c+2}, \\ det Df(P) &= \frac{c\mu s(s-r)}{c+2}.\end{aligned}\tag{2.20}$$

Como la traza de una matriz es la suma de sus valores propios, si  $tr Df(P) > 0$  entonces al menos uno de los tres valores propios de  $Df(P)$  tendrá parte real positiva, de donde  $P$  será inestable. Se llega a la misma conclusión si el producto de los valores propios es positivo, es decir si  $det Df(P) > 0$ .

Es claro que  $det f(P) < 0$ , pues por hipótesis los parámetros son positivos y  $r > s$ . Por otra parte, la traza si puede ser positiva. La primera desigualdad en la siguiente proposición equivale a  $tr Df(P) > 0$ , la segunda es la condición (2.18) necesaria para que  $P$  sea un equilibrio de coexistencia. La demostración es trivial y la omitiremos.

**Proposición 2.6** *El punto  $P = (1, 1, (r-s)(c+2))$  es un equilibrio inestable de (2.17) si*

$$\frac{s(c+3) - r}{r-s} < b < \frac{s}{r-s}.$$

La Proposición 2.6 se puede interpretar de la misma manera que la Proposición 1.6. Si la tasa de crecimiento de la clase reproductiva es demasiado grande el equilibrio es inestable. Pero si  $s < r < s(c+3)$ , entonces es posible *a priori* lograr que el equilibrio sea estable aumentando la tasa de depredación de dicha clase.

Respecto a la estabilidad del equilibrio, también tenemos otro resultado.

**Proposición 2.7** *Supongamos que*

$$c = 1, \quad b < \frac{s}{r-s}, \quad \mu > \frac{2b^2rs - 2b^2s^2 + 4brs - 10bs^2 + 2rs - 8s^2}{2b^3r - 2b^3s - 6b^2s + 9bs + 2r - 5s}, \quad (2.21)$$

*y que además se satisface alguna de las siguientes condiciones:*

$$(i) \quad r < \frac{5s}{2}, \quad b < b_1,$$

$$(ii) \quad r < \frac{3s}{2}, \quad b_2 < b,$$

*donde  $b_1, b_2$  son las primeras dos raíces reales del polinomio*

$$q(\xi) = \xi^3(2r - 2s) + 2r - 6\xi^2s + 9\xi s - 5s.$$

*Entonces el punto  $P = (1, 1, (2+c)(r-s))$  es un equilibrio estable del sistema (2.17)*

**Dem.** Consideremos la matriz  $Df(P)$  dada en (2.19). Es un resultado conocido, debido a Lyapunov (ver por ejemplo [29]), que si todos los valores propios de  $Df(P)$  tienen parte real negativa, entonces  $P$  es estable. Usaremos el criterio de Routh-Hurwitz [2] para encontrar condiciones suficientes y necesarias para que los valores propios de  $Df(P)$  tengan parte real negativa. El polinomio característico de esta matriz es  $p(\lambda) = -\lambda^3 - a_1\lambda^2 - a_2\lambda - a_3$ , where

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{s(b+c+3) - (b+1)r}{c+2}, \\ a_2 &= \frac{(r-s)(\mu(b^2(c+1) - 2b+c+1) - 2(b+1)s)}{(b+1)(c+2)}, \\ a_3 &= \frac{c\mu s(r-s)}{c+2}. \end{aligned} \quad (2.22)$$

Por el criterio de Routh-Hurwitz, todos los valores propios de (2.19) tienen parte real negativa si y sólo si  $a_1, a_3 > 0$  y  $a_1a_2 - a_3 > 0$ . En este punto es posible dar un conjunto de condiciones en los parámetros equivalente a las desigualdades anteriores, sujetas a la condición de existencia (2.18). Para simplificar las expresiones resultantes y los cálculos que haremos en la siguiente sección, fijaremos  $c = 1$ , reduciendo de nueva cuenta el número de parámetros. El enunciado de la proposición muestra las condiciones así obtenidas.  $\square$

Las cotas para  $r$  en la proposición anterior, muestran que al igual que en el caso I, en este modelo  $r$  tampoco puede ser demasiado grande respecto de  $s$  si  $P$  es un punto de equilibrio hiperbólico y estable. En la siguiente sección veremos como la depredación, al ser un mecanismo de control del crecimiento de la clase reproductiva, puede influir en la estabilidad de los equilibrios.

## 2.2 Bifurcación de órbitas periódicas

En esta sección daremos condiciones para que nuestro modelo exhiba una bifurcación de Hopf con parámetro de bifurcación  $b$ .

Primero, reduciremos el número de parámetros haciendo  $c = 1, s = 3r/4$ . Podemos ver que estas son las mismas simplificaciones que hicimos en el modelo del capítulo

anterior. Después de efectuar estas sustituciones, el sistema (2.17) se convierte en

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( \frac{r}{4} - \frac{z}{x+y+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{1}{4}r((b-3)y+3x) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= -\frac{\mu z(b(x-2y+1) - 2x+y+1)}{(b+1)(x+y+1)},\end{aligned}\tag{2.23}$$

con un equilibrio en  $P = (1, 1, 3r/4)$ . Por otro lado, la condición (2.18) toma la forma más simple

$$b < 3.\tag{2.24}$$

Ahora enunciaremos nuestro resultado.

**Teorema 2.1** *Si se cumplen las condiciones*

$$\mu = \frac{2(b+1)(2(b-8)r - 3r^2 + 24)}{r(-8b^2 + b(3r+8) + 3r-8)},$$

y

$$3/2 < r < r_1 \approx 1.5642 \quad \text{ó} \quad 1.8409 \approx r_2 < r < 12/5,$$

entonces el sistema (2.23) tiene una bifurcación de Hopf cuando  $b = b_0$ , donde

$$b_0 = \frac{4(2r-3)}{r}.$$

*Existe un punto  $r_*$  en el intervalo  $3/2 < r < r_1$  tal que la bifurcación es supercrítica si  $3/2 < r < r_*$  y subcrítica si  $r_* < r < r_1$ .*

*En el intervalo  $r_2 < r < 12/5$  la bifurcación es subcrítica.*

*En el caso de la bifurcación supercrítica, en una vecindad de  $P$  existe un ciclo límite estable para valores de  $b$  cercanos a  $b_0$  con  $b > b_0$ . En la bifurcación subcrítica, el ciclo límite existe para  $b < b_0$  y es inestable.*

**Dem.** La matriz jacobiana  $Df(P)$  está dada por

$$Df(P) = \begin{pmatrix} \frac{r}{12} & \frac{r}{12} & -\frac{1}{3} \\ \frac{1}{12}(b+9)r & \frac{1}{12}(b-9)r & -\frac{b}{3} \\ -\frac{(b-2)\mu r}{4(b+1)} & \frac{(2b-1)\mu r}{4(b+1)} & 0 \end{pmatrix},\tag{2.25}$$

con polinomio característico  $p(\lambda) = -\lambda^3 + b_2\lambda^2 + b_1\lambda + b_0$ , donde

$$\begin{aligned}b_0 &= -\frac{\mu r^2}{16}, \\ b_1 &= \frac{1}{24}r \left( 3r - \frac{4(b^2 - b + 1)\mu}{b+1} \right), \\ b_2 &= \frac{1}{12}(b-8)r.\end{aligned}\tag{2.26}$$

Si  $Df(P)$  tuviera valores propios  $\delta, \epsilon \pm i\omega$  con  $\epsilon, \omega \in \mathbb{R}$ , entonces su polinomio característico sería  $q(\lambda) = (\delta - \lambda)(\epsilon + i\omega - \lambda)(\epsilon - i\omega - \lambda)$ . Igualando coeficientes se tienen las ecuaciones

$$\begin{aligned} -\frac{\mu r^2}{16} &= \delta(\omega^2 + \epsilon^2), \\ \frac{1}{24}r \left( 3r - \frac{4(b^2 - b + 1)\mu}{b+1} \right) &= -2\delta\epsilon - \omega^2 - \epsilon^2, \\ \frac{1}{12}(b-8)r &= \delta + 2\epsilon. \end{aligned} \quad (2.27)$$

Nótese que este sistema no tiene solución si  $\delta \geq 0$ , pues  $\mu$  debe ser positivo. Haciendo  $\delta = -1$  y resolviendo para  $\mu, \epsilon, \omega$ , obtenemos

$$\begin{aligned} \mu &= \frac{2(b+1)(2(b-8)r - 3r^2 + 24)}{r(-8b^2 + b(3r+8) + 3r - 8)}, \\ \epsilon &= \frac{1}{24}((b-8)r + 12), \\ \omega &= \frac{1}{24} \sqrt{\frac{(3b^3 - 45b^2 + 360b + 408)r^3 + \dots + (-1152b^2 + 1152b - 1152)}{8b^2 - b(3r+8) - 3r + 8}}. \end{aligned} \quad (2.28)$$

Como función de los parámetros,  $\epsilon(r, b)$  se anula en

$$b_0 = 4(2r - 3)/r. \quad (2.29)$$

Más aún, un cálculo simple muestra que

$$\left. \frac{\partial \epsilon}{\partial b} \right|_{b_0} = \frac{r}{24}, \quad (2.30)$$

por lo que el valor de  $\epsilon$  cambia de signo (de negativo a positivo) cuando  $b$  atraviesa  $b_0$  en dirección positiva.

Por otra parte, se debe tener  $\mu > 0, \omega \in \mathbb{R}$  y (2.24). Estas condiciones se satisfacen en una vecindad de  $b_0$  si  $r$  está en alguno de los intervalos

$$3/2 < r < r_1 \quad \text{ó} \quad r_2 < r < 12/5, \quad (2.31)$$

donde  $r_1, r_2$ , son las primeras dos raíces del polinomio  $9r^3 - 164r^2 + 480r - 384$ . Estas son aproximadamente

$$r_1 \approx 1.5643, \quad r_2 \approx 1.8408. \quad (2.32)$$

Las gráficas de  $b_0(r), \mu(r, b_0)$  se muestran en la Fig. 2.2. Nótese que como  $\omega(r, b_0) = \sqrt{r^2 \mu(r, b_0)}/4$ , se tiene que  $\omega(r, b_0)$  es real si  $\mu(r, b_0) > 0$ .

Por el teorema de Hopf, se tendrá la bifurcación de un ciclo límite en una vecindad del punto de equilibrio si

$$\left. \frac{\partial \epsilon}{\partial b} \right|_{b_0} \neq 0, \quad l_1(r, b_0) \neq 0, \quad (2.33)$$

donde  $l_1(r, b_0)$  es el primer coeficiente de Lyapunov de  $P$ .

Ya hemos verificado en (2.30) que se cumple la primera de estas condiciones. Ahora calcularemos  $l_1(r, b_0) = l_1(r)$  para toda  $r$  en los intervalos (2.31). Primero, hacemos  $b = b_0$  en (2.23) y reemplazamos  $\mu$  con la expresión obtenida en (2.28), evaluada en  $b_0$ . Después movemos el equilibrio al origen mediante el cambio de coordenadas

$$\tilde{x} = x - 1, \quad \tilde{y} = y - 1, \quad \tilde{z} = z - 3r/4. \quad (2.34)$$

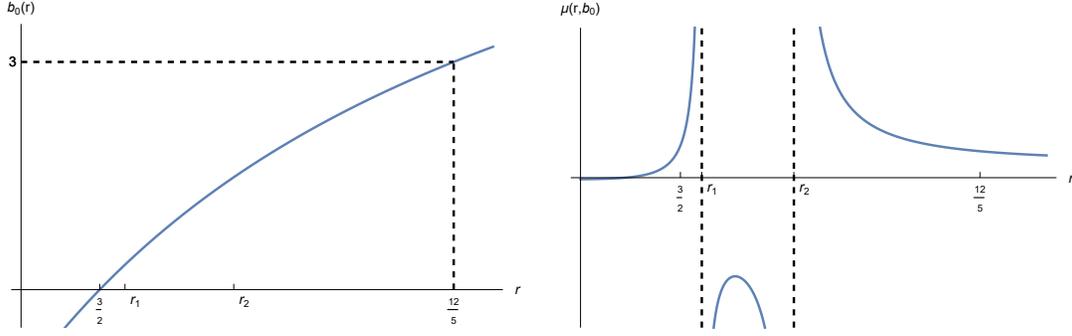


Fig. 2.2: Gráficas de  $b_0(r)$ ,  $\mu(r, b_0)$ , como funciones de  $r$ . Ambas son positivas en los intervalos  $(3/2, r_1)$  y  $(r_2, 12/5)$ .

En estas nuevas coordenadas, tenemos el sistema

$$\begin{aligned}
 \dot{\tilde{x}} &= \frac{(\tilde{x} + 1)(r(\tilde{x} + \tilde{y}) - 4\tilde{z})}{4(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)}, \\
 \dot{\tilde{y}} &= \frac{r^2(\tilde{x}(8\tilde{y} + 17) + 3\tilde{x}^2 + \tilde{y}(5\tilde{y} - 1))}{4r(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)} \\
 &\quad - \frac{4r(\tilde{y} + 1)(3\tilde{x} + 3\tilde{y} + 8\tilde{z}) + 48(\tilde{y} + 1)\tilde{z}}{4r(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)}, \\
 \dot{\tilde{z}} &= \frac{3r^2(4\tilde{z} + 3r)(2(r - 2)\tilde{x} + (8 - 5r)\tilde{y})}{2(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384)(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)}.
 \end{aligned} \tag{2.35}$$

Para calcular el primer coeficiente de Lyapunov, usaremos una fórmula descrita en [35]. Primero escribiremos el sistema (2.35) como  $\dot{\mathbf{X}} = F(\mathbf{X})$ , donde las coordenadas  $\mathbf{X} = (X, Y, Z)$  se eligen de manera que la matriz jacobiana  $DF(0)$  tenga la forma

$$DF(0) = \begin{pmatrix} 0 & \omega & 0 \\ -\omega & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}, \tag{2.36}$$

con  $\omega > 0$ . Para hacer este cambio de coordenadas, representemos al sistema (2.35) como  $\dot{\tilde{\mathbf{x}}} = f(\tilde{\mathbf{x}})$ . La matriz correspondiente a la linealización en el origen es

$$Df(0) = \begin{pmatrix} \frac{r}{12} & \frac{r}{12} & -\frac{1}{3} \\ \frac{17r}{12} - 1 & -\frac{r}{12} - 1 & \frac{4}{r} - \frac{8}{3} \\ \frac{3(r-2)r^3}{9r^3 - 164r^2 + 480r - 384} & \frac{3(8-5r)r^3}{2(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384)} & 0 \end{pmatrix}. \tag{2.37}$$

Los valores propios de  $Df(0)$  son  $-1, \pm i\omega$ , donde el valor positivo de  $\omega$  es

$$\omega = -\frac{r^2 \sqrt{-\frac{81r^4}{2} + 792r^3 - 3144r^2 + 4608r - 2304}}{18r^3 - 328r^2 + 960r - 768}, \tag{2.38}$$

pues  $r$  está restringida a los intervalos (2.31). Un vector propio correspondiente a  $-1$  es

$$\mathbf{c} = \left\{ \frac{2(3r-4)}{3r^2}, \frac{6r^2-64r+96}{3r^3}, 1 \right\}, \quad (2.39)$$

mientras que las entradas de un vector propio complejo  $\mathbf{u} + i\mathbf{v}$  ( $\mathbf{u}, \mathbf{v} \in \mathbb{R}^3$ ) correspondiente a  $i\omega$  son

$$\begin{aligned} u_1 &= -\frac{(5r-8)(9r^3-164r^2+480r-384)}{r(401r^3-1692r^2+2400r-1152)}, \\ u_2 &= -\frac{2(r-2)(9r^3-164r^2+480r-384)}{r(401r^3-1692r^2+2400r-1152)}, \\ u_3 &= 1, \\ v_1 &= \frac{(7r^2+48r-96)\sqrt{-\frac{9r^4}{2}+88r^3-\frac{1048r^2}{3}+512r-256}}{r(401r^3-1692r^2+2400r-1152)}, \\ v_2 &= \frac{(83r^2-192r+96)\sqrt{-\frac{9r^4}{2}+88r^3-\frac{1048r^2}{3}+512r-256}}{r(401r^3-1692r^2+2400r-1152)}, \\ v_3 &= 0. \end{aligned} \quad (2.40)$$

Tomando estos vectores como columnas, formamos la matriz  $Q = (\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{c})$ . El cambio de coordenadas  $\mathbf{X} = Q^{-1}\tilde{\mathbf{x}}$  lleva la parte lineal del sistema a la forma deseada. Luego,  $l_1$  está dado por la expresión

$$\begin{aligned} l_1 &= \frac{3\pi}{4\omega} \left( \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X^3} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X \partial Y^2} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial X^2 \partial Y} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial Y^3} \right) \Big|_{(0,0,0)} \\ &\quad + \frac{3\pi}{4\omega^2} \left( -\frac{\partial^2 F_1}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_1}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X \partial Y} \right. \\ &\quad \left. - \frac{\partial^2 F_1}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_1}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial Y^2} \right) \Big|_{(0,0,0)}, \end{aligned} \quad (2.41)$$

donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X^3} &= \frac{\partial^3 F_1}{\partial X^3} + 3 \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial X} (D1D1), \\ \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X \partial Y^2} &= \frac{\partial^3 F_1}{\partial X \partial Y^2} + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial Y} (D1D2) + \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial X} (D2D2), \\ \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial X^2 \partial Y} &= \frac{\partial^3 F_2}{\partial X^2 \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial Y} (D1D1) + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial X} (D1D2), \\ \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial Y^3} &= \frac{\partial^3 F_2}{\partial Y^3} + 3 \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial Y} (D2D2), \\ D1D1 &= \frac{1}{\Delta} \left( \omega \frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \frac{\partial F_3}{\partial Z} - 2\omega^2 \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} \left( \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 + 2\omega^2 \right) \right) \end{aligned} \quad (2.42)$$

$$\begin{aligned}
D1D2 &= \frac{1}{\Delta} \left( -\frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 - \omega \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} \frac{\partial F_3}{\partial Z} + \omega \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right) \quad (2.43) \\
D2D2 &= \frac{1}{\Delta} \left( -2\omega \frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \frac{\partial F_3}{\partial Z} - 2\omega^2 \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} \left( \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 + 2\omega^2 \right) \right) \\
\Delta &= \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^3 + 4\omega^2 \frac{\partial F_3}{\partial Z}.
\end{aligned}$$

Después de un largo cálculo de rutina, obtenemos la siguiente expresión para el primer coeficiente de Lyapunov como función de  $r$

$$\begin{aligned}
l_1(r) &= N/D, \\
N &= -\pi \left( -9r^3 + 164r^2 - 480r + 384 \right)^2 \left( 15795r^{11} - 380079r^{10} \right. \\
&\quad + 814626r^9 + 12202824r^8 - 64408576r^7 + 26179840r^6 \\
&\quad + 601552384r^5 - 2062510080r^4 + 3227713536r^3 \\
&\quad \left. - 2688417792r^2 + 1118306304r - 169869312 \right), \quad (2.44) \\
D &= 12\sqrt{6r^2 \sqrt{-27r^4 + 528r^3 - 2096r^2 + 3072r - 1536}} \\
&\quad (9r^5 - 12r^4 - 72r^3 + 1312r^2 - 3840r + 3072) \\
&\quad (401r^3 - 1692r^2 + 2400r - 1152) \\
&\quad (9r^5 - 12r^4 - 18r^3 + 328r^2 - 960r + 768).
\end{aligned}$$

En la Fig. 2.3 mostramos la gráfica de  $l_1(r)$  para  $r$  en los intervalos (2.31). El signo del coeficiente de Lyapunov determina el tipo de bifurcación de que se trata, de acuerdo con el enunciado de la proposición.

El punto  $r_*$  en donde se anula  $l_1(r)$  es la cuarta raíz real del polinomio  $5265r^{10} + \dots + 42467328$ , aproximadamente

$$r_* \approx 1.5180. \quad (2.45)$$

Con el método de el capítulo anterior, hemos aproximado la variedad central por medio de una función de la forma

$$Z = h(X, Y) = AX^2 + BXY + CY^2 + DX^3 + EX^2Y + FXY^2 + GY^3, \quad (2.46)$$

para después calcular el segundo coeficiente de Lyapunov  $l_2(r_*, b_0)$ . El valor obtenido es

$$l_2(r_*, b_0) = -3.19783 \times 10^{31}. \quad (2.47)$$

Esto sugiere que cuando  $r = r_*$ ,  $b = b_0$ , ocurre una bifurcación de Bautin en  $P$  (ver el capítulo de antecedentes para la definición). En dado caso, en el plano  $rb$  habrá una región delimitada por dos curvas que se intersectan en  $(r_*, b_0)$ , tal que para  $r, b$  en dicha región, existirán dos ciclos límite en una vecindad de  $P$ , uno estable y el otro inestable.  $\square$

Ahora presentaremos una exploración numérica del sistema (2.23) para valores fijos de los parámetros. Primero sustituiremos  $\mu$  por la expresión dada en el Teorema 2.1 y tomaremos  $r = 151/100$ , que se encuentra en el intervalo  $3/2 < r < r_*$ , en donde la bifurcación de Hopf es supercrítica. Para  $b \leq b_0$  tendremos un equilibrio estable, y cuando  $b$  sea mayor que  $b_0$  el equilibrio será inestable y existirá un ciclo límite estable

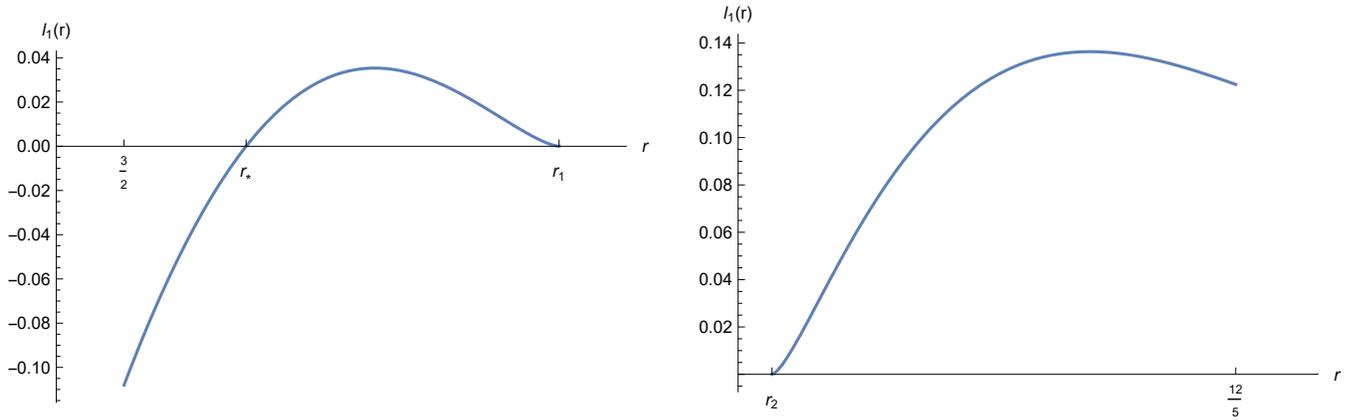


Fig. 2.3: El primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(r, b_0)$ .

en una vecindad de  $P$ . Con este valor de  $r$ , el sistema obtenido es

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( \frac{151}{400} - \frac{z}{x+y+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{151}{400} ((b-3)y + 3x) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= \frac{2(30200b - 70003)z(b(x-2y+1) - 2x+y+1)}{151(800b^2 - 1253b + 347)(x+y+1)}, \end{aligned} \quad (2.48)$$

las coordenadas del punto de equilibrio son  $P = (1, 1, 453/400)$  y el valor de bifurcación es  $b_0 = 8/151$ . Sea  $b = 7/151$ , de manera que  $b < b_0$ . En este caso, los valores propios de la linealización en  $P$  son

$$-1, \quad -\frac{1}{2400} \pm \frac{i\sqrt{\frac{8897262999701}{3313363}}}{2400}, \quad (2.49)$$

por lo que el equilibrio es en efecto estable. En la Fig. 2.4 se muestra el retrato de algunas soluciones en la vecindad de  $P$ . Todas entran a una superficie que asemeja a un plano por  $P$  y después oscilan sobre dicha superficie, alrededor de y acercándose a  $P$ . Las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 2.5

Para ilustrar el caso en el que  $b > b_0$ , haremos  $b = 10/151$ . Los valores propios de la linealización de (2.48) en  $P$  en este caso son

$$-1, \quad -\frac{1}{1200} \pm \frac{i\sqrt{\frac{4493448395977}{6099917}}}{1200}, \quad (2.50)$$

de manera que el equilibrio ha perdido estabilidad. En la Fig. 2.6 se exhibe el retrato de tres soluciones en una vecindad de  $P$ . Las tres oscilan sobre una superficie muy parecida a un plano por  $P$ . La solución en gris se acerca a  $P$ . Las oscilaciones de la solución en negro son de amplitud creciente, pero esto es apenas perceptible pues esta solución es muy cercana al ciclo límite. La solución en azul se aleja del equilibrio. Las líneas de tiempo de estas soluciones se muestran en las figuras 2.7, 2.8, 2.9, respectivamente.

En los intervalos  $(r_*, r_1)$ ,  $(r_2, 12/5)$  se tiene el mismo comportamiento que en el modelo del capítulo anterior. Ilustraremos este comportamiento tomando  $r = 19/10$

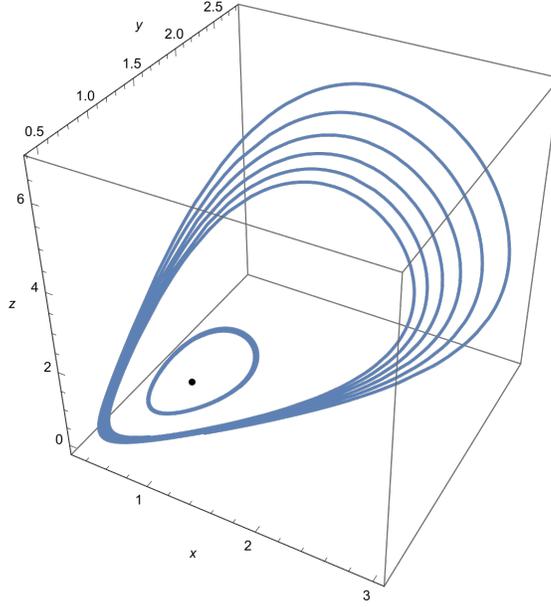


Fig. 2.4: Las soluciones de (2.48) se aproximan a  $P$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Caso  $b < b_0$

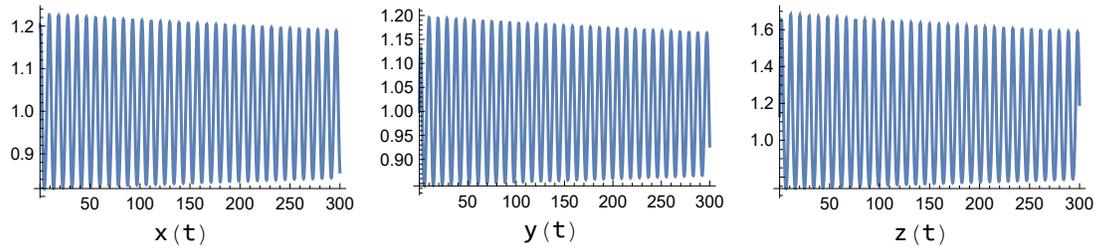


Fig. 2.5: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.48) acercándose a  $P$ . Caso  $b < b_0$

en (2.23). Después de sustituir  $\mu$  por el valor dado en el Teorema 2.1 el sistema obtenido es

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( \frac{19}{40} - \frac{z}{x+y+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{19}{40}((b-3)y + 3x) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= \frac{2(380b - 1723)z(b(x-2y+1) - 2x+y+1)}{19(80b^2 - 137b + 23)(x+y+1)}. \end{aligned} \quad (2.51)$$

Para este valor de  $r$ , el valor de bifurcación es  $b_0 = 32/19$  y el punto de equilibrio tiene coordenadas  $P = (1, 1, 57/40)$ . Fijamos  $b = 31/19$ , de manera que  $b < b_0$ . Los valores propios de la linealización en  $P$  son

$$-1, \quad -\frac{1}{240} \pm \frac{1}{240} i \sqrt{\frac{143345431}{449}}, \quad (2.52)$$

de manera que  $P$  es estable. De acuerdo con el Teorema 2.1, debe haber un ciclo límite inestable en una vecindad de  $P$ . En la Fig. 2.10 mostramos el retrato de tres soluciones

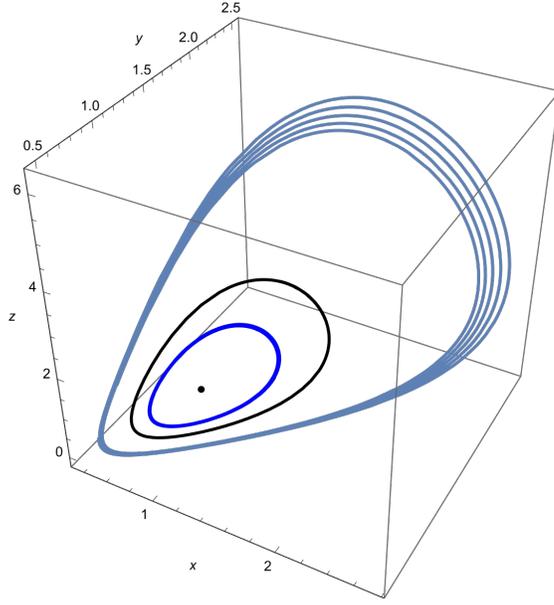


Fig. 2.6: Soluciones de (2.48) oscilando alrededor de  $P$ . Caso  $b > b_0$

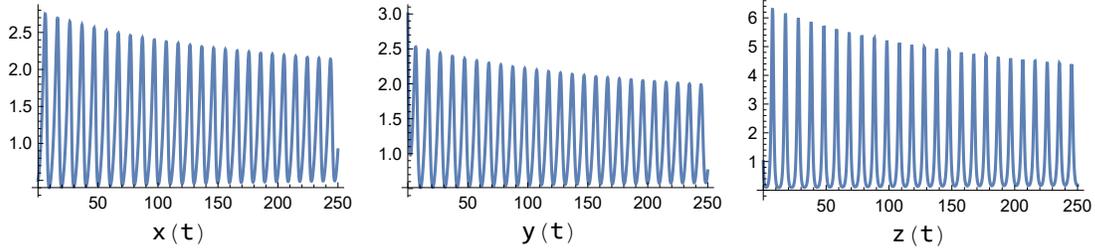


Fig. 2.7: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.48) acercándose a  $P$  y al ciclo límite. Caso  $b > b_0$

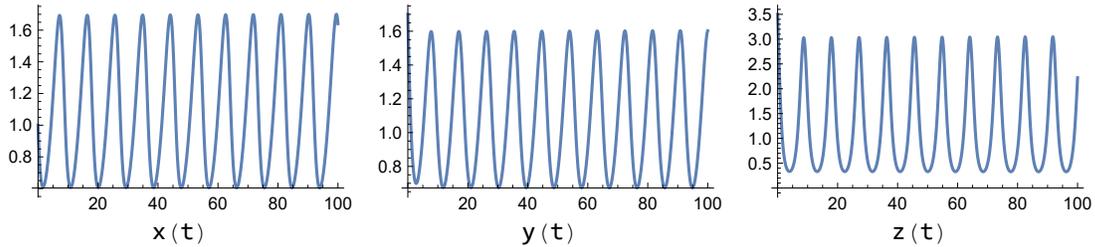


Fig. 2.8: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.48) muy cercana al ciclo límite. Caso  $b > b_0$

de (2.51) con condiciones iniciales cercanas a  $P$ . La solución en gris oscila acercándose a  $P$  (Fig. 2.11), mientras que la solución en azul se aleja de  $P$  (Fig. 2.12). Las líneas de tiempo de una solución muy próxima a el ciclo límite (en negro en la Fig. 2.10) se muestran en la Fig. 3.

Cuando  $b \geq b_0$ , las soluciones de (2.51) entran a una variedad muy parecida a un plano que pasa por  $P$ , para después presentar oscilaciones en apariencia no acotadas, alejándose del equilibrio. Ilustramos este comportamiento con  $b = 33/19$ . En este caso

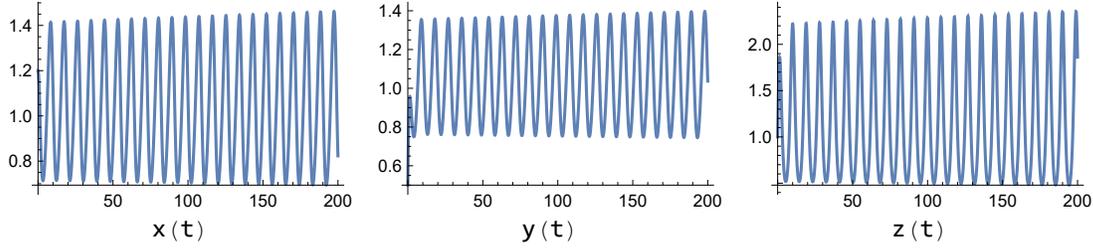


Fig. 2.9: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.48) alejándose de  $P$  y acercándose al ciclo límite. Caso  $b > b_0$

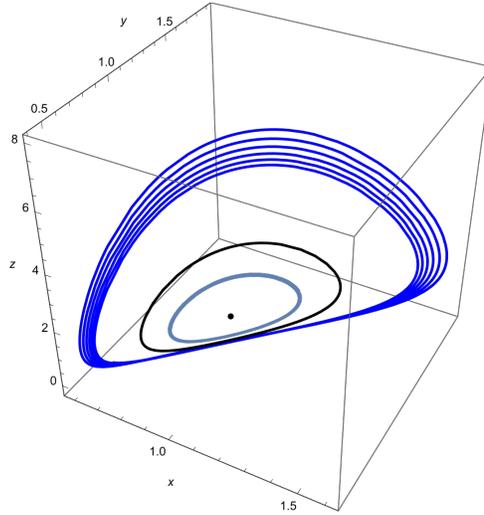


Fig. 2.10: Retrato fase del sistema (2.51) en una vecindad del equilibrio  $P = (1, 1, 57/40)$ . Caso  $b < b_0$

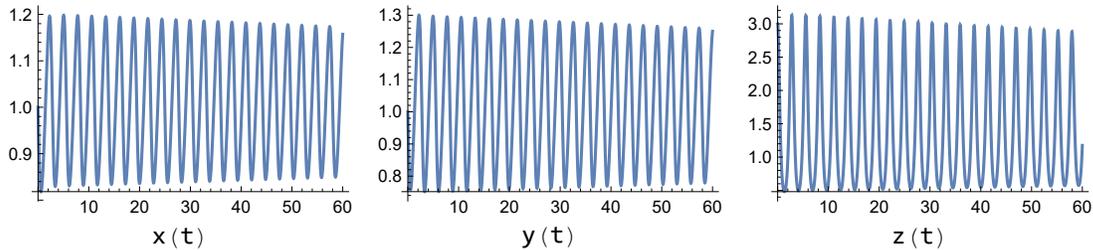


Fig. 2.11: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.51) aproximándose a  $P$ . Caso  $b < b_0$

los valores propios de la linealización en  $P$  son

$$-1, \quad \frac{1}{240} - \frac{1}{240}i\sqrt{\frac{359181067}{2381}}, \quad \frac{1}{240} + \frac{1}{240}i\sqrt{\frac{359181067}{2381}}. \quad (2.53)$$

La Fig. 2.14 muestra un par de trayectorias representativas de las soluciones de (2.51) con condición inicial cerca de  $P$ . Estas exhiben las oscilaciones antes mencionadas. Las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 2.15.

Al igual que en el capítulo anterior, los resultados en este capítulo muestran que la depredación puede contribuir a la estabilidad de los equilibrios, siempre y cuando la

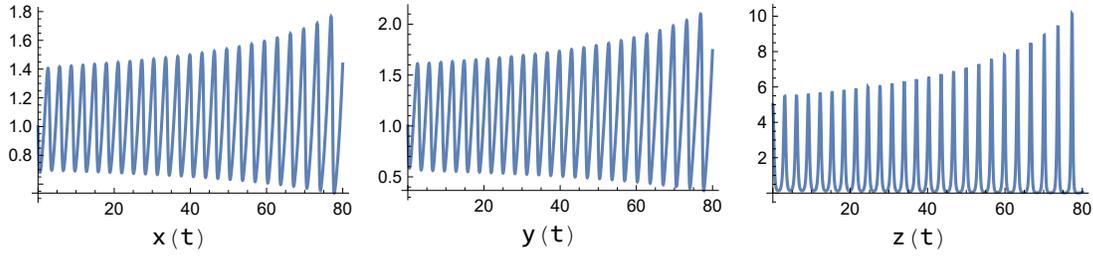


Fig. 2.12: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.51) alejándose de  $P$ . Caso  $b < b_0$

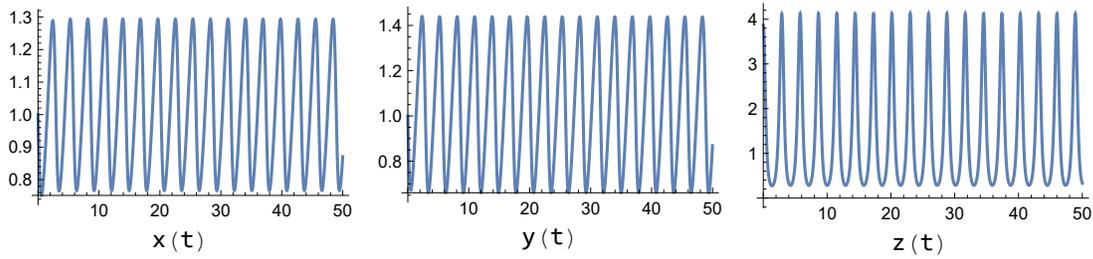


Fig. 2.13: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de una solución de (2.51) cercana al ciclo límite. Caso  $b < b_0$

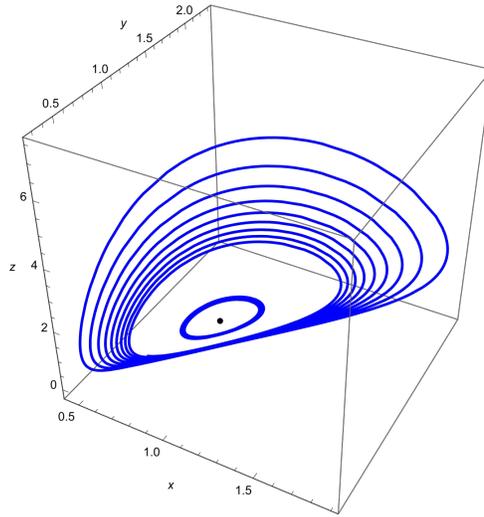


Fig. 2.14: Retrato del sistema (2.51) en una vecindad de  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

tasa de depredación sobre la clase reproductiva sea suficientemente grande. Por otra parte, la pérdida de eficiencia en la depredación de dicha clase conduce a una pérdida de estabilidad. Sin embargo, en este modelo hemos observado un nuevo escenario en el que esta pérdida de estabilidad es menos drástica que en el modelo del capítulo 1, esto es, cuando se tiene una bifurcación de Hopf subcrítica. Cuando la bifurcación de Hopf es supercrítica, antes de la bifurcación tenemos un equilibrio estable  $P$  y una órbita periódica en la vecindad de  $P$ , que desaparece cuando el equilibrio pierde estabilidad. Más aún, las soluciones cercanas a  $P$  eventualmente abandonan la vecindad de este, presentando oscilaciones de amplitud creciente. En el caso de la bifurcación subcrítica, cuando el equilibrio pierde estabilidad se genera

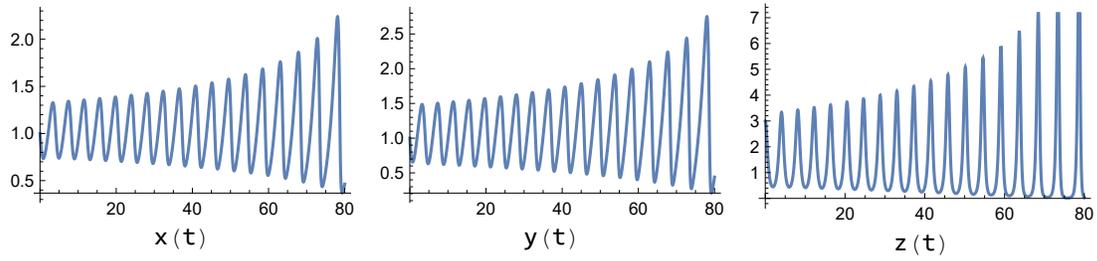


Fig. 2.15: Líneas de tiempo  $x(t), y(t), z(t)$  de la solución de (2.51) mostrada en la Fig. 2.14. Caso  $b > b_0$ .

un ciclo límite estable, por lo que sigue existiendo un atractor en una vecindad de  $P$ . En el capítulo siguiente modificaremos nuestra hipótesis respecto al crecimiento de la clase reproductiva, considerando un crecimiento logístico. Mostraremos que dependiendo del rango en que se encuentre la capacidad de carga del medio, se presentan distintos tipos de comportamiento, incluidos los hasta ahora descritos.

### 3 Caso III. Crecimiento logístico

En este capítulo supondremos que el crecimiento de la clase reproductiva de la presa es logístico, a diferencia de los modelos estudiados en los capítulos anteriores, en los que dicho crecimiento es exponencial. Analizaremos el modelo

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r \left( 1 - \frac{x}{k} \right) - s - \frac{az}{c + x + y} \right), \\ \dot{y} &= sx - y \left( p + \frac{bz}{c + x + y} \right), \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha ax}{c + x + y} + \frac{\alpha by}{c + x + y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{3.1}$$

restringido a la región  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) : x, y, z \geq 0\}$ . Las poblaciones de las clases reproductiva y no reproductiva de la presa se representan por las funciones  $x(t)$ ,  $y(t)$ , respectivamente, mientras que  $z(t)$  representa a la población del depredador. En los parámetros tenemos la condición  $r > s$ , todos son positivos y su interpretación es como sigue:

- ◇  $a$ ,  $b$ , son las tasas máximas de depredación de las clases reproductiva y no reproductiva de la presa, respectivamente
- ◇  $r$  es la tasa intrínseca de crecimiento de la clase reproductiva de la presa
- ◇  $k$  es la capacidad de carga del medio correspondiente a la clase reproductiva
- ◇  $s$  es la tasa de transferencia de la clase reproductiva a la no reproductiva
- ◇  $c$  es una constante de saturación
- ◇  $p$  es la tasa de mortalidad de la clase no reproductiva
- ◇  $\alpha$  es una medida del valor nutritivo de la presa, el cual supondremos es el mismo para ambas clases
- ◇  $\mu$  es la tasa de mortalidad del depredador

Haciendo el cambio de coordenadas  $X = x$ ,  $Y = y$ ,  $Z = az$ , tenemos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{X} &= X \left( r \left( 1 - \frac{x}{k} \right) - s - \frac{Z}{c + X + Y} \right), \\ \dot{Y} &= sX - Y \left( p + \frac{\frac{b}{a}Z}{c + X + Y} \right), \\ \dot{Z} &= Z \left( \frac{\alpha aX}{c + X + Y} + \frac{\alpha a\frac{b}{a}Y}{c + X + Y} - \mu \right).\end{aligned}\tag{3.2}$$

Después de renombrar  $X$ ,  $Y$ ,  $Z$ ,  $b/a$ ,  $\alpha a$ , como  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $b$ ,  $\alpha$ , respectivamente, se obtiene de nuevo la ecuación (3.1), pero con  $a = 1$ . Sin pérdida de generalidad, en adelante

trabajaremos con el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r \left( 1 - \frac{x}{k} \right) - s - \frac{z}{c+x+y} \right), \\ \dot{y} &= sx - y \left( p + \frac{bz}{c+x+y} \right), \\ \dot{z} &= z \left( \frac{\alpha x}{c+x+y} + \frac{\alpha by}{c+x+y} - \mu \right),\end{aligned}\tag{3.3}$$

donde  $b$  representa al cociente de las tasas de depredación.

Comenzamos por notar que  $\mathbb{R}_+^3$  es invariante positivo respecto al flujo definido por (3.3).

**Proposición 3.1** *Las soluciones de (3.3) con condición inicial en el octante  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 : x, y, z \geq 0\}$  permanecen en este para toda  $t \geq 0$ .*

**Dem.** Observemos el comportamiento del campo vectorial asociado a (3.3), restringido a la frontera de  $\mathbb{R}_+^3$ . El plano  $x = 0$  es invariante respecto al flujo, pues  $\dot{x} = 0$  si  $x = 0$ . Análogamente el plano  $z = 0$  es invariante. En la parte positiva del plano  $y = 0$ , se tiene que  $\dot{y} = sx > 0$ , por lo que el campo apunta hacia el interior de  $\mathbb{R}_+^3$ . Los ejes  $y, z$ , son ambos invariantes. En el eje  $x$  se cumple que  $\dot{y} = sx > 0$ ,  $\dot{z} = 0$ , de manera que el campo apunta hacia el cuadrante positivo del plano  $xy$ . Por la unicidad de las soluciones se tiene el resultado.  $\square$

La hipótesis introducida en este modelo respecto al crecimiento logístico de la clase reproductiva, implica que su población es eventualmente acotada. Como veremos en la siguiente proposición, una consecuencia de este hecho es que todas las soluciones de (3.3) son eventualmente acotadas.

**Proposición 3.2** *Las soluciones de (3.3) con condición inicial en  $\mathbb{R}_+^3$  son acotadas para  $t \geq 0$ .*

**Dem.** De la ecuación para  $\dot{x}$  en (3.3) tenemos que

$$\dot{x} \leq xr \left( 1 - \frac{x}{k} \right).\tag{3.4}$$

Por comparación con la ecuación logística, se sigue que  $x$  es acotada. Por otra parte, se tiene que

$$\dot{x} + \dot{y} = xr \left( 1 - \frac{x}{k} \right) - yp - z \left( \frac{x}{c+x+y} + \frac{by}{c+x+y} \right) \leq xr \left( 1 - \frac{x}{k} \right).\tag{3.5}$$

Luego,  $x + y$  es acotada y como  $x \geq 0$ , se sigue que  $y$  es acotada. Análogamente, la función  $\alpha(x + y) + z$  es acotada, lo que a su vez implica que  $z$  es acotada.  $\square$

A continuación analizaremos los puntos de equilibrio del sistema.

### 3.1 Puntos de equilibrio

El sistema (3.3) tiene un equilibrio trivial en  $O = (0, 0, 0)$ . De hecho, la linealización en el origen es idéntica a la de los modelos estudiados en los capítulos anteriores, por lo que en todos los casos se trata del mismo tipo de equilibrio, esto es:

**Proposición 3.3** *El punto  $(0, 0, 0)$  es un punto silla de (3.3) con dos valores propios negativos  $-p$ ,  $-\mu$  y un valor propio positivo  $r - s$ .*

A diferencia de los modelos anteriores, en este caso existe un equilibrio distinto del origen en donde el depredador está ausente, el cual describimos en la siguiente proposición. Más adelante veremos que bajo ciertas condiciones este equilibrio es estable, y el depredador puede extinguirse aun cuando haya una gran cantidad de presas disponibles.

**Proposición 3.4** *El sistema (3.3) tiene exactamente dos puntos de equilibrio tales que alguna de sus coordenadas es cero. Estos son  $(0, 0, 0)$  y*

$$P_0 = \left( \frac{k(r-s)}{r}, \frac{ks(r-s)}{rp}, 0 \right). \quad (3.6)$$

La linealización del sistema en  $P_0$  tiene dos valores propios negativos  $-p$ ,  $s - r$  con direcciones invariantes en el plano  $z = 0$  y un tercer valor propio dado por

$$\frac{k(r-s)(p(\alpha - \mu) + s(b\alpha - \mu)) - c\mu pr}{cpr + k(p+s)(r-s)}. \quad (3.7)$$

**Dem.** Sustituyendo  $(0, y, z)$  ó  $(x, 0, z)$  en (3.3) e igualando las ecuaciones a cero, es fácil ver que cualquier equilibrio de esta forma debe ser igual al origen, en particular, ningún punto de la forma  $(x, 0, 0)$ ,  $(0, y, 0)$ , o  $(0, 0, z)$  con  $x, y, z \neq 0$  es de equilibrio. Similarmente, las coordenadas de un equilibrio  $(x, y, 0)$  con  $x, y \neq 0$  son las soluciones del sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} k(r-s) - rx &= 0, \\ sx - py &= 0. \end{aligned} \quad (3.8)$$

A partir de este sistema es inmediato obtener las coordenadas de  $P_0$  dadas en (3.6). La matriz de la parte lineal del sistema en  $P_0$  es

$$\begin{pmatrix} s-r & 0 & -\frac{kp(r-s)}{cpr+k(p+s)(r-s)} \\ s & -p & -\frac{bks(r-s)}{cpr+k(p+s)(r-s)} \\ 0 & 0 & \frac{k(r-s)(\alpha bs + \alpha p - \mu p - \mu s) - c\mu pr}{cpr+k(p+s)(r-s)} \end{pmatrix}, \quad (3.9)$$

es de rutina verificar que los valores propios de esta matriz son los dados en la proposición.  $\square$

El signo del valor propio dado en (3.7) es igual al signo de su numerador, pues por hipótesis  $r > s$ , de donde el denominador es positivo. Luego, los tres valores propios de la linealización del sistema en  $P_0$  son negativos si y sólo si

$$k(p(\alpha - \mu) + s(b\alpha - \mu)) < \frac{c\mu pr}{r-s}. \quad (3.10)$$

En particular, esto sucede cuando ninguna de las clases es capaz de sustentar por sí misma al depredador, es decir  $\alpha - \mu$ ,  $b\alpha - \mu < 0$  (ver (2.12) para la interpretación de

estas desigualdades).

Si  $\alpha - \mu > 0$ , entonces el miembro izquierdo de (3.10) es una función creciente de  $p$ , que es la tasa de mortalidad de la clase no reproductiva. Si  $p$  es suficientemente grande, entonces dicho miembro es también una función creciente de  $k$ , la capacidad de carga del medio para la clase reproductiva. Luego, cuando la clase reproductiva basta para sustentar al depredador, la subsistencia de este último se ve favorecida si mejoran las condiciones del medio para la clase reproductiva y aumenta la mortalidad de la clase no reproductiva, que interfiere con la depredación de la primera.

En cuanto a los puntos de equilibrio de coexistencia, una diferencia con los modelos anteriores es que en este caso se pueden tener hasta dos de estos equilibrios, como veremos en la siguiente proposición.

**Proposición 3.5** *El sistema (3.3) tiene un único punto de equilibrio de coexistencia si y sólo si se cumple alguna de las siguientes condiciones:*

$$(i) \quad b\alpha - \mu \geq 0, \quad k(p(\alpha - \mu) + s(b\alpha - \mu)) > \frac{c\mu pr}{r-s},$$

$$(ii) \quad b\alpha - \mu < 0, \quad \alpha > \mu, \quad A < 0, \quad B = 0, \quad C > 0,$$

$$(iii) \quad b\alpha - \mu < 0, \quad \alpha > \mu, \quad A < 0, \quad B > 0, \quad -\sqrt{B} < C \leq \sqrt{B},$$

donde

$$A = bc\mu r + k((\mu - \alpha)(br + p) + (1 - b)\mu s),$$

$$B = 4bck\mu rs(b\alpha - \mu) + A^2,$$

$$C = A - 2bc\mu r + 2bk(\alpha - \mu)(r - s).$$

Con la notación anterior, el sistema (3.3) tiene exactamente dos puntos de equilibrio de coexistencia si y sólo si

$$(iv) \quad b\alpha - \mu < 0, \quad \alpha > \mu, \quad A < 0, \quad B > 0, \quad C > \sqrt{B}.$$

**Dem.** Los puntos de equilibrio de coexistencia de (3.3) son las soluciones positivas del sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} r \left(1 - \frac{x}{k}\right) - s - \frac{z}{c+x+y} &= 0, \\ sx - y \left(p + \frac{bz}{c+x+y}\right) &= 0, \\ \frac{\alpha x}{c+x+y} + \frac{b\alpha y}{c+x+y} - \mu &= 0, \end{aligned} \tag{3.11}$$

o equivalentemente, después de algunas manipulaciones algebraicas

$$\begin{aligned} \frac{(c+x+y)(k(r-s) - rx)}{k} &= z, \\ \frac{bry(x-k)}{k} + s(by+x) - py &= 0, \\ x(\alpha - \mu) + y(b\alpha - \mu) - c\mu &= 0. \end{aligned} \tag{3.12}$$

Nótese que cada solución positiva  $(x, y)$  de la segunda y tercera ecuaciones en este último sistema determina una única solución  $(x, y, z)$  en donde  $z > 0$  si y sólo si el factor

$$k(r-s) - rx > 0. \tag{3.13}$$

Supongamos primero que  $\alpha = \mu$ . Resolviendo para  $y$  la tercera ecuación en (3.12) obtenemos

$$y = \frac{c}{b-1}. \quad (3.14)$$

La condición  $b > 1$  es, pues, necesaria y suficiente para que  $y$  sea positivo. En este punto conviene recordar que una hipótesis de nuestro modelo es que  $r > s$ . Sustituyendo (3.14) en la segunda ecuación de (3.12) y resolviendo para  $x$  se tiene que

$$x = \frac{ck(b(r-s) + p)}{bcr + ks(b-1)} > 0. \quad (3.15)$$

Por otro lado, sustituyendo  $x$  dada en (3.15) en el factor  $k(r-s) - rx$  dado en (3.13) y que determina el signo de  $z$ , obtenemos

$$\frac{k((r-s)ks(b-1) - cpr)}{bcr + ks(b-1)}. \quad (3.16)$$

Con la restricción  $b > 1$ , la expresión en (3.16) es positiva si y sólo si se cumple la desigualdad

$$(r-s)ks(b-1) - cpr > 0. \quad (3.17)$$

Como conclusión, tenemos que las desigualdades

$$b > 1, \quad ks(b-1) > \frac{cpr}{r-s}, \quad (3.18)$$

son condiciones suficientes y necesarias para que el sistema (3.3) tenga un equilibrio de coexistencia cuando  $\alpha = \mu$ .

Si  $\alpha \neq \mu$ , entonces la tercera ecuación en (3.12) se puede resolver para  $x$  como función de  $y$ :

$$x = \frac{y(b\alpha - \mu) - c\mu}{\mu - \alpha}. \quad (3.19)$$

Supongamos que  $\mu > \alpha$ . Dada  $y > 0$ , se tiene que  $x$  será positivo si y sólo si se satisfacen las desigualdades

$$b\alpha - \mu > 0, \quad y > \frac{c\mu}{b\alpha - \mu}. \quad (3.20)$$

Sustituyendo (3.19) en la segunda ecuación de (3.12) y resolviendo para  $y$  obtenemos

$$y = \frac{A \pm \sqrt{B}}{2br(b\alpha - \mu)}, \quad (3.21)$$

donde

$$\begin{aligned} A &= bc\mu r + k((\mu - \alpha)(br + p) + (1 - b)\mu s), \\ B &= 4bck\mu r s(b\alpha - \mu) + A^2. \end{aligned} \quad (3.22)$$

De estas soluciones, sólo una es positiva cuando  $b\alpha - \mu > 0$ , esta es,

$$y = \frac{A + \sqrt{B}}{2br(b\alpha - \mu)}. \quad (3.23)$$

Con el valor de  $y$  dado en (3.23), la segunda desigualdad en (3.20) se escribe como

$$\sqrt{B} > 2bc\mu r - A, \quad (3.24)$$

que ciertamente se satisface si el miembro derecho es negativo. Si el miembro derecho es positivo, entonces (3.24) equivale a la desigualdad correspondiente entre los cuadrados de sus miembros, que después de algunos cálculos se reduce a

$$k(\mu - \alpha)(b(r - s) + p) > 0. \quad (3.25)$$

Como estamos suponiendo que  $\mu > \alpha$ , concluimos que los valores de  $x, y$ , dados por (3.19) y (3.23) son ambos positivos si y sólo si  $b\alpha - \mu > 0$ .

Las condiciones para que el valor de  $z$  determinado por  $x, y$ , sea positivo están dadas por la desigualdad (3.13). Después de efectuar las sustituciones pertinentes, esta toma la forma

$$2bc\mu r + 2bk(\mu - \alpha)(r - s) - A > \sqrt{B}, \quad (3.26)$$

que usando las expresiones (3.22) se puede mostrar es equivalente a

$$k(r - s)(p(\alpha - \mu) + s(b\alpha - \mu)) - c\mu pr > 0. \quad (3.27)$$

La conclusión en este caso es que si  $\mu > \alpha$ , entonces el sistema (3.3) tiene un equilibrio de coexistencia, que en dado caso es único, si y sólo si

$$b\alpha - \mu > 0, \quad k(p(\alpha - \mu) + s(b\alpha - \mu)) > \frac{c\mu pr}{r - s}. \quad (3.28)$$

El caso  $\alpha > \mu, b\alpha - \mu \geq 0$  se demuestra análogamente y también se obtienen las condiciones (3.28), con la modificación  $b\alpha - \mu \geq 0$ .

Nótese que si hacemos  $\alpha = \mu$  en (3.28), recuperamos las condiciones (3.18), por lo que los casos analizados corresponden a la parte (i) de la Proposición 3.5.

Supongamos ahora que  $\alpha > \mu, b\alpha - \mu < 0$ .

En este caso el valor de  $x$  dado en (3.19) es positivo para toda  $y > 0$ .

Por otro lado, la ecuación (3.21) define valores positivos de  $y$  si y sólo si  $A < 0, B \geq 0$ . Se tienen dos valores positivos cuando  $B > 0$  que coinciden si  $B = 0$ .

Sustituyendo (3.21) en (3.19) obtenemos un par de soluciones positivas  $x, y$  de la segunda y tercera ecuaciones en (3.12). La desigualdad (3.13), que es necesaria y suficiente para que los valores de  $z$  determinados por estas soluciones sean positivos, es de la forma

$$C > \pm\sqrt{B}, \quad (3.29)$$

donde

$$C = A - 2bc\mu r + 2bk(\alpha - \mu)(r - s). \quad (3.30)$$

De aquí se siguen las partes (ii) a (iv) de la proposición.  $\square$

**Observación.** Más adelante usaremos lo siguiente: con los supuestos de la parte iv) en la proposición anterior, se puede mostrar que la desigualdad  $C > \sqrt{B}$  equivale a la condición (3.10). De aquí se sigue que para que el modelo tenga dos puntos de equilibrio de coexistencia, es necesario que el punto de equilibrio  $P_0$  en el plano  $z = 0$  sea un nodo atractor.

Como se hizo en los modelos anteriores, reduciremos el número de parámetros suponiendo que tenemos un punto de equilibrio de coexistencia de la forma  $P = (1, 1, z_*)$ . La demostración de la siguiente proposición describe este proceso.

**Proposición 3.6** *El punto*

$$P = \left( 1, 1, \frac{(c + 2)(k(r - s) - r)}{k} \right)$$

es un equilibrio de coexistencia de (3.3) si y sólo si los parámetros del modelo satisfacen

$$p = \frac{ks - b(k(r - s) - r)}{k}, \quad \alpha = \frac{(c + 2)\mu}{b + 1}, \quad k > \frac{r}{r - s}, \quad b < \frac{ks}{k(r - s) - r}.$$

**Dem.** Sustituyendo  $x = y = 1$ , en las ceroclinas (3.12) obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{(c+2)((k-1)r-ks)}{k} &= z, \\ b\left(\left(\frac{1}{k}-1\right)r+s\right) - p + s &= 0, \\ \alpha(b+1) - (c+2)\mu &= 0.\end{aligned}\tag{3.31}$$

Resolviendo el sistema para  $z, p, \alpha$ , se obtienen los valores dados en la proposición. Las desigualdades en la misma son las condiciones necesarias y suficientes para que  $z, p$ , sean positivos respectivamente.  $\square$

Después de sustituir  $p, \alpha$ , en (3.3) por los valores dados en la Proposición 3.6, obtenemos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x\left(r\left(1-\frac{x}{k}\right) - s - \frac{z}{c+x+y}\right), \\ \dot{y} &= by\left(-\frac{z}{c+x+y} - \frac{r}{k} + r\right) + s(x - (b+1)y), \\ \dot{z} &= \frac{\mu z(c(b(y-1) + x - 1) - (b-1)(x-y))}{(b+1)(c+x+y)},\end{aligned}\tag{3.32}$$

con las restricciones

$$k > \frac{r}{r-s}, \quad b < \frac{ks}{k(r-s) - r},\tag{3.33}$$

y un punto de equilibrio de coexistencia en

$$P = \left(1, 1, \frac{(c+2)(k(r-s) - r)}{k}\right).\tag{3.34}$$

Denotando a este sistema como  $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ , la matriz correspondiente a la linealización en  $P$  es

$$Df(P) = \begin{pmatrix} \frac{r(-c+k-3)-ks}{(c+2)k} & -\frac{-kr+ks+r}{ck+2k} & -\frac{1}{c+2} \\ \frac{b((k-1)r-ks)}{(c+2)k} + s & \frac{b(k-1)r-bks-(c+2)ks}{(c+2)k} & -\frac{b}{c+2} \\ \frac{\mu(-b+c+1)((k-1)r-ks)}{(b+1)k} & \frac{\mu(bc+b-1)((k-1)r-ks)}{(b+1)k} & 0 \end{pmatrix},\tag{3.35}$$

cuya traza y determinante son

$$\begin{aligned}tr Df(P) &= \frac{r(k(b+1) - (b+c+3)) - ks(b+c+3)}{(c+2)k}, \\ det Df(P) &= -\frac{\mu((k-1)r-ks)(b^2(c+1)r + b(cks-r) + cks)}{(b+1)(c+2)k^2}.\end{aligned}\tag{3.36}$$

La siguiente proposición da condiciones suficientes para que la traza o el determinante de  $Df(P)$  sean positivos, lo que implica que la matriz tiene al menos un valor propio con parte real positiva.

**Proposición 3.7** *El punto*

$$P = \left( 1, 1, \frac{(c+2)(k(r-s)-r)}{k} \right) \quad (3.37)$$

es un equilibrio inestable de (3.32) si se satisfacen las condiciones (3.33) y

$$s < \frac{r(k(b+1) - (b+c+3))}{k(b+c+3)}, \quad \text{ó} \quad s < \frac{br(1-b(c+1))}{ck(b+1)}.$$

La primera desigualdad en la Proposición 3.7 se puede escribir como

$$s < \frac{(b+1)r}{b+c+3} - \frac{r}{k}. \quad (3.38)$$

El miembro derecho es una función creciente tanto de  $b$  como de  $k$ . Esto sugiere que en ciertas circunstancias  $P$  puede perder estabilidad al aumentar alguno de estos parámetros. En la siguiente sección veremos que en efecto esto sucede, lo que en el caso de  $b$  ya hemos observado en los modelos analizados en los capítulos anteriores.

## 3.2 Bifurcación de órbitas periódicas

A continuación reduciremos el número de parámetros haciendo las mismas sustituciones que en los capítulos anteriores, esto es  $c = 1$ ,  $s = 3r/4$ , y daremos condiciones para que el modelo así obtenido presente una bifurcación de Hopf con parámetro de bifurcación  $b$ .

Después de efectuar en (3.32) y (3.33) las sustituciones mencionadas, tenemos el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( r \left( \frac{1}{4} - \frac{x}{k} \right) - \frac{z}{x+y+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{1}{4}r \left( y \left( -\frac{4b}{k} + b - 3 \right) + 3x \right) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= -\frac{\mu z (b(x-2y+1) - 2x + y + 1)}{(b+1)(x+y+1)}, \end{aligned} \quad (3.39)$$

con un equilibrio en  $P = (1, 1, 3r(k-4)/4k)$  y sujeto a las restricciones

$$k > 4, \quad b < \frac{3k}{k-4}. \quad (3.40)$$

Se tiene otro equilibrio en

$$P_0 = \left( \frac{k}{4}, \frac{3k^2}{12k - 4b(k-4)}, 0 \right), \quad (3.41)$$

que es un punto silla, pues de acuerdo con la Proposición 3.4 la linealización del sistema en  $P_0$  tiene dos valores propios negativos, y es fácil ver que el signo del tercer valor propio coincide con el signo de

$$\frac{(k-4)\mu r^2 (b^2(k+4) + b(k+4) + 3k)}{16(b+1)k}, \quad (3.42)$$

que es positivo cuando  $k > 4$ .

Además, como se hizo notar en la observación hecha después de la Proposición 3.5, dado que  $P_0$  no es un nodo atractor se sigue que  $P$  es el único equilibrio de coexistencia del sistema. En el segundo resultado de esta sección analizaremos un caso en el que el sistema tiene dos puntos de equilibrio de coexistencia.

A grandes rasgos, el primer resultado de esta sección es el siguiente: En el plano  $kr$ , encontramos tres regiones  $I$ ,  $II$ ,  $III$ , tales que para toda  $k, r$  en las mismas, el sistema (3.39) tiene una bifurcación de Hopf en  $P$  con parámetro de bifurcación  $b$  (ver Fig. 3.1). Las regiones  $II$ ,  $III$ , son a su vez divididas por una curva de puntos de Bautin, esto es, puntos donde el primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(k, r, b_0)$  es igual a cero. En las regiones  $I$ ,  $IIIa$ ,  $IIIa$  se tiene una bifurcación de Hopf supercrítica, se genera un ciclo límite estable cuando  $b > b_0$ , donde  $b_0$  es el valor de bifurcación. En  $IIIb$ ,  $IIIb$ , la bifurcación es subcrítica, existe un ciclo límite inestable para valores de  $b < b_0$ . Las curvas que delimitan a estas regiones están dadas por las funciones  $r_i(k)$  en el enunciado del siguiente teorema.

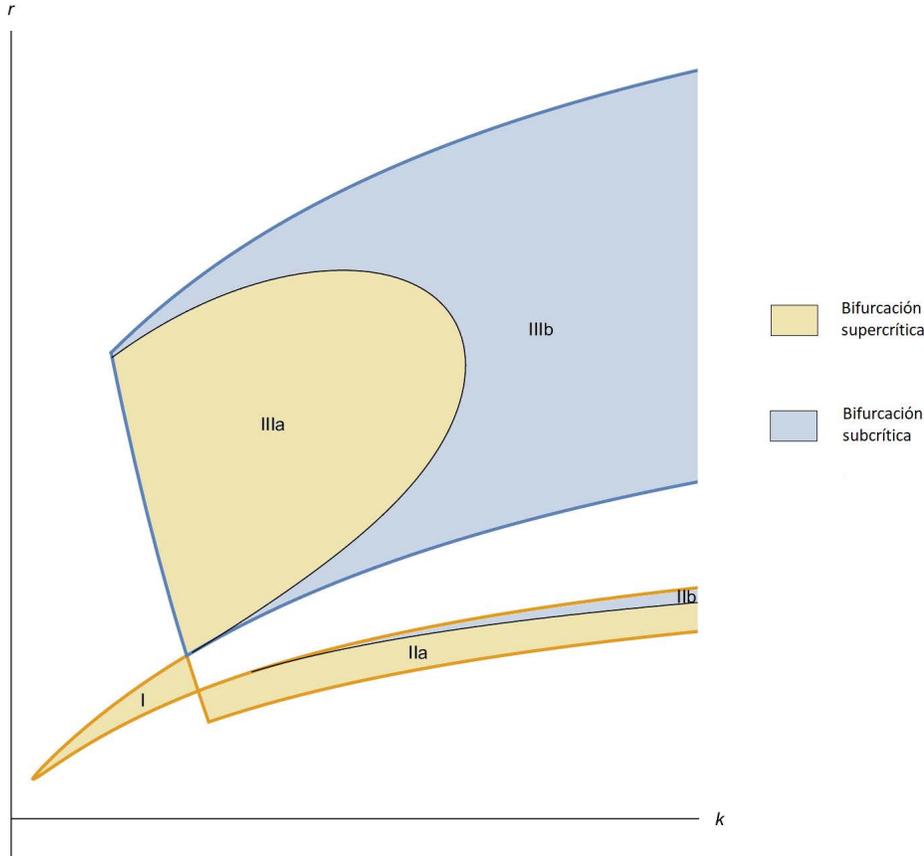


Fig. 3.1: El sistema (3.39) admite una bifurcación de Hopf para  $(k, r)$  en las regiones  $I$ ,  $II$ ,  $III$ .

Otra forma de describir este resultado es por medio de la intersección de las regiones  $I$ ,  $II$ ,  $III$ , con las rectas  $k = cte$ . La Fig. 3.2 muestra el signo del primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(k, r, b_0)$  en los intervalos así obtenidos, lo que determina el tipo de bifurcación que se presenta. Con este enfoque enunciaremos la siguiente proposición.

**Teorema 3.1** *Supongamos que*

$$\mu = \frac{2(b+1)(k^2(2(b-8)r - 3r^2 + 24) - 2kr(b(r+4) - 15r + 16) + 8br^2)}{(k-4)r(k(-8b^2 + b(3r+8) + 3r-8) + 4b(2b-1)r)},$$

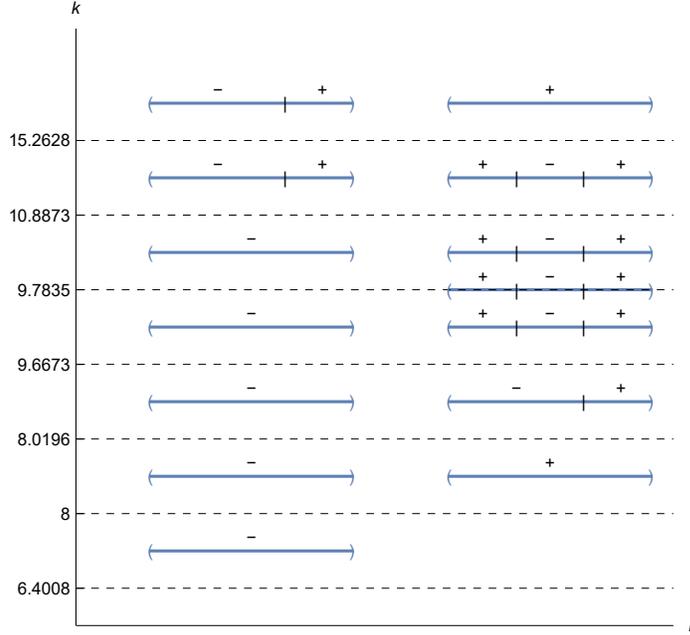


Fig. 3.2: Signo del primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(k, r, b_0)$  en la intersección de las regiones I, II, III, con las rectas  $k = cte$ .

y sean

$$k_1 \approx 6.4008, \quad k_2 = 8, \quad k_3 \approx 8.0196, \quad k_4 \approx 9.6673, \\ k_5 \approx 9.7835, \quad k_6 \approx 10.8873, \quad k_7 \approx 15.2628,$$

entonces se satisface lo siguiente:

- (i) Para  $k > k_1$ ,  $k \neq k_5$ , existe un intervalo  $(r_1(k), r_2(k))$  tal que para toda  $r \in (r_1, r_2)$  el sistema (3.39) tiene una bifurcación de Hopf cuando

$$b = b_0(k, r) = \frac{4(2kr - 3k + 4r)}{(k - 4)r}.$$

La bifurcación es supercrítica si  $k_1 < k \leq k_6$ .

Si  $k > k_6$  entonces existe  $r_{*1} \in (r_1, r_2)$  tal que la bifurcación es supercrítica si  $r_1 < r < r_{*1}$  y subcrítica si  $r_{*1} < r < r_2$ .

- (ii) Para  $k > k_2$  existe un intervalo  $(r_3(k), r_4(k))$  tal que para toda  $r \in (r_3, r_4)$  el sistema (3.39) tiene una bifurcación de Hopf cuando  $b = b_0$ .

La bifurcación es subcrítica si  $k \leq k_3$  o  $k > k_7$ .

Si  $k_3 < k < k_7$  entonces existe  $r_{*3} \in (r_3, r_4)$  tal que la bifurcación es supercrítica para  $r < r_{*3}$  y subcrítica para  $r > r_{*3}$ .

Cuando  $k_4 < k < k_7$  existe  $r_{*2} \in (r_3, r_4)$  tal que la bifurcación es supercrítica si  $r_{*2} < r < r_{*3}$  y subcrítica si  $r < r_{*2}$  o  $r > r_{*3}$ . Ambos puntos  $r_{*2}, r_{*3}$ , coinciden cuando  $k = k_7$ .

**Dem.** La matriz correspondiente a la linealización de (3.39) en  $P$  es

$$\begin{pmatrix} \frac{(k-16)r}{12k} & \frac{(k-4)r}{12k} & -\frac{1}{3} \\ \frac{r(b(k-4)+9k)}{12k} & \frac{r(b(k-4)-9k)}{12k} & -\frac{b}{3} \\ -\frac{(b-2)(k-4)\mu r}{4(b+1)k} & \frac{(2b-1)(k-4)\mu r}{4(b+1)k} & 0 \end{pmatrix}, \quad (3.43)$$

con polinomio característico  $p(\lambda) = a_0 + a_1\lambda + a_2\lambda^2 - \lambda^3$ , donde

$$\begin{aligned} a_0 &= -\frac{(k-4)\mu r^2(8b^2 + b(3k-4) + 3k)}{48(b+1)k^2}, \\ a_1 &= \frac{r(2b^2(k-4)(r-2k\mu) + b(3k^2 - 28k - 8)r)}{24(b+1)k^2} \\ &\quad + \frac{r(4b(k-4)k\mu - 4(k-4)k\mu + 3(k-10)kr)}{24(b+1)k^2}, \\ a_2 &= \frac{r(b(k-4) - 8(k+2))}{12k}. \end{aligned} \quad (3.44)$$

Si esta matriz tuviera valores propios  $\delta, \epsilon \pm i\omega$ , con  $\delta, \epsilon, \omega \in \mathbb{R}$ , entonces su polinomio característico sería de la forma

$$p(\lambda) = \delta(\omega^2 + \epsilon^2) + (-2\delta\epsilon - \omega^2 - \epsilon^2)\lambda + (\delta + 2\epsilon)\lambda^2 - \lambda^3. \quad (3.45)$$

Igualando los coeficientes en (3.44) y (3.45) obtenemos el sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} a_0 &= \delta(\omega^2 + \epsilon^2), \\ a_1 &= -2\delta\epsilon - \omega^2 - \epsilon^2, \\ a_2 &= \delta + 2\epsilon. \end{aligned} \quad (3.46)$$

Las restricciones (3.40) implican que  $a_0 < 0$ , por lo que el sistema no tiene solución si  $\delta > 0$ . Reduciremos el número de parámetros haciendo  $\delta = -1$  y resolviendo para  $\epsilon, \omega, \mu$  el sistema resultante. Procediendo de esta manera, tenemos que

$$\begin{aligned} \mu &= \frac{2(b+1)(k^2(2(b-8)r - 3r^2 + 24) - 2kr(b(r+4) - 15r + 16) + 8br^2)}{(k-4)r(k(-8b^2 + b(3r+8) + 3r-8) + 4b(2b-1)r)}, \\ \epsilon &= \frac{k((b-8)r + 12) - 4(b+4)r}{24k}, \\ \omega &= \frac{1}{24} \sqrt{\frac{A}{k^2(k(8b^2 - b(3r+8) - 3r+8) + 4(1-2b)br)}}, \end{aligned} \quad (3.47)$$

donde

$$\begin{aligned} A &= b^4(-8k^3r^2 + 8k^2r^2(r+8) - 64kr^2(r+2) + 128r^3) \\ &\quad + b^3(k^3r(3r^2 + 136r - 192) + \dots - 16k(8 - 45r)r^2 - 576r^3) \\ &\quad \vdots \\ &\quad + 8k^3(51r^3 + 8r^2 + 30r - 144) - 16k^2r(87r^2 + 56r - 192) + 768kr^3 - 2048kr^2. \end{aligned} \quad (3.48)$$

El valor de  $b$  en que se anula  $\epsilon(k, r, b)$  es

$$b_0 = \frac{4(2kr - 3k + 4r)}{(k-4)r}, \quad (3.49)$$

y puesto que una de las condiciones (3.40) es  $k > 4$ , se cumple que

$$\left. \frac{\partial \epsilon}{\partial b} \right|_{b_0} = \frac{r(k-4)}{24k} > 0, \quad (3.50)$$

de manera que el equilibrio pierde estabilidad al incrementar  $b$  y cruzar el valor  $b_0$ .

Por otro lado, además de las restricciones (3.40), los parámetros  $b$ ,  $\mu$ , deben ser positivos y estamos suponiendo que  $\omega$  es real. Ahora bien,  $\mu$  y  $\omega$  son funciones continuas  $\mu(k, r, b)$ ,  $\omega(k, r, b)$  en su dominio de definición. Por continuidad, si las condiciones anteriores se satisfacen cuando  $b = b_0$ , entonces se satisfarán para toda  $b$  en una vecindad de  $b_0$ . Llamaremos  $\mu_0$ ,  $\omega_0$ , a los valores de  $\mu(k, r, b_0)$ ,  $\omega(k, r, b_0)$  respectivamente. Nótese que  $b_0$ ,  $\mu_0$ ,  $\omega_0$  son funciones de  $(k, r)$ , donde el valor de  $b_0$  está dado en (3.49). En lo que sigue daremos condiciones en  $k, r$ , para que las funciones  $b_0$ ,  $\mu_0$ ,  $\omega_0$ , cumplan con las restricciones que hemos mencionado.

La desigualdad  $b_0 > 0$  se cumple si  $r > 3k/(4 + 2k)$ . En la parte a) de la Fig.3.3 se muestran las gráficas de  $b_0$  y la función constante 0, ambas como funciones de  $k, r$ . La intersección de ambas superficies es la curva  $r = 3k/(4 + 2k)$ , lo que se puede constatar igualando a cero la expresión para  $b_0$  dada en (3.49) y resolviendo para  $r$  la ecuación resultante. Por otra parte, las restricciones (3.40) son simplemente

$$k > 4, \quad b_0 < \frac{3k}{k-4}. \quad (3.51)$$

Las gráficas de los dos miembros de la segunda desigualdad en (3.40), vistos como funciones de  $k, r$ , se muestran en la parte b) de la Fig. 3.3. La intersección de ambas superficies está determinada por la curva  $r = 12k/(16 + 5k)$ , de donde la desigualdad  $b_0 < 3k/(k-4)$  se satisface si  $r < 12k/(16 + 5k)$

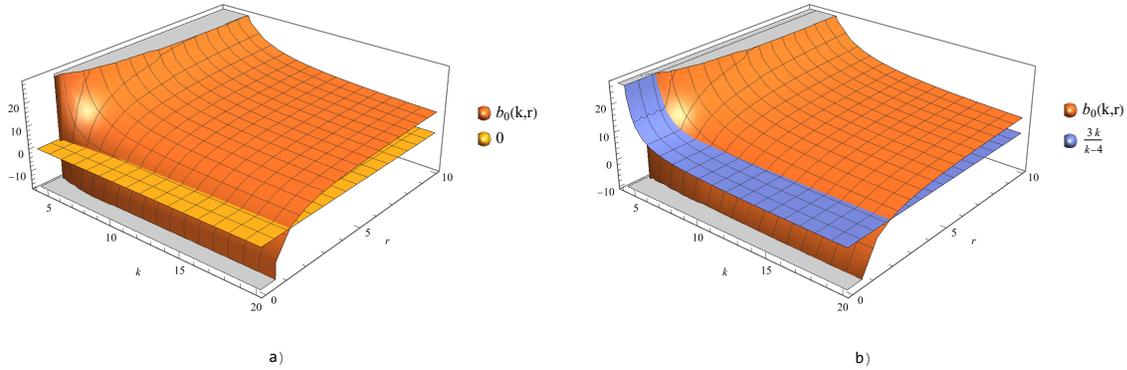


Fig. 3.3: a) Gráfica de  $b_0(k, r)$ . b) Comparación de las gráficas de  $b_0(k, r)$ , y de  $3k/(k-4)$ .

De lo anterior, se sigue que para que  $b_0$  sea positivo y se cumplan las restricciones (3.40), en el plano  $kr$  es necesario restringirse a la región determinada por

$$\frac{3k}{2k+4} < r < \frac{12k}{5k+16}, \quad k > 4. \quad (3.52)$$

La Fig. 3.4 combina las gráficas a), b), mostradas en la Fig. 3.3, ilustrando esta situación.

Por otro lado,

$$\omega_0 = \omega(k, r, b_0) = \frac{r}{2\sqrt{6k}} \sqrt{\mu(k, r, b_0)q(k, r)}, \quad (3.53)$$

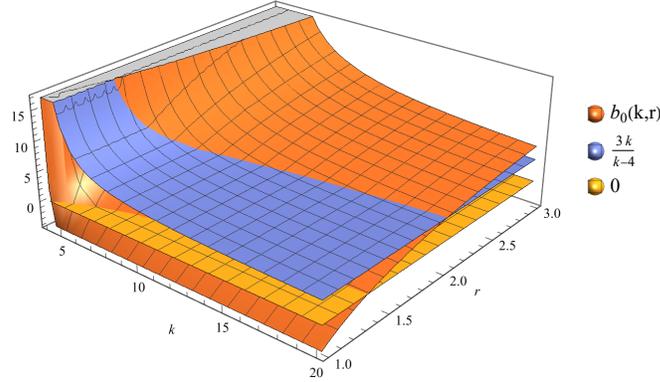


Fig. 3.4: La región en que  $0 < b_0 < 3k/(k - 4)$  esta dada por las desigualdades (3.52).

con

$$q(k, r) = \frac{3k^3r(3r - 4) + 8k^2(17r^2 - 56r + 48) + 16kr(41r - 68) + 768r^2}{2r(k(3r - 4) + 4r)}. \quad (3.54)$$

El factor  $q(k, r)$  es positivo en la región delimitada por (3.52) (ver Fig. 3.5), por lo que en la misma se cumple que  $\omega_0$  es real si  $\mu_0 = \mu(k, r, b_0) > 0$ .

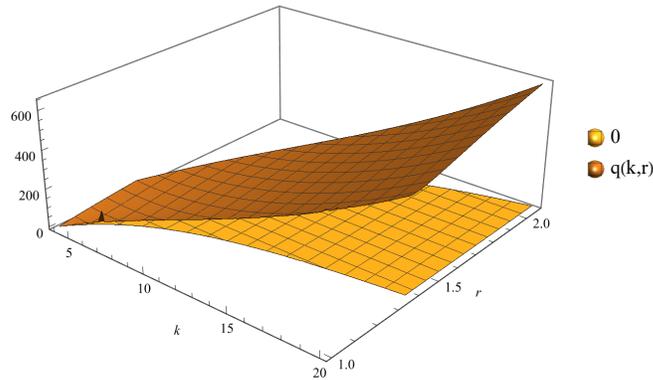


Fig. 3.5: Gráfica de  $q(k, r)$  en la región definida por las desigualdades (3.52).

Para analizar el signo de  $\mu_0$ , nótese en (3.47) que  $\mu$  es una función racional de  $k, r$ . Más aún, con las condiciones (3.52), el numerador de  $\mu_0$  es positivo si  $k \leq 8$ , por lo que  $\mu_0$  será positivo en la región en la que su denominador sea positivo. Esta comienza en  $k \approx 6.4008$  y es delimitada por dos curvas  $r_1(k), r_2(k)$ , en donde se anula el denominador. Si  $k > 8$  hay otras dos curvas  $r_3(k), r_4(k)$  que definen una región en la que el

numerador y el denominador de  $\mu_0$  son ambos negativos (ver Fig. 3.7). El numerador se anula en la curva  $r_3(k)$ , mientras que  $r_4(k)$  es la cota superior para  $r$  dada en (3.52). Más adelante daremos las expresiones correspondientes a las curvas  $r_i(k)$  para toda  $k$ .

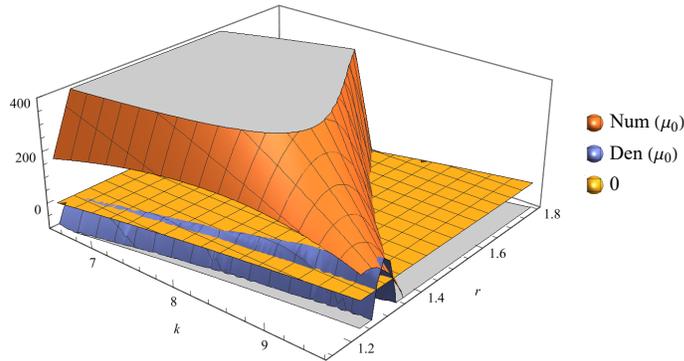


Fig. 3.6: Gráficas del numerador y el denominador de  $\mu_0(k, r)$ .

Las expresiones correspondientes a  $r_2(k)$ ,  $r_3(k)$  se intercambian cuando se cruzan las curvas en  $k = (16 + 4\sqrt{10}) / 3 \approx 9.5497$ , y la región en que tanto el numerador como el denominador de  $\mu_0$  son positivos termina en  $k \approx 9.7835$ , donde  $r_1(k) = r_2(k)$ . A partir de este valor de  $k$  surge una nueva región donde el numerador y el denominador de  $\mu_0$  son ambos negativos, la frontera de esta región está dada por dos curvas que nuevamente denotamos como  $r_1(k)$ ,  $r_2(k)$  (Ver Fig. 3.7).

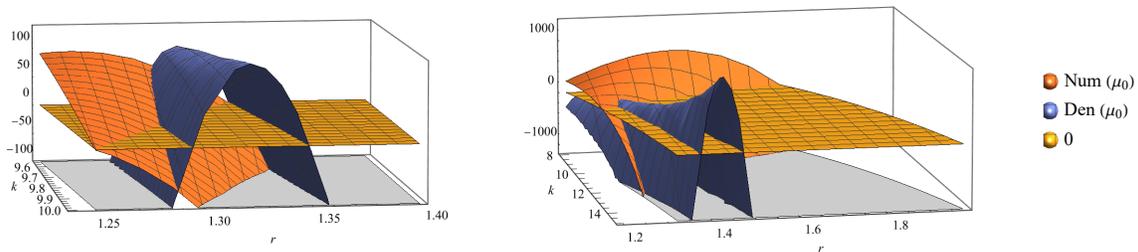


Fig. 3.7: Dos aspectos de las gráficas del numerador y el denominador de  $\mu_0(k, r)$ .

Las regiones que hemos descrito son justamente las mostradas en la Fig. 3.1. Las

expresiones para  $r_i(k)$  son las siguientes:

$$\begin{aligned}
r_1(k) &= \begin{cases} \xi_1, & \text{si } k_1 < k \leq k_5 \\ \frac{24k}{3k^2-14k+32}, & \text{si } k_5 < k \leq 10 \\ \frac{3k}{2k+4}, & \text{si } 10 < k \end{cases} \\
r_2(k) &= \begin{cases} \xi_2, & \text{si } k_1 < k \leq \frac{4}{3}(4 + \sqrt{10}) \\ \frac{24k}{3k^2-14k+32}, & \text{si } \frac{4}{3}(4 + \sqrt{10}) < k \leq k_5 \\ \xi_1, & \text{si } k_5 < k \end{cases} \\
r_3(k) &= \begin{cases} \frac{24k}{3k^2-14k+32}, & \text{si } 8 < k \leq \frac{4}{3}(4 + \sqrt{10}) \\ \xi_2, & \text{si } \frac{4}{3}(4 + \sqrt{10}) < k \end{cases} \\
r_4(k) &= \begin{cases} \frac{12k}{5k+16}, & \text{si } 8 < k \end{cases}
\end{aligned} \tag{3.55}$$

donde  $\xi_i$  es la  $i$ -ésima raíz real del polinomio

$$\begin{aligned}
p(\xi) &= (9k^3 + 136k^2 + 656k + 768) \xi^3 + (-164k^3 - 1152k^2 - 1984k) \xi^2 \\
&\quad + (480k^3 + 1536k^2) \xi - 384k^3,
\end{aligned} \tag{3.56}$$

$k_1 \approx 6.4008$  es la segunda raíz real del polinomio

$$151k^4 + 8k^3 - 5664k^2 - 2432k - 7936, \tag{3.57}$$

y  $k_5 \approx 9.7835$  es la primera raíz real del polinomio

$$9k^3 - 84k^2 - 38k - 16. \tag{3.58}$$

Ahora calcularemos el primer coeficiente de Lyapunov de  $P$  como función de  $r, k$ , en las regiones acotadas por las curvas  $r_i(k)$ . Lo denotaremos como  $l_1(k, r, b_0) = l_1(k, r)$ . Usando las expresiones dadas en (3.47), (3.49), sustituimos  $\mu, b$ , por  $\mu_0, b_0$  en (3.39) y después trasladamos el equilibrio al origen mediante el cambio de coordenadas

$$\tilde{\mathbf{x}} = \mathbf{x} - P. \tag{3.59}$$

El sistema obtenido es

$$\begin{aligned}
\dot{\tilde{x}} &= \frac{(\tilde{x} + 1)(r(\tilde{x}(k - 4(\tilde{y} + 4)) + (k - 4)\tilde{y} - 4\tilde{x}^2) - 4k\tilde{z})}{4k(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)}, \\
\dot{\tilde{y}} &= \frac{r^2(k - 4)(3k\tilde{x}^2 + k\tilde{x}(8\tilde{y} + 17) + k\tilde{y}(5\tilde{y} - 1) + 16\tilde{x}(\tilde{y} + 1) + 16\tilde{y}(\tilde{y} + 1))}{4(k - 4)kr(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)} \\
&\quad + \frac{-4rk(\tilde{y} + 1)(3(k - 4)\tilde{x} + 3(k - 4)\tilde{y} + 8(k + 2)\tilde{z}) + 48k^2(\tilde{y} + 1)\tilde{z}}{4(k - 4)kr(\tilde{x} + \tilde{y} + 3)}, \\
\dot{\tilde{z}} &= r(3k^2r - 2k(7r + 12) + 32r)(3(k - 4)r + 4k\tilde{z}) \\
&\quad \left( \frac{2k(r - 2)\tilde{x} + k(8 - 5r)\tilde{y} + 4r(2\tilde{x} - 3\tilde{y})}{\tilde{d}} \right),
\end{aligned} \tag{3.60}$$

donde

$$\begin{aligned} \tilde{d} = & 2k(\tilde{x} + \tilde{y} + 3) \left( 768r^3 + 16k(41r - 124)r^2 + 8k^2r(17r^2 - 144r + 192) \right. \\ & \left. + k^3(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384) \right). \end{aligned} \quad (3.61)$$

La matriz de la parte lineal de (3.60) en el origen tiene valores propios  $-1, \pm i\omega_0$ . Las coordenadas de un vector propio  $\mathbf{c}$  correspondiente a  $-1$  son iguales a

$$\begin{aligned} c_1 &= \frac{2k^2(3r - 4)}{r(3k^2r - 2k(7r + 12) + 32r)}, \\ c_2 &= \frac{2k(k^2(3r^2 - 32r + 48) + 4kr(5r - 28) + 64r^2)}{(k - 4)r^2(3k^2r - 2k(7r + 12) + 32r)}, \\ c_3 &= 1. \end{aligned} \quad (3.62)$$

Las coordenadas de un vector propio  $\mathbf{u} + i\mathbf{v}$  con  $\mathbf{u}, \mathbf{v} \in \mathbb{R}^3$ , correspondiente a  $i\omega_0$  son

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{-k^4(5r - 8)(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384) + \dots - 9216r^4}{k^4r(401r^3 - 1692r^2 + 2400r - 1152) + \dots - 22528r^4}, \\ u_2 &= \frac{-2k^4(r - 2)(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384) + \dots - 6144r^4}{k^4r(401r^3 - 1692r^2 + 2400r - 1152) + \dots - 22528r^4}, \\ u_3 &= 1, \end{aligned} \quad (3.63)$$

$$\begin{aligned} v_1 &= \frac{k^5(-63r^5 + 716r^4 + \dots - 36864) + \dots + 172032r^5}{3\sqrt{6}k^6r^2(401r^3 - 1692r^2 + 2400r - 1152) + \dots - 720896\sqrt{6}r^5} \\ &\quad \sqrt{\frac{-9k^5r^2(3r - 4) + \dots - 24576r^3}{k^3(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384) + \dots + 768r^3}}, \\ v_2 &= \frac{k^5(-747r^5 + 15340r^4 + \dots + 36864) + \dots - 245760r^5}{3\sqrt{6}k^6r^2(401r^3 - 1692r^2 + 2400r - 1152) + \dots - 720896\sqrt{6}r^5} \\ &\quad \sqrt{\frac{-9k^5r^2(3r - 4) + \dots - 24576r^3}{k^3(9r^3 - 164r^2 + 480r - 384) + \dots + 768r^3}}, \\ v_3 &= 0. \end{aligned} \quad (3.64)$$

Si  $Q$  es la matriz cuyas columnas son  $Q = (\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{c})$  y denotamos como  $\dot{\mathbf{X}} = F(\mathbf{X})$  al sistema obtenido mediante el cambio de coordenadas  $\mathbf{X} = Q^{-1}\tilde{\mathbf{x}}$ , entonces la matriz de la parte lineal del sistema en el origen es

$$DF(0) = \begin{pmatrix} 0 & \omega_0 & 0 \\ -\omega_0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}. \quad (3.65)$$

De acuerdo con la fórmula dada en [34], el primer coeficiente de Lyapunov está dado

por

$$\begin{aligned}
l_1(k, r, b_0) = & \frac{3\pi}{4\omega_0} \left( \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X^3} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X \partial Y^2} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial X^2 \partial Y} + \frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial Y^3} \right) \Big|_{(0,0,0)} \\
& + \frac{3\pi}{4\omega_0^2} \left( -\frac{\partial^2 F_1}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_1}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X \partial Y} \right. \\
& \left. - \frac{\partial^2 F_1}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_1}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial X^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 F_2}{\partial Y^2} \right) \Big|_{(0,0,0)}, \tag{3.66}
\end{aligned}$$

donde

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X^3} &= \frac{\partial^3 F_1}{\partial X^3} + 3 \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial X} (D1D1), \\
\frac{\partial^3 \tilde{F}_1}{\partial X \partial Y^2} &= \frac{\partial^3 F_1}{\partial X \partial Y^2} + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial Y} (D1D2) + \frac{\partial^2 F_1}{\partial Z \partial X} (D2D2), \\
\frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial X^2 \partial Y} &= \frac{\partial^3 F_2}{\partial X^2 \partial Y} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial Y} (D1D1) + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial X} (D1D2), \\
\frac{\partial^3 \tilde{F}_2}{\partial Y^3} &= \frac{\partial^3 F_2}{\partial Y^3} + 3 \frac{\partial^2 F_2}{\partial Z \partial Y} (D2D2), \\
D1D1 &= \frac{1}{\Delta} \left( \omega_0 \frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \frac{\partial F_3}{\partial Z} - 2\omega_0^2 \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} \left( \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 + 2\omega_0^2 \right) \right) \\
D1D2 &= \frac{1}{\Delta} \left( -\frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 - \omega_0 \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} \frac{\partial F_3}{\partial Z} + \omega_0 \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right) \\
D2D2 &= \frac{1}{\Delta} \left( -2\omega_0 \frac{\partial^2 F_3}{\partial X \partial Y} \frac{\partial F_3}{\partial Z} - 2\omega_0^2 \frac{\partial^2 F_3}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial Y^2} \left( \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^2 + 2\omega_0^2 \right) \right) \\
\Delta &= \left( \frac{\partial F_3}{\partial Z} \right)^3 + 4\omega_0^2 \frac{\partial F_3}{\partial Z}. \tag{3.67}
\end{aligned}$$

Después de aplicar la fórmula anterior, obtenemos la siguiente expresión para el primer coeficiente de Lyapunov

$$l_1(k, r, b_0) = \frac{-\pi N}{4\sqrt{6}(k-4)^2 D} \sqrt{\frac{r^3(-27k^5 + \dots - 24576) + \dots + 9216k^3}{r^3(9k^3 + 136k^2 + 656k + 768) + \dots - 384k^3}}, \tag{3.69}$$

con

$$\begin{aligned}
N &= r^{20}(310892985k^{24} + \dots - 10085757322300697346048) \\
&\vdots \\
& r(-1103726055845265408k^{23} + \dots + 2676874738526891016192k^{19}) \\
& + 22853621862207848448k^{22} + \dots - 94184623432129314816k^{20}, \tag{3.70} \\
D &= r^{20}(213107841k^{23} + \dots + 2054506121209401311232) \\
&\vdots \\
& - r(2077601987473440768k^{19}).
\end{aligned}$$

La gráfica de  $l_1(k, r)$  en la región  $I = \{(k, r) : r_1 < r < r_2, k_1 < k < k_5\}$  se muestra en la Fig. 3.8. Podemos apreciar que  $l_1 < 0$  en este caso.

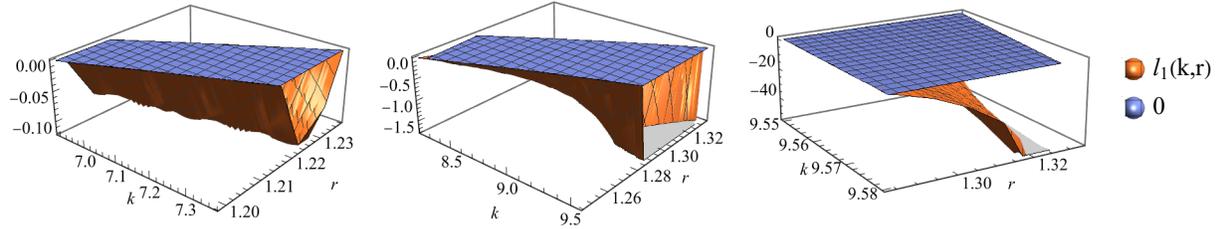


Fig. 3.8: Aspectos de la gráfica de  $l_1(k, r)$  en la región  $I$ .

En la Fig. 3.9 se muestra la gráfica del coeficiente de Lyapunov en la región  $II = \{(k, r) : r_1 < r < r_2, k > k_5\}$ . Se observa una curva  $r_{*1}(k)$  en la cual se anula  $l_1$ . Esta curva intersecta a  $r_2(k)$  cuando  $k = k_6 \approx 10.8873$ , donde  $k_6$  es la quinta raíz real del polinomio

$$1542393576\xi^{16} + \dots - 2623984499687424. \quad (3.71)$$

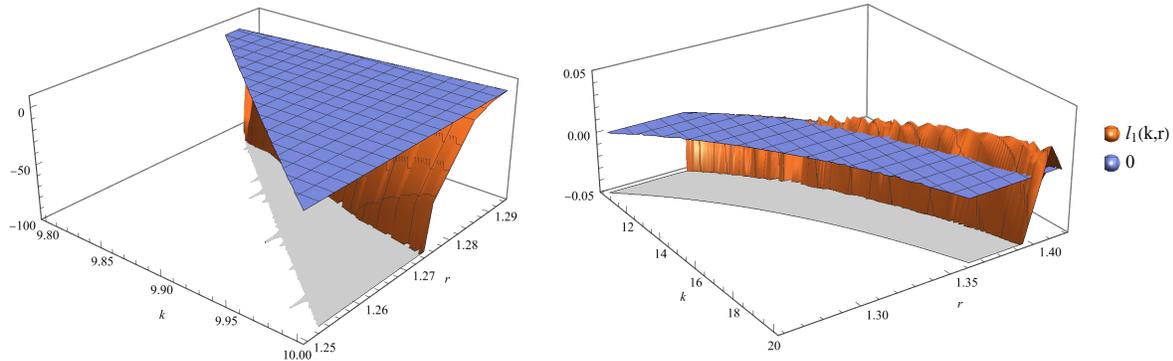


Fig. 3.9: Aspectos de la gráfica de  $l_1(k, r)$  en la región  $II$ .

La gráfica de  $l_1$  en la región  $III = \{(k, r) : r_3 < r < r_4, k > 8\}$  se muestra en la Fig. 3.10. La curva en la que se anula  $l_1$  se puede expresar como la unión de las gráficas de dos funciones  $r_{*2}(k), r_{*3}(k)$ . Las curvas  $r_{*3}, r_4$  se intersectan cuando  $k = k_3 \approx 8.0196$ , donde  $k_3$  es la tercera raíz real del polinomio

$$189\xi^{10} + \dots - 82837504, \quad (3.72)$$

mientras que  $r_{*2}, r_3$  se intersectan cuando  $k = k_4 \approx 9.6673$ , con  $k_4$  igual a la cuarta raíz real del polinomio

$$1542393576\xi^{16} + \dots - 2623984499687424. \quad (3.73)$$

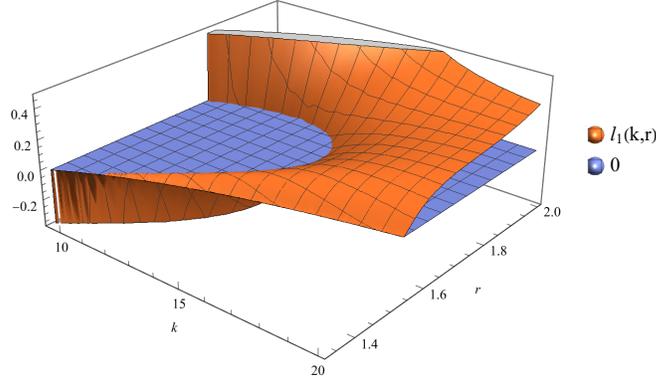


Fig. 3.10: Gráfica de  $l_1(k, r)$  en la región *III*.

Las expresiones para las funciones  $r_{*i}(k)$ , que se obtienen resolviendo para  $r$  la ecuación  $l_1 = 0$ , están dadas como raíces del polinomio

$$\begin{aligned}
 & \xi^{14}(3838185k^{18} + \dots - 17099604835172352) \\
 & \vdots \\
 & + \xi(-7485121363968k^{17} + \dots + 13043875807494144k^{13}) \\
 & + 154986042359808k^{16} + \dots - 638730356391936k^{14}.
 \end{aligned} \tag{3.74}$$

Con esto termina la demostración.  $\square$

A continuación presentamos una exploración numérica del sistema (3.39) para valores fijos de los parámetros, con el valor de  $\mu$  dado en el Teorema 3.1. Analizaremos dos casos, ambos con  $k = 12$ , primero con parámetros en la región *IIa* mostrada en la Fig. 3.1, en donde la bifurcación es supercrítica, y en el segundo caso tomaremos parámetros en la región *IIIb*, en donde la bifurcación es subcrítica.

Para el primer caso, sean  $k = 12$ ,  $r = 131/100$ . Después de hacer las sustituciones pertinentes en (3.39), obtenemos el sistema

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= x \left( -\frac{z}{x+y+1} - \frac{131(x-3)}{1200} \right), \\
 \dot{y} &= \frac{131((2b-9)y+9x)}{1200} - \frac{byz}{x+y+1}, \\
 \dot{z} &= \frac{z(280078b-236049)(b(x-2y+1)-2x+y+1)}{262(2138b^2-3448b+1221)(x+y+1)}.
 \end{aligned} \tag{3.75}$$

El valor de bifurcación en este caso es  $b_0 = 34/131$  y se tienen equilibrios en los puntos

$$P = \left( 1, 1, \frac{131}{200} \right), \quad P_0 = \left( 3, \frac{27}{9-2b}, 0 \right). \tag{3.76}$$

Sea  $b = 33/131 < b_0$ . Los valores propios de las matrices correspondientes a la linealización del sistema en  $P$ ,  $P_0$  son

$$-1, -\frac{1}{3600} \pm \frac{1}{1800} i \sqrt{\frac{188428275011}{507646}}, \quad y \quad -\frac{371}{400}, \frac{294375485}{675930649}, -\frac{131}{400}, \quad (3.77)$$

respectivamente, por lo que  $P$  es estable y  $P_0$  es un punto silla.

El retrato de algunas soluciones representativas del comportamiento en una vecindad de  $P$  se muestra en la Fig. 3.11. Todas se aproximan a  $P$  al incrementar  $t$ , incluidas aquellas con condiciones iniciales cercanas a  $P_0$ , las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 3.12.

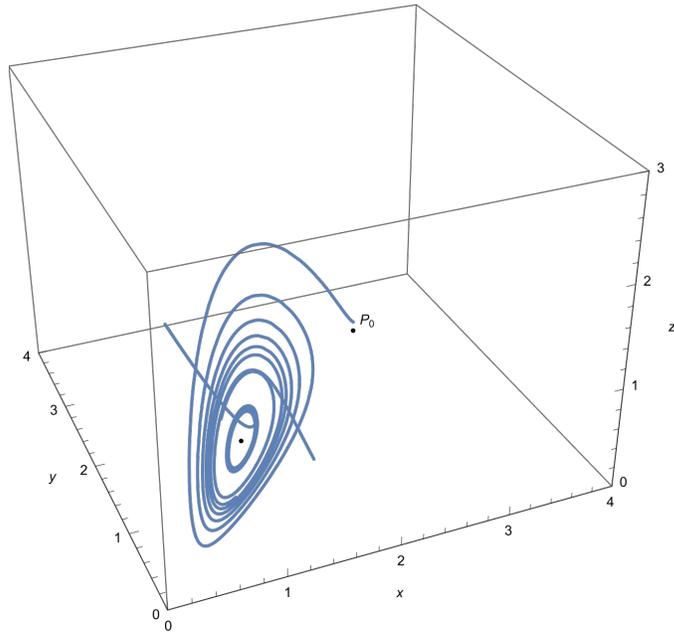


Fig. 3.11: Soluciones de (3.75) aproximándose a  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

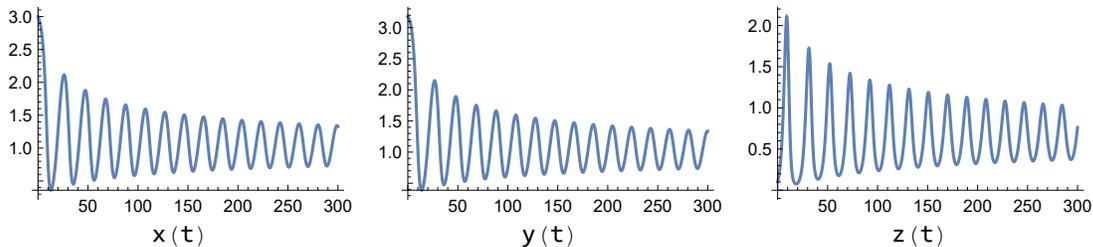


Fig. 3.12: Líneas de tiempo de una solución de (3.75) con condición inicial cercana a  $P_0$ . Caso  $b < b_0$ .

Cuando  $b > b_0$  el equilibrio pierde estabilidad y se genera un ciclo límite estable en una vecindad de  $P$ . Para ilustrar esto haremos  $b = 35/131 > b_0$ . Los valores propios de la linealización del sistema en  $P$ ,  $P_0$  son

$$-1, \frac{1}{3600} \pm \frac{1}{1800} i \sqrt{\frac{6132488533621}{15527102}}, \quad y \quad -\frac{1109}{1200}, \frac{28646842891}{61898792123}, -\frac{131}{400}, \quad (3.78)$$

respectivamente, de manera que  $P$  ha perdido estabilidad mientras que  $P_0$  permanece siendo un punto silla. El retrato del sistema en una vecindad de  $P$  se exhibe en la Fig. 3.13. La solución en azul eventualmente oscila alejándose del equilibrio y acercándose al ciclo límite, sus líneas de tiempo se muestran en la Fig. 3.14. Las soluciones en gris se aproximan al ciclo límite mientras se acercan a  $P$ . Las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 3.15.

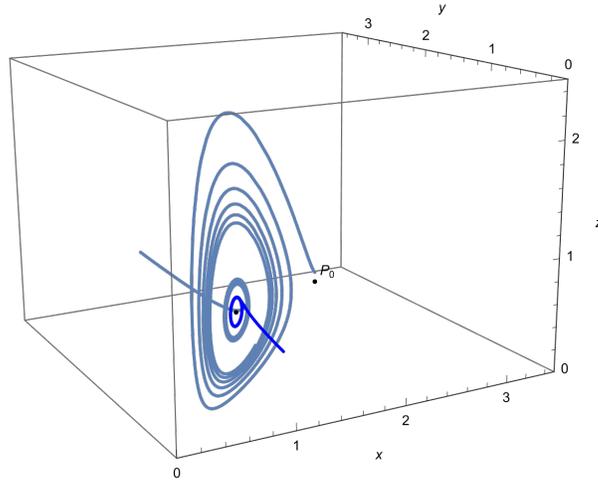


Fig. 3.13: Retrato del sistema (3.75) en una vecindad de  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

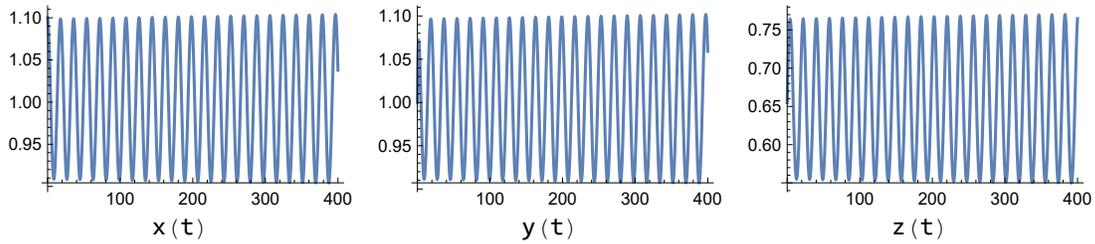


Fig. 3.14: Líneas de tiempo de una solución de (3.75) alejándose de  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

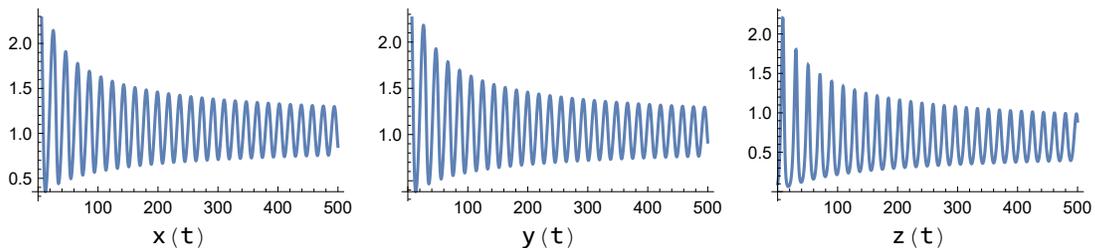


Fig. 3.15: Líneas de tiempo de una solución de (3.75) acercándose a  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

Ahora tomaremos parámetros en la región  $IIIb$ , específicamente,  $k = 12$ ,  $r = 185/100$ .

En este caso, tenemos el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( -\frac{z}{x+y+1} - \frac{37}{240}(x-3) \right), \\ \dot{y} &= \frac{37}{240}((2b-9)y+9x) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= \frac{z(15022b-88161)(b(x-2y+1)-2x+y+1)}{74(406b^2-776b+147)(x+y+1)}, \end{aligned} \quad (3.79)$$

con equilibrio en los puntos dados en (3.76) y valor de bifurcación  $b_0 = 158/37$ . De acuerdo con el Teorema 3.1, para  $b \leq b_0$  existe un ciclo límite inestable en una vecindad de  $P$ , que desaparece cuando  $b > b_0$  y el punto de equilibrio se vuelve inestable. Sea  $b = 157/37 < b_0$ , los valores propios de la linealización del sistema en  $P$ ,  $P_0$  en este caso son

$$-1, -\frac{1}{720} \pm \frac{1}{360}i\sqrt{\frac{146487963683}{11401906}}, \quad y \quad \frac{3275882107}{6128524475}, -\frac{37}{80}, -\frac{19}{240}, \quad (3.80)$$

respectivamente, de donde  $P$  es estable y  $P_0$  un punto silla. El retrato del sistema en una vecindad de  $P$  se muestra en la Fig. 3.16. Las soluciones entran a una variedad de dimensión dos que pasa por  $P$  y después oscilan alrededor de este. Aquellas en gris lo hacen acercándose a  $P$ , las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 3.17. La solución en negro también se acerca a  $P$ , pero es muy cercana al ciclo límite, sus líneas de tiempo se exhiben en la Fig. 3.18. Las soluciones en azul se alejan del equilibrio y su  $\omega$ -límite es otro ciclo límite, que se ilustra en la Fig. 3.19 junto con el retrato de una de ellas. Las líneas de tiempo correspondientes se muestran en la Fig. 3.20. La cuenca de atracción de este último ciclo límite incluye a una vecindad de  $P_0$ , por supuesto sin tomar en cuenta los puntos con  $z = 0$ .

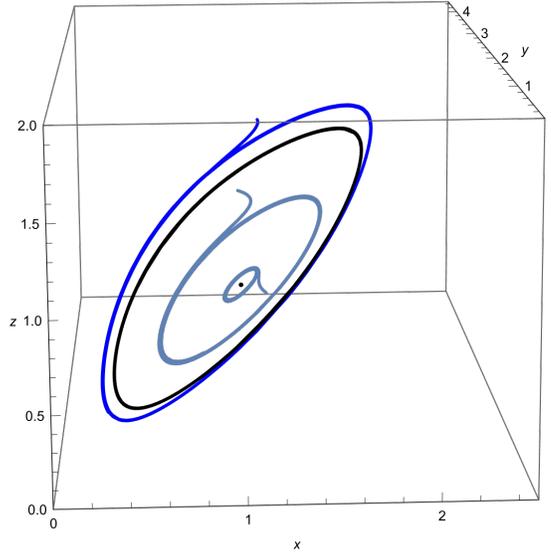


Fig. 3.16: Retrato del sistema (3.79) en una vecindad de  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

Ilustraremos el caso  $b > b_0$  con  $b = 159/37$ . Las matrices de la parte lineal del sistema (3.79) en  $P$ ,  $P_0$ , tienen valores propios

$$-1, \frac{1}{720} \pm \frac{1}{40}i\sqrt{\frac{65865727}{437046}}, \quad y \quad \frac{119763557}{231415857}, -\frac{37}{80}, -\frac{1}{16}, \quad (3.81)$$

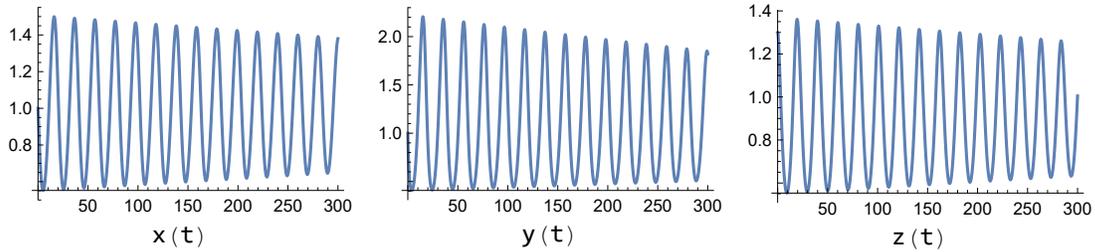


Fig. 3.17: Líneas de tiempo de una solución de (3.75) acercándose a  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

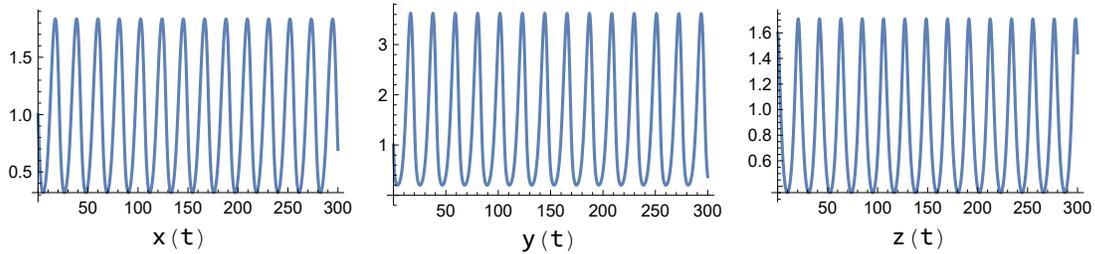


Fig. 3.18: Líneas de tiempo de una solución de (3.75) cercana al ciclo límite. Caso  $b < b_0$ .

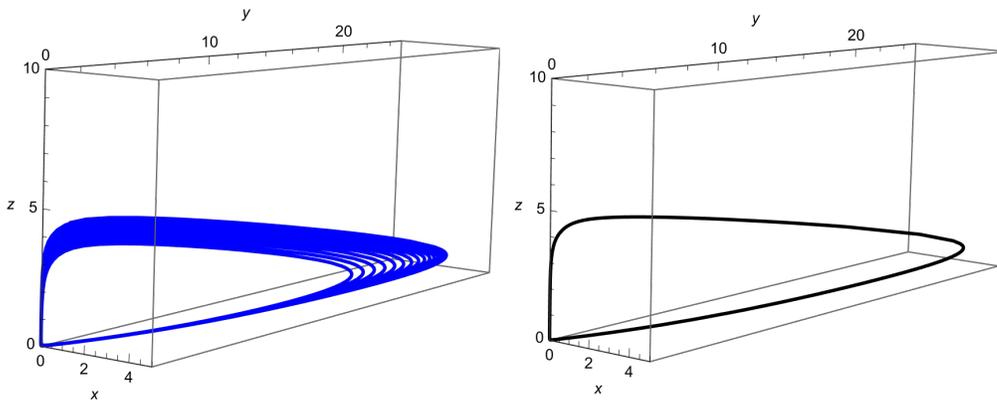


Fig. 3.19: Retrato y  $\omega$ -límite de una solución de (3.75) que oscila alejándose de  $P$ . Caso  $b < b_0$ .

respectivamente. El equilibrio  $P$  pierde estabilidad al incrementarse  $b$  mientras que  $P_0$  sigue siendo un punto silla. El retrato del sistema en una vecindad de  $P$  se muestra en la Fig. 3.21. Todas las soluciones oscilan alejándose de  $P$  y aunque su  $\omega$ -límite es una órbita periódica, la amplitud de las oscilaciones es tal que se alcanzan poblaciones relativamente grandes al compararlas con  $P$ . Las líneas de tiempo de una de estas soluciones se muestran en la Fig. 3.22.

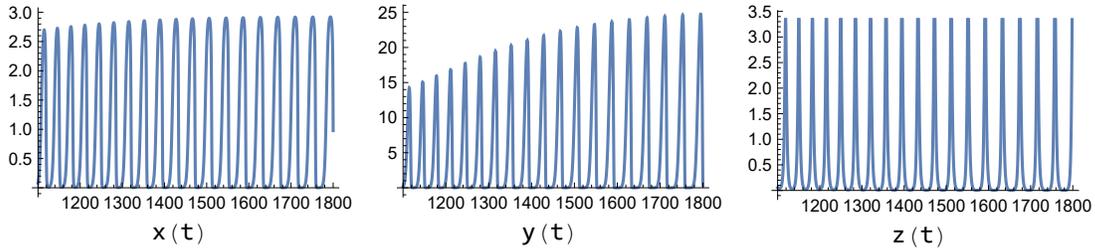


Fig. 3.20: Líneas de tiempo de la solución mostrada en la Fig. 3.19. Caso  $b < b_0$ .

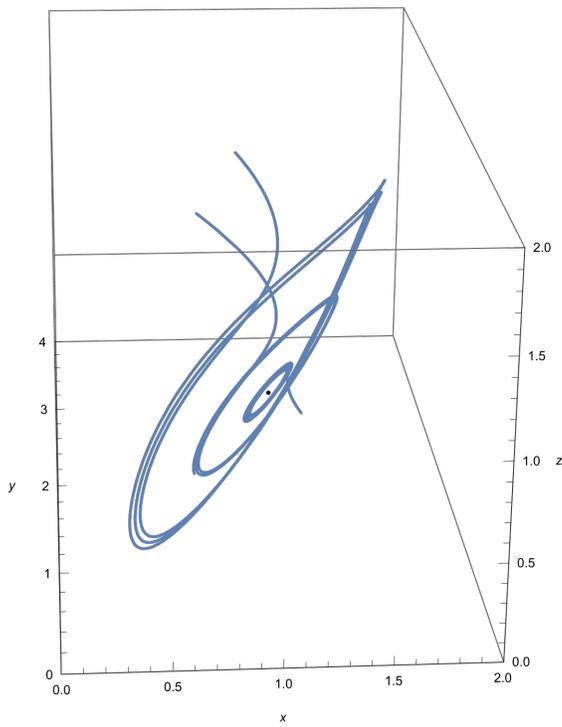


Fig. 3.21: Retrato del sistema (3.79) en una vecindad de  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

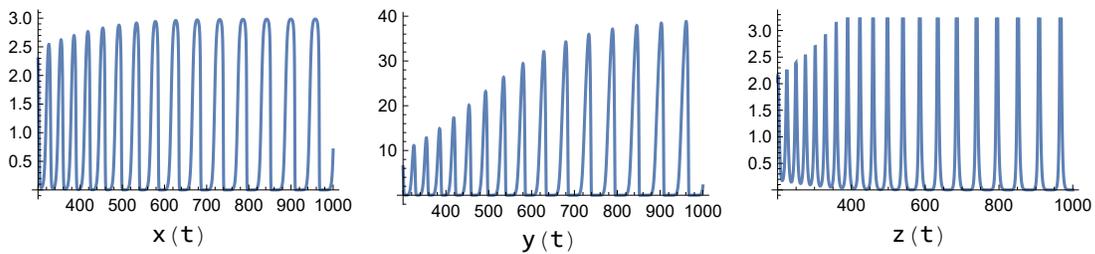


Fig. 3.22: Líneas de tiempo de una solución de (3.79) alejándose de  $P$ . Caso  $b > b_0$ .

En todos los casos contemplados en el Teorema 3.1 el punto de equilibrio  $P$  pierde estabilidad al incrementarse  $b$ , lo que puede ocurrir si disminuye la eficiencia del

depredador para depredar a la clase reproductiva.

También se observa que  $k$ , la capacidad de carga del medio respecto de la clase reproductiva, tiene un papel desestabilizador del sistema en el siguiente sentido: Si el equilibrio se tiene para valores pequeños de  $k$ , entonces la pérdida de estabilidad no es tan drástica, pues conlleva la aparición de un ciclo límite estable en una vecindad de  $P$ . Al aumentar  $k$ , surgen nuevas regiones en el espacio de parámetros en donde al perderse la estabilidad, las poblaciones presentan oscilaciones de amplitud creciente alejándose del equilibrio. A diferencia de los modelos anteriores, estas oscilaciones son acotadas y tienden a un ciclo límite, sin embargo este ciclo abandona la vecindad del punto de equilibrio, alcanzando poblaciones relativamente grandes comparadas con  $P$ . Nótese además que aumentando  $k$  es posible pasar de una región en donde la bifurcación es supercrítica a otra en donde la bifurcación es subcrítica, pero no a la inversa (Fig. 3.1).

Más aún, recuérdese que en la ecuación (3.47),  $\epsilon$  representa a la parte real de los valores propios de la linealización del sistema en  $P$ . Puesto que

$$\frac{\partial \epsilon}{\partial k} = \frac{(b+4)r}{6k^2} > 0, \quad (3.82)$$

existe la posibilidad de que al aumentar la capacidad de carga del medio el equilibrio pierda estabilidad, fenómeno conocido como paradoja del enriquecimiento [40]. Si el equilibrio  $P_0$  en el plano  $z = 0$  es atractor, entonces la desestabilización de  $P$  puede en principio provocar que el depredador tienda a extinguirse aún para condiciones iniciales cercanas a  $P$ .

Como se hizo notar en (3.42),  $P_0$  es un punto silla del sistema (3.39). Para analizar un caso en el que  $P_0$  sea un nodo atractor, efectuamos las sustituciones  $c = 1$ ,  $s = r/4$  en (3.32) y (3.33), obteniendo el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( r \left( \frac{3}{4} - \frac{x}{k} \right) - \frac{z}{x+y+1} \right), \\ \dot{y} &= \frac{1}{4}r \left( y \left( -\frac{4b}{k} + 3b - 1 \right) + x \right) - \frac{byz}{x+y+1}, \\ \dot{z} &= -\frac{\mu z (b(x-2y+1) - 2x + y + 1)}{(b+1)(x+y+1)}, \end{aligned} \quad (3.83)$$

sujeto a las restricciones

$$k > \frac{4}{3}, \quad b < \frac{k}{3k-4}, \quad (3.84)$$

y con equilibrio en los puntos

$$P = \left( 1, 1, \left( \frac{9}{4} - \frac{3}{k} \right) r \right), \quad P_0 = \left( \frac{3k}{4}, \frac{3k^2}{4(b(4-3k)+k)}, 0 \right). \quad (3.85)$$

De acuerdo con la Proposición 3.4, dos valores propios de la matriz jacobiana del sistema en  $P_0$  son siempre negativos. Se puede verificar que el tercer valor propio es negativo simultáneamente con las restricciones (3.84) si y sólo si se satisfacen las condiciones

$$k > 4, \quad \frac{1}{2} \left( \frac{5k-4}{3k+4} - \sqrt{\frac{(k-4)(13k-4)}{(3k+4)^2}} \right) < b < \frac{k}{3k-4}. \quad (3.86)$$

En adelante supondremos que se cumplen estas condiciones, en cuyo caso el sistema (3.83) tiene un segundo equilibrio de coexistencia  $P'$  con coordenadas

$$\begin{aligned} P'_1 &= -\frac{(b+1)(4b+k)}{4(b-2)b}, & P'_2 &= \frac{bk+k}{4b-8b^2}, \\ P'_3 &= -\frac{3r(b(3b-5)k+4b(b+1)+k)(b(b(k+8)-4)-k)}{16(b-2)^2b^2(2b-1)k}. \end{aligned} \quad (3.87)$$

El siguiente teorema se demuestra de forma análoga al Teorema 3.1, omitiremos su demostración.

**Teorema 3.2** *Si*

$$\mu = \frac{2(b+1)(3k^2(2br-r^2+8)-2kr(b(3r+4)-5r+16)+8br^2)}{(3k-4)r(k(-8b^2+b(r+8)+r-8)+4b(2b-1)r)},$$

y

$$r_1 < r < r_2, \quad \text{con} \quad r_1 \approx 3.9501, \quad r_2 \approx 4.8948,$$

entonces existe un intervalo  $(b_1(r), b_2(r))$  tal que para toda  $b \in (b_1, b_2)$  se satisface lo siguiente:

(i) *El sistema (3.83) tiene en  $P$  una bifurcación de Hopf supercrítica cuando*

$$k = k_0(r, b) = \frac{4(b+4)r}{3(br+4)}.$$

(ii) *El punto de equilibrio  $P_0$  es estable.*

(iii) *El sistema tiene un segundo punto de equilibrio de coexistencia  $P'$ , que es inestable.*

Las expresiones para  $b_1(r)$ ,  $b_2(r)$  en el teorema anterior son

$$\begin{aligned} b_1(r) &= \xi_2, \\ b_2(r) &= \begin{cases} \xi_3, & \text{si } r_1 < r \leq 4 \\ \psi_1, & \text{si } 4 < r < r_2 \end{cases} \end{aligned} \quad (3.88)$$

donde  $\xi_i$  es la  $i$ -ésima raíz real del polinomio

$$p(\xi) = 6\xi^3r + \xi^2(10r+12) + \xi(12-19r) + 4r, \quad (3.89)$$

$\psi_1$  es la primera raíz real del polinomio

$$q(\psi) = (6r-8)\psi^3 - 2r\psi^2 + (5r+12)\psi + 4r - 32, \quad (3.90)$$

$r_1 \approx 3.9501$  es la segunda raíz real del polinomio

$$2419r^4 - 10420r^3 + 4084r^2 - 2784r + 576, \quad (3.91)$$

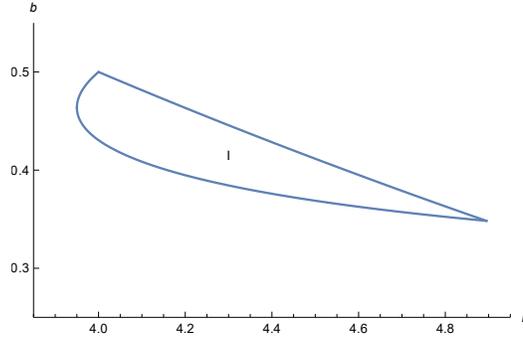


Fig. 3.23: Para  $(r, b)$  en al región  $I$  el sistema (3.83) tiene una bifurcación supercrítica de Hopf en  $P$  con parámetro de bifurcación  $k$ .

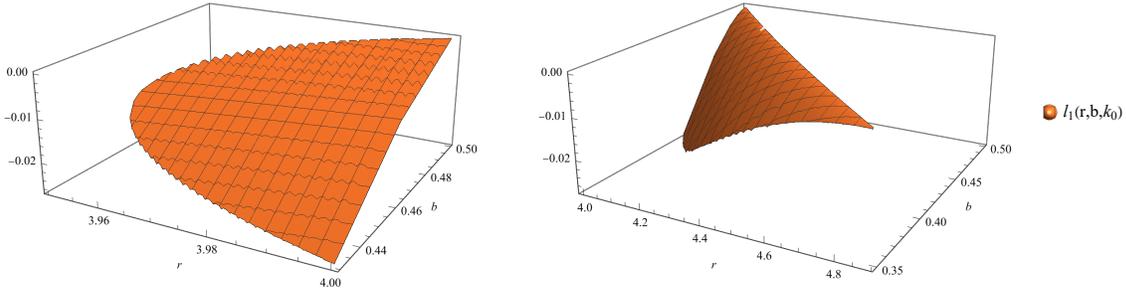


Fig. 3.24: Gráfica del primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(r, b, k_0)$  en la región  $I$ .

y  $r_2 \approx 4.8948$  es la segunda raíz real del polinomio

$$9r^4 - 40r^3 - 11r^2 - 40r - 16. \quad (3.92)$$

La región  $I$  delimitada por estas curvas se muestra en la Fig. 3.23.

El primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(r, b, k_0)$  es negativo en toda la región  $I$ , por lo que en efecto la bifurcación de Hopf es supercrítica (ver Fig. 3.24).

Para dar un ejemplo del comportamiento del sistema en la región  $I$  con el valor de  $\mu$  dado en el Teorema 3.2, hacemos  $r = 42/10$ ,  $b = 42/100$ , en (3.83) y tenemos entonces el sistema

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( -\frac{21x}{5k} - \frac{z}{x+y+1} + \frac{63}{20} \right), \\ \dot{y} &= \frac{21}{100} \left( \frac{1}{10}y \left( -\frac{84}{k} - \frac{20z}{x+y+1} + 13 \right) + 5x \right), \\ \dot{z} &= \frac{2(3820k^2 + 3451k - 12348)z(79x - 8y - 71)}{7(3k - 4)(545k + 7056)(x + y + 1)}, \end{aligned} \quad (3.93)$$

que tiene equilibrios en los puntos

$$\begin{aligned}
 P &= \left( 1, 1, \frac{63(3k - 4)}{20k} \right), \\
 P' &= \left( \frac{71(25k + 42)}{3318}, \frac{1775k}{336}, \frac{5(1427k - 5964)(2059k + 672)}{2795968k} \right), \\
 P_0 &= \left( \frac{3k}{4}, \frac{75k^2}{168 - 26k}, 0 \right).
 \end{aligned} \tag{3.94}$$

De acuerdo con el Teorema 3.2, el valor de bifurcación para esta elección de  $r, b$ , es  $k_0 = 6188/1441$ .

Supongamos primero que  $k = 6100/1441 < k_0$ . Los valores propios de la linealización del sistema en  $P, P_0$ , son respectivamente

$$\begin{aligned}
 & -1, -\frac{15851}{1525000} \pm \frac{i}{1525000} \sqrt{\frac{99668890093455347551}{3373049}}, \\
 & \text{y} \\
 & -\frac{63}{20}, -\frac{54789}{381250}, -\frac{253696672534408}{4859529907776509},
 \end{aligned} \tag{3.95}$$

mientras que en  $P'$  los valores propios son aproximadamente

$$-3.1287, -.1929, .04, \tag{3.96}$$

de donde  $P, P_0$  son estables y  $P'$  es un punto silla.

Las soluciones con condición inicial en una vecindad de  $P$  se aproximan a  $P$  oscilando alrededor de este, y existen soluciones arbitrariamente cercanas a  $P'$  que exhiben el mismo comportamiento (ver Fig. 3.25). Las líneas de tiempo de una de estas últimas soluciones se muestran en la Fig. 3.26.

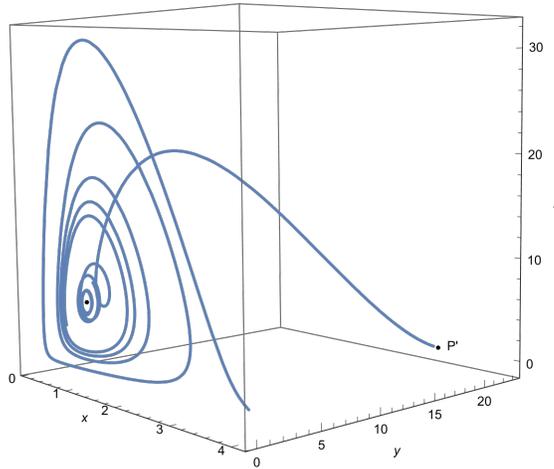


Fig. 3.25: Retrato del sistema (3.93) en una vecindad de  $P$ . Caso  $k < k_0$ .

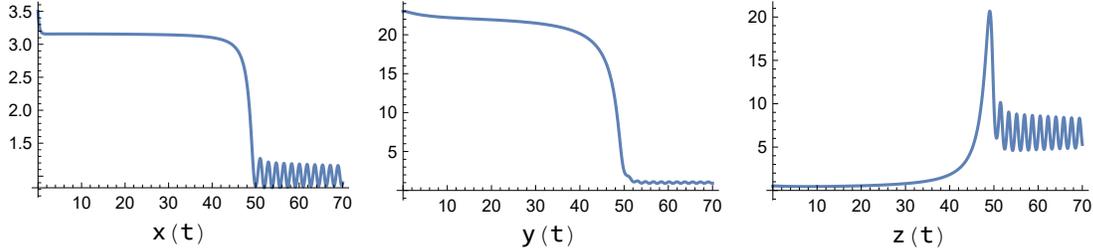


Fig. 3.26: Líneas de tiempo de una solución de (3.93) con condición inicial cercana a  $P'$  y cuyo  $\omega$ -límite es  $P$ . Caso  $k < k_0$ .

El retrato del sistema en una vecindad de  $P'$  se muestra en la Fig. 3.27. Las soluciones en gris eventualmente oscilan alrededor de  $P$  aproximándose al mismo. En contraste, las soluciones en azul son atraídas por  $P_0$  (ver Fig. 3.28 para las líneas de tiempo). Las cuencas de atracción de  $P$ ,  $P_0$  son separadas por una superficie que pasa por  $P'$  y cuya coordenada  $z$  es una función creciente de  $y$ . Esto muestra que la interferencia puede causar la extinción del depredador. En efecto, por la parte (iv) de la proposición 3.5, que el sistema tenga dos puntos de equilibrio de coexistencia implica que  $b\alpha - \mu < 0$ , de manera que el depredador no puede subsistir alimentándose sólo de la clase no reproductiva, que además interfiere con la depredación de la clase reproductiva, que si puede sustentarlo (también por la parte (iv) de la proposición 3.5). Para sobrevivir el depredador necesita reducir la población de la clase no reproductiva, lo que puede lograr si es suficientemente numeroso. Esto es lo que sucede por ejemplo en la solución con las líneas de tiempo ilustradas en la Fig. 3.26. Si por el contrario la población del depredador no es suficientemente grande, este se extingue debido a la sobreabundancia de la presa menos nutritiva y su interferencia con la depredación de la clase más nutritiva.

Ahora sea  $k = 6300/1441 > k_0$ . Los valores propios de las matrices correspondientes a la parte lineal del sistema son

$$\begin{aligned}
 & -1, \frac{1441}{112500} \pm \frac{i}{56250} \sqrt{\frac{82813423508689}{1999}}, \quad \text{en } P, \\
 & -\frac{63}{20}, -\frac{35030896001}{185236289523}, -\frac{1631}{12500}, \quad \text{en } P_0, \\
 & -3.0757, -.2661, .1033, \quad (\text{aproximadamente}) \text{ en } P',
 \end{aligned} \tag{3.97}$$

así que el enriquecimiento del sistema provoca una pérdida de estabilidad en  $P$ . Sin embargo las soluciones con condición inicial en una vecindad de  $P$  permanecerán cerca de este, en particular el depredador no se extingue, pues como ocurre una bifurcación de Hopf supercrítica, surge un ciclo límite estable que asume el rol atractor que tenía  $P$  antes de perder estabilidad. En la Fig. 3.29 mostramos el retrato del sistema cerca de  $P$ . Las soluciones en azul entran a una superficie que pasa por  $P$  y después oscilan alejándose del equilibrio (Fig. 3.30). Las soluciones en gris hacen lo propio pero acercándose a  $P$  (Fig. 3.31). La Fig. 3.32 ilustra las líneas de tiempo de la solución en negro, que es muy cercana al ciclo límite.

En la Fig. 3.33 se aprecia que el comportamiento en la vecindad de  $P'$  y  $P_0$  no cambia cuando  $k > k_0$ . Las soluciones en azul están en la cuenca de atracción del ciclo límite y las soluciones en gris se aproximan a  $P_0$ .

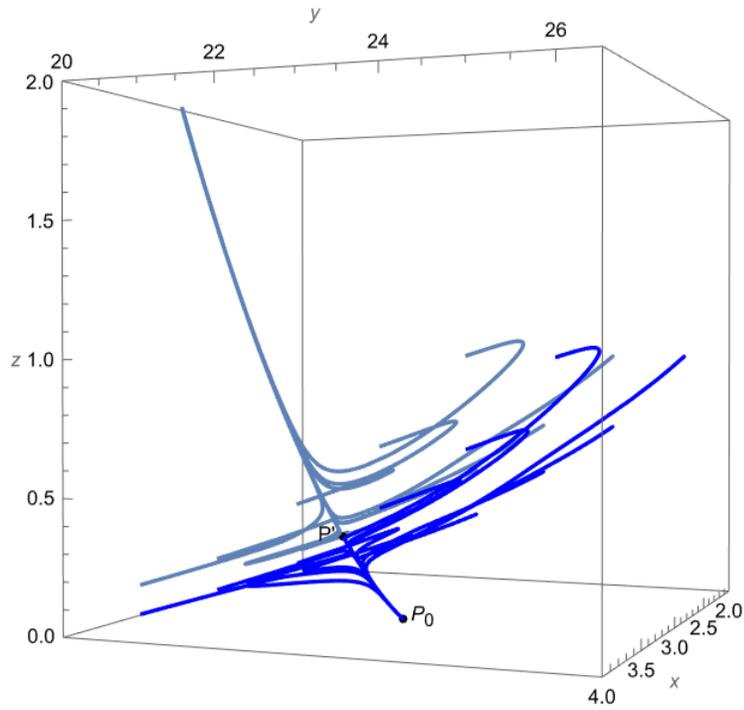


Fig. 3.27: Retrato del sistema (3.93) en una vecindad de  $P'$ . Caso  $k < k_0$ .

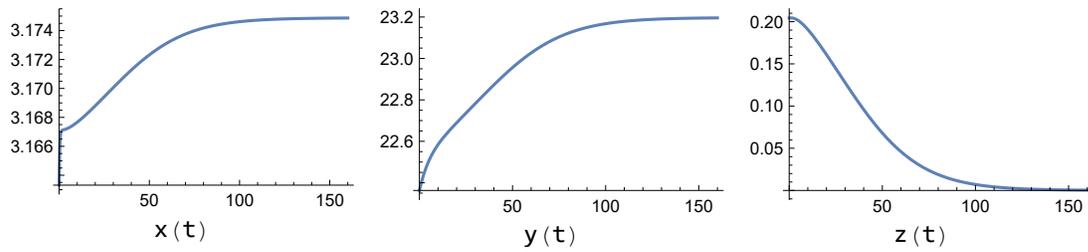


Fig. 3.28: Líneas de tiempo de una solución de (3.93) aproximándose a  $P_0$ . Caso  $k < k_0$ .

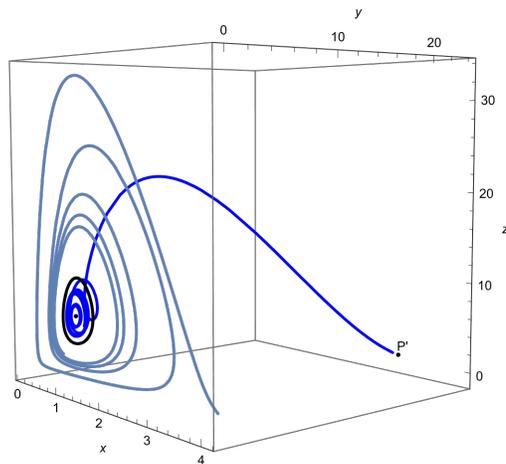


Fig. 3.29: Retrato del sistema (3.93) en una vecindad de  $P$ . Caso  $k > k_0$ .

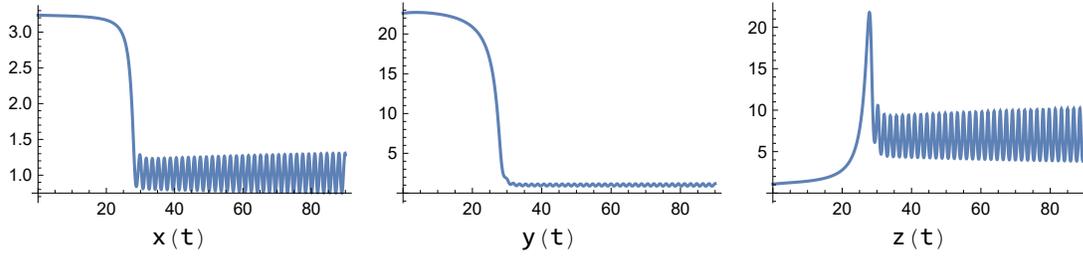


Fig. 3.30: Líneas de tiempo de una solución de (3.93) que eventualmente oscila alejándose de  $P$  y acercándose al ciclo límite. La condición inicial es cercana a  $P'$ . Caso  $k > k_0$ .

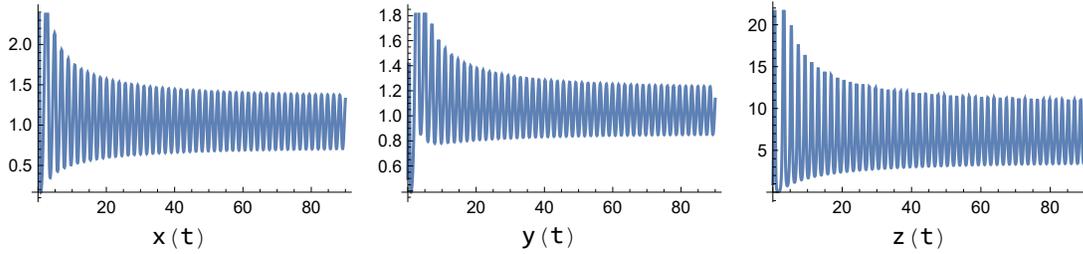


Fig. 3.31: Líneas de tiempo de una solución de (3.93) acercándose a  $P$ . Caso  $k > k_0$ .

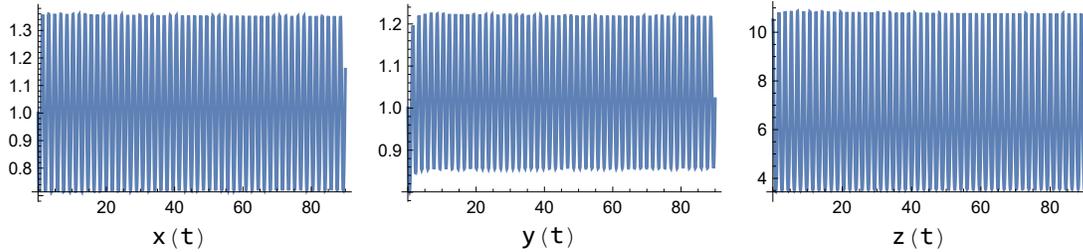


Fig. 3.32: Líneas de tiempo de una solución de (3.93) cercana al ciclo límite. Caso  $k > k_0$ .

También se puede dar el caso en el que siendo  $P_0$  un atractor,  $P$  pierda estabilidad debido a una disminución en la eficiencia de la depredación sobre la clase reproductiva. Para analizar esta posibilidad, consideramos el sistema (3.83) sujeto a las condiciones (3.86). Tenemos entonces el siguiente teorema.

**Teorema 3.3** *Supongamos que*

$$\mu = \frac{2(b+1)(3k^2(2br-r^2+8) - 2kr(b(3r+4) - 5r+16) + 8br^2)}{(3k-4)r(k(-8b^2+b(r+8)+r-8) + 4b(2b-1)r)},$$

$$k_1 < k < k_2, \quad r_1(k) < r < r_2(k),$$

donde

$$k_1 = 4, \quad k_2 \approx 4.9743,$$

$$r_1(k) = \frac{2k \left( k \left( -15k - 3\sqrt{(k-4)(13k-4)} + 128 \right) + 4 \left( \sqrt{(k-4)(13k-4)} + 28 \right) \right)}{k(k(3k-88) + 432) + 256}$$

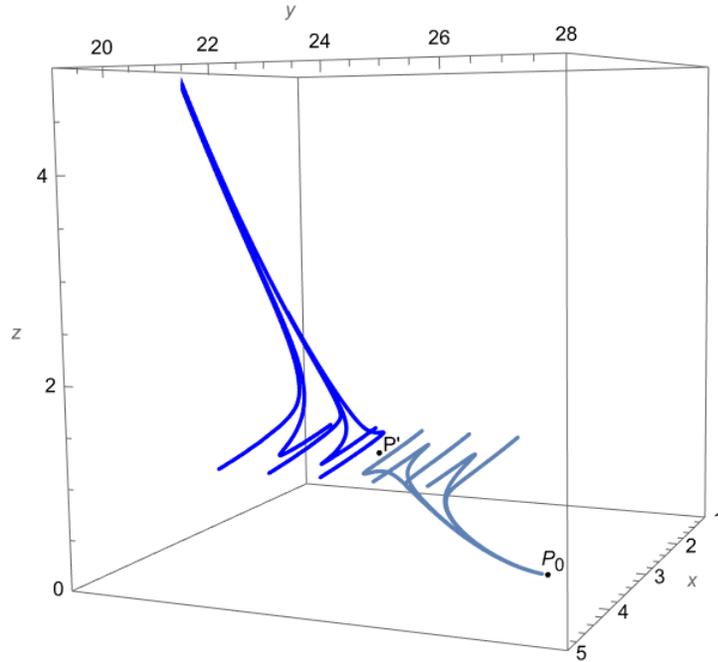


Fig. 3.33: Soluciones de (3.93) con condición inicial cercana a  $P'$ . Caso  $k > k_0$ .

y  $r_2(k)$  es la primera raíz real del polinomio

$$p(r) = (3k^3 + 8k^2 - 80k + 768) r^3 + (-36k^3 + 256k^2 - 1984k) r^2 + (1536k^2 - 96k^3) r - 384k^3.$$

Entonces se satisface lo siguiente:

(i) El sistema (3.83) tiene en  $P$  una bifurcación de Hopf supercrítica cuando

$$b = b_0(k, r) = \frac{12k - 16r}{4r - 3kr}.$$

Existe un ciclo límite estable en una vecindad de  $P$  para valores de  $b > b_0$ .

(ii) El punto de equilibrio  $P_0$  es estable.

(iii) El sistema tiene un segundo punto de equilibrio de coexistencia  $P'$ , que es inestable.

En la Fig. 3.34 se muestra la región en el plano  $kr$  en la que ocurre la bifurcación de Hopf establecida en este teorema.

Debido a la presencia del ciclo límite estable, las soluciones cercanas a  $P$  permanecen en la vecindad de este aún después de que el equilibrio pierde estabilidad. Con los valores  $k = 43/10$ ,  $r = 425/100$ , el retrato del sistema (3.83) en una vecindad de  $P$  antes y después de la bifurcación se muestra en la Fig. 3.35. Las soluciones en gris se acercan a  $P$ , aquellas en azul se alejan de este. El comportamiento de las soluciones en la vecindad de los puntos de equilibrio es el mismo que el observado cuando  $k$  es el parámetro de bifurcación.

En los resultados en esta sección, hemos visto como la depredación de la clase reproductiva contribuye a la estabilidad del equilibrio de coexistencia  $P$ . Si la eficiencia

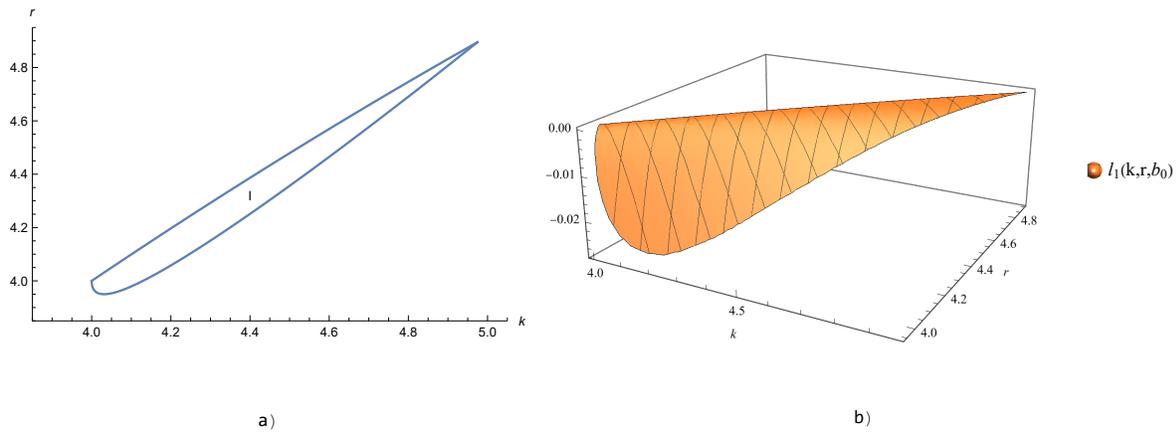


Fig. 3.34: a) Región  $I$  acotada por las curvas  $r_1(k)$ ,  $r_2(k)$ , dadas en el Teorema 3.3. b) Gráfica del primer coeficiente de Lyapunov  $l_1(k, r, b_0)$  de  $P$  en la región  $I$ .

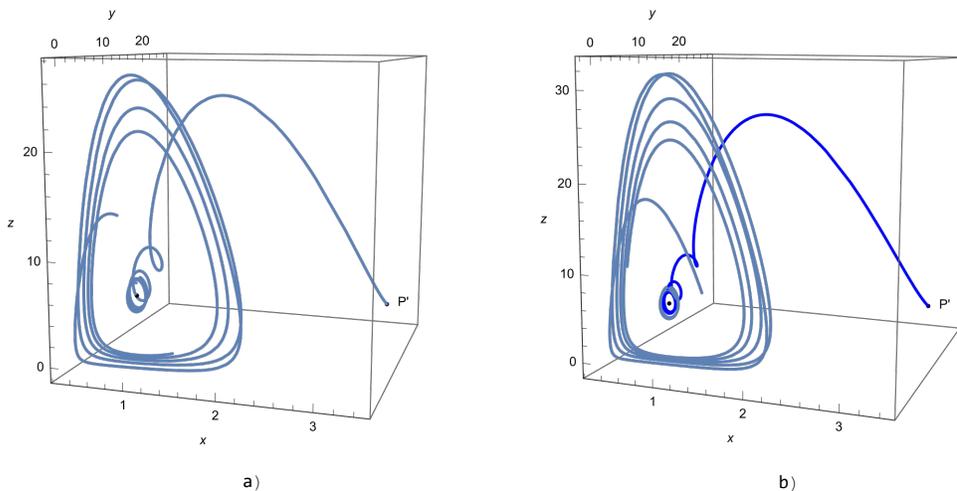


Fig. 3.35: Retrato del sistema (3.83) en una vecindad de  $P$ , con  $k = 43/10$ ,  $r = 425/100$ . a) Caso  $b < b_0$ . b) Caso  $b > b_0$ .

de esta depredación aumenta entonces el equilibrio gana estabilidad, mientras que la disminución de la misma lleva a una pérdida de estabilidad. Esto concuerda con lo observado en los modelos analizados en los capítulos anteriores.

También se ha observado que el enriquecimiento del sistema (es decir, el incremento de la capacidad de carga del medio) tiene un efecto desestabilizador, tanto en el tipo de bifurcación que se obtiene, como en la estabilidad del punto de equilibrio.

Todo lo anterior, refuerza la idea de que para que el equilibrio sea estable es clave que el depredador limite el crecimiento de la clase reproductiva.

Por otra parte, nótese que mientras más grande es  $k$ , más se asemeja el crecimiento de la clase reproductiva (cerca de  $P$ ) al crecimiento exponencial, de manera que el modelo en el capítulo 2 aproxima cada vez mejor al modelo analizado en este capítulo. Esto se refleja en el Teorema 3.1, pues el comportamiento descrito por esta (para cada  $k$

suficientemente grande) es cualitativamente el mismo que el observado en el Teorema 2.1. Las Figs. 3.1, 3.2, nos dan entonces una idea de como cambia el comportamiento en la vecindad de  $P$ , al transitar continuamente entre ambos modelos.

## 4 Conclusiones

En esta tesis hemos analizado el efecto de la depredación selectiva (basada en la edad de la presa) en tres modelos depredador presa, que se obtienen como variaciones de un modelo más general al considerar distintos supuestos.

En los primeros dos modelos el crecimiento de la clase reproductiva es exponencial en ausencia del depredador, y esto lleva a que no todas las soluciones sean acotadas. En el tercero, el crecimiento de la clase reproductiva es logístico y todas las soluciones son eventualmente acotadas.

En los tres casos el origen es un punto silla, por lo que desde un punto de vista estrictamente matemático, nuestros modelos no contemplan la extinción de ambas especies. Por otro lado, hemos mostrado que los modelos con crecimiento exponencial de la clase reproductiva tienen a lo más un punto de equilibrio de coexistencia, mientras que en el caso del crecimiento logístico puede haber hasta dos de estos equilibrios. Más aún, este último modelo dado en la sección 3 tiene un punto de equilibrio en el cual el depredador está extinto.

Cuando la depredación de cada clase es independiente de la otra (modelo 1), la existencia del equilibrio de coexistencia depende en buena medida del aprovechamiento que obtiene el depredador al consumir cada clase. De hecho, basta con que la clase reproductiva pueda sustentar por sí misma al depredador para que exista el equilibrio. En caso contrario, esta deficiencia se debe compensar con una tasa suficientemente grande de transferencia a la otra clase, siempre y cuando ambas clases en conjunto puedan sustentar al depredador. Al considerar una interferencia de cada clase en la depredación de la otra (modelos 2 y 3), se requiere de un balance entre la tasa de transferencia y la eficiencia y aprovechamiento de la depredación. Por ejemplo, puede ser necesaria una eficiencia mínima en la depredación de una clase no sólo por su valor alimenticio, sino también para mantener a su población por debajo de un cierto número y limitar así la interferencia con la depredación de la otra clase. En el capítulo 3 vimos un ejemplo extremo de esto, en el que el depredador se beneficia poco del consumo de la clase no reproductiva y esta es tan abundante que lleva a la extinción de poblaciones pequeñas del depredador. Este balance al que nos referimos está capturado en las condiciones suficientes y necesarias que dimos para la existencia de equilibrios de coexistencia en cada modelo.

Por otro lado, para los tres modelos exhibimos regiones en el espacio de parámetros en donde la depredación de la clase reproductiva tiene un rol estabilizador de los equilibrios (opuesto al de la depredación de la clase no reproductiva). Al disminuir esta eficiencia, los equilibrios pierden estabilidad y pasan de ser estables a inestables.

En el modelo 1, al perderse la estabilidad se generan oscilaciones no acotadas, hasta donde la máxima precisión posible en nuestras simulaciones nos permite ver. Sin embargo, durante estas oscilaciones las orbitas se acercan arbitrariamente al origen, por lo que desde un punto de vista biológico, la pérdida de estabilidad puede llevar a la extinción de ambas especies. Al disminuir la eficiencia de la depredación de la clase reproductiva la población de la presa se dispara, y ante la abundancia del recurso la población del depredador también, pero esta última crece a un ritmo tal que llega un momento en el que no es sustentable, y comienza a decaer junto con la presa debido a la depredación excesiva.

En el modelo 2, donde hay interferencia en la depredación, se observan dos comportamientos dependiendo del rango en que se encuentre  $r$ , la tasa de crecimiento de la clase reproductiva. En el rango en el que  $r$  es más grande, se tiene el mismo com-

portamiento que en el caso anterior, generándose oscilaciones no acotadas al perderse la estabilidad del equilibrio. Sin embargo, en estas oscilaciones las órbitas alcanzan puntos muy cercanos al plano  $z = 0$  y distantes del origen. Las poblaciones se disparan pero sólo el depredador está en peligro de extinción, pues gradualmente va teniendo más dificultad para compensar la interferencia. Por otro lado, en el rango inferior de  $r$ , la pérdida de estabilidad va acompañada del surgimiento de un ciclo límite estable en una vecindad del equilibrio. Si la tasa de crecimiento de la clase reproductiva no es tan grande, su población no se dispara y el sistema se estabiliza cerca del equilibrio.

En el modelo 3, además de la interferencia en la depredación hemos supuesto que el crecimiento de la clase reproductiva es logístico. Si la capacidad de carga del medio es suficientemente grande, el comportamiento cerca del equilibrio en cuestión es cualitativamente el mismo que en el modelo anterior, por lo que para ciertos fines, si el medio es rico el modelo exponencial es una buena aproximación del modelo logístico. Sin embargo, a diferencia del modelo anterior, las oscilaciones de amplitud creciente que se producen en la bifurcación de Hopf subcrítica son acotadas, y en nuestra simulación se puede apreciar que su  $\omega$ -límite es un ciclo límite, aunque desde una perspectiva de control biológico este escenario no es deseable, pues se alcanzan poblaciones relativamente grandes comparadas con las del punto de equilibrio. Por otra parte, para valores pequeños de  $k$ , aun cuando el equilibrio pierda estabilidad el sistema permanece en una vecindad de este, pues se genera un ciclo límite estable. Al estar la población de la clase reproductiva cercana a la capacidad de carga del medio, no se dispara y el sistema logra estabilizarse cerca del equilibrio. En este sentido, el enriquecimiento del medio juega un papel desestabilizador del sistema, aumentar la capacidad de carga del medio abre la posibilidad de que se presenten pérdidas de estabilidad más drásticas. También demostramos que dicho enriquecimiento puede desestabilizar al punto de equilibrio mismo, aunque en los parámetros que analizamos el depredador no se extingue, pues se tiene una bifurcación de Hopf supercrítica.

Nuestros resultados sugieren que para la estabilidad de los equilibrios es clave que el depredador controle el crecimiento de la clase reproductiva. Por otro lado, vimos un escenario en el que el depredador se puede extinguir si no es suficientemente eficiente para depredar a la clase no reproductiva y esta interfiere con la depredación, aunque esta falta de eficiencia se puede compensar introduciendo suficientes depredadores al medio. En conclusión, la eficiencia de la depredación sobre cada clase es algo a tomar en cuenta al elegir un depredador como medio de control biológico.

Cabe mencionar que pese a que al fijar valores de algunos parámetros perdimos generalidad, creemos que la complejidad de los cálculos involucrados en nuestros resultados así como de la interpretación de los mismos justifican esta decisión. Por otro lado, no parece que el rol de la depredación selectiva que hemos observado pueda cambiar con otros parámetros, aunque por supuesto esto no lo podemos afirmar con certidumbre. En dado caso, verificar esta conjetura podría ser una línea de investigación a futuro. Otras posibilidades interesantes son considerar un depredador generalista (es decir un depredador que tiene acceso a una fuente alternativa de alimento), un mecanismo de defensa de alguna de las clases, o que la clase no reproductiva sea conformada por los individuos juveniles. Esta última opción es de especial interés, pues en el caso de muchas plagas parece muy natural distinguir entre huevecillos y eclosionados.

Por último, agradezco al proyecto IN114319 PAPIIT-UNAM su apoyo para la realización de esta tesis.

## Bibliografía

- [1] S. Ali, N. Arifin, R. Naji, F. Ismail and N. Bachok, Analysis of ecological model with Holling type IV functional response, *Int. J. Pure Appl. Math.* **106** (2016) 317-331.
- [2] L. Allen, *An introduction to mathematical biology*, (Pearson, 2007).
- [3] A.A. Andronov, E.A. Leontovich, I.I. Gordon, and A.G. Maier, *Theory of Bifurcations of Dynamical Systems on a Plane*, (Israel Program Sci. Transl., 1971)
- [4] V. Balu, V. Messmer, M. Logan, A.L. Hayashida-Boyles and S. Uthicke, Is predation of juvenile crown-of-thorns seastars (*Acanthaster cf. solaris*) by peppermint shrimp (*Lysmata vittata*) dependent on age, size, or diet?, *Coral Reefs* **40** (2021) 641–649.
- [5] J.W. Barton, C. Humphrey, D.G. Bourne and K.S. Hutson, Biological controls to manage *Acropora*-eating flatworms in coral aquaculture, *Aquacult. Environ. Interact.* **12** (2020) 61-66.
- [6] L.K. Beay, A. Suryanto, I. Darti and T. Trisilowati, Hopf bifurcation and stability analysis of the Rosenzweig-MacArthur predator-prey model with stage-structure in prey, *Math. Biosci. Eng.* **17** 4 (2020) 4080-4097.
- [7] D. Berger, R. Walters and K. Gotthard, What keeps insects small? — Size dependent predation on two species of butterfly larvae, *Evol. Ecol.* **20** (2006) 575-589.
- [8] G. Blé, M.A. Dela-Rosa and I. Loreto, Stability analysis of a tritrophic model with stage structure in the prey population, *J. Nonlinear Sci. Appl.* **12** (2019) 765-790.
- [9] L. Cai and X. Song, Permanence and stability of a predator–prey system with stage structure for predator, *J. Comput. Appl. Math.* **201** (2007) 356-366.
- [10] V. Castellanos, F. E. Castillo, M. A. Dela-Rosa and I. Loreto, Hopf and Bautin bifurcation in a tritrophic food chain model with Holling functional response types III and IV, *Int. J. Bifurcat. Chaos* **28** (2018) 24 pages.
- [11] J. M. Cushing, Existence and stability of equilibria in age-structured population dynamics, *J. Math. Biol.* **20** (1984) 259-276.
- [12] J. M. Cushing and M. Saleem, A predator prey model with age structure, *J. Math. Biol.* **14** (1982) 231-250.
- [13] M. Falconi, The effect of the prey age structure on a predator-prey system, *Sci. Math. Jpn.* **64** (2006) 691-699.
- [14] M. Falconi, E. González-Olivares and J. Llibre, Zero-Hopf bifurcation in a predator-prey model, *Sci. Math. Jpn.* **76** (2013) 119-127.
- [15] M. Falconi, M. Huenchucona and C. Vidal, Stability and global dynamic of a stage-structured predator–prey model with group defense mechanism of the prey, *Appl. Math. Comput.* **270** (2015) 47-61.
- [16] Li Feng and Li Hongwei, Hopf bifurcation of a predator–prey model with time delay and stage structure for the prey, *Math. Comput. Modell.* **55** (2012) 672-679.
- [17] A. Firdiansyah, Dynamical of Ratio-Dependent Eco-epidemical Model with Prey Refuge, *CAUCHY* **6** 4 (2021) 227-237.
- [18] H. von Foerster, Some remarks on changing populations. *The Kinetics of Cellular Proliferation*, (Grune and Stratton, 1959).

- [19] E. González-Olivares, B. González-Yaez and J. Mena-Lorca, Multistability on a Leslie-Gower type predator-prey model with nonmonotonic functional response, in *Biomat 2006* (World Scientific, 2007) 359-384.
- [20] M. E. Gurtin, D. S. Levine, On predator-prey interactions with predation dependent on age of prey, *Math. Biosci.* **47** (1979) 207-219.
- [21] A. Hastings, Delays in recruitment at different trophic levels: Effects on stability, *J. Math. Biol.* **21** (1984) 35-44.
- [22] A. Hastings and D. Wollkind, Age structure in predator-prey systems. I. A general model and a specific example, *Theor. Popul. Biol.* **21** (1982) 44-56.
- [23] M.T. Hoang, On the global asymptotic stability of a predator-prey model with Crowley-Martin function and stage structure for prey, *J. Appl. Math. Comput.* **64** (2020) 765-780.
- [24] C.S. Holling, Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *Can. Entomol.* **91** (1959) 385-398.
- [25] H. W. Jannasch and H. Veldkamp, Mixed culture studies with the chemostat, *J. Chem. Technol. Biotechnol.* **22** (1972) 105-123.
- [26] R. Kaushik, S. Banerjee, Predator-prey system: Prey's counter-attack on juvenile predators shows opposite side of the same ecological coin. *Appl. Math. Comput.* **388** (2021) 125530.
- [27] T. Kostova, J. Li and M. Friedman, Two models for competition between age classes, *Math. Biosci.* **157** (1999) 65-89.
- [28] M. Kot, *Elements of mathematical ecology*, (Cambridge University Press, 2001).
- [29] Y. A. Kuznetsov, *Elements of applied bifurcation theory*, (Springer, 1995).
- [30] D. Lianwang, W. Xuedi and P. Miao, Hopf bifurcation analysis for a ratio-dependent predator-prey system with two delays and stage structure for the predator, *Appl. Math. Comput.* **231** (2014) 214-230.
- [31] M. Litvak and W. Leggett, Age and Size-Selective Predation on Larval Fishes: the Bigger-Is-Better Hypothesis Revisited, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **81** (1992) 13-24.
- [32] A.J. Lotka, Undamped oscillations derived from the law of mass action, *J. Am. Chem. Soc.* **42** (1920) 1595-1599.
- [33] Y. Lu, S. Liu, Threshold dynamics of a predator-prey model with age-structured prey, *Adv. Differ. Equ.* **164** (2018).
- [34] B. Manly, P. Miller and L. Cook, Analysis of a Selective Predation Experiment, *Am. Nat.* **106** (1972) 719-736.
- [35] J. Marsden and M. McCracken, *The Hopf bifurcation and its applications*, (Springer, 1976).
- [36] A. McKendrick, Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edinburgh Math. Soc.* **44** (1926) 98-130.
- [37] P. Mishra, S.N. Raw and B. Tiwari, Study of a Leslie-Gower predator-prey model with prey defense and mutual interference of predators, *Chaos Solitons Fractals* **120** (2019) 1-19.

- [38] R. Mead and R. H. Smith, Age structure and stability in models of prey-predator systems, *Theor. Popul. Biol.* **6** (1974) 308-322.
- [39] T. Rimmel and T. Tammaru, Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment, *J. Anim. Ecol.* **78** (2009) 973-980.
- [40] M. L. Rosenzweig, Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science* **171** (1971) 385-387.
- [41] X. Rui, Global dynamics of a predator-prey model with time delay and stage structure for the prey, *Nonlinear Anal. Real World Appl.* **12** (2011) 2151-2162.
- [42] F. Sánchez-Garduño, V. Castellanos and I. Quilantán, Dynamics of a nonlinear mathematical model for three interacting populations, *Bol. Soc. Mat. Mex.* **20** (2014) 147-170.
- [43] G. B. Schaller and R. Keane, *The Serengeti lion: A study of predator-prey relations*, (University of Chicago Press, 1972).
- [44] X. Shi, X. Zhou and X. Song, Analysis of a stage-structured predator-prey model with Crowley-Martin function, *J. Appl. Math. Comput.* **36** (2011) 459-472.
- [45] M.E. Solomon, The natural control of animal populations, *J. Anim. Ecol.* **18** (1949) 1-35.
- [46] X. Song and L. Chen, Optimal Harvesting and Stability for a Predator-prey System with Stage Structure, *Acta Math. Appl. Sinica* **18** (2002) 423-430.
- [47] R. A. Stein, Selective Predation, Optimal Foraging, and the Predator-Prey Interaction Between Fish and Crayfish, *Ecology* **58** (1977) 1237-1253.
- [48] K. Subhas and B. Sandip, Role of constant prey refuge on stage structure predator-prey model with ratio dependent functional response, *Appl. Math. Comput.* **314** (2017) 193-198.
- [49] A. Takasuka, I. Aoki and I. Mitani, Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **252** (2003) 223-238.
- [50] H. Tang and Z. Liu, Hopf bifurcation for a predator-prey model with age structure, *Appl. Math. Model.* **40** (2015) 726-737.
- [51] R.J. Taylor, *Predation*, (Chapman and Hall, 1984).
- [52] J.S. Tener, *Muskoxen in Canada, a biological and taxonomic review*, (Canadian Wildlife Service, 1965).
- [53] V. Volterra, Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Accad. Lincei* **2** (1926) 31-113.
- [54] X. Zhang, L. Chen and A. Neumann, The stage-structured predator-prey model and optimal harvesting policy, *Math. Biosci.* **168** (2000) 201-210.