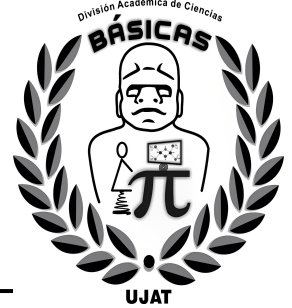


33



UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BÁSICAS



COEXISTENCIA DE DOS PRESAS EN COMPETENCIA  
Y UN DEPREDADOR  
CON RESPUESTAS FUNCIONALES DE HOLLING TIPO II

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS MATEMÁTICAS

PRESENTA:

RAMÓN EDUARDO CHAN LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. VÍCTOR CASTELLANOS VARGAS

CUNDUACÁN, TABASCO, MÉXICO.

MARZO 2023



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



División  
Académica  
de Ciencias  
Básicas



## DIRECCIÓN

24 de marzo de 2023

M.C. Ramón Eduardo Chan López  
Pasante del Doctorado en Ciencias Matemáticas  
PRESENTE.

Por medio del presente y de la manera más cordial, me dirijo a usted para hacer de su conocimiento que proceda a la impresión del trabajo titulado **"Coexistencia de dos presas en competencia y un depredador con respuestas funcionales de Holling tipo II"**, en virtud de que reúne los requisitos para el EXAMEN PROFESIONAL para obtener el grado de Doctor en Ciencias Matemáticas.

Sin mas por el momento, reciba un cordial saludo.

ATENTAMENTE.

DRA. HERMICENDA PÉREZ VIDAL  
DIRECTORA



DIVISION ACADÉMICA DE  
CIENCIAS BÁSICAS

C.c.p.- Archivo

Km.1 Carretera Cunduacán-Jalpa de Méndez, A.P. 24, C.P. 86690, Cunduacán, Tab., México.  
Tel/Fax: (993) 3581500 Ext. 6702,6701 E-Mail: direccion.dacb@ujat.mx

## CARTA AUTORIZACIÓN


El que suscribe, autoriza por medio del presente escrito a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para que utilice tanto física como digitalmente la tesis de doctorado denominada “**Coexistencia de dos presas en competencia y un depredador con respuestas funcionales de Holling tipo II**”, de la cual soy autor y titular de los derechos de autor.

La finalidad del uso por parte de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de la tesis antes mencionada, será única y exclusivamente para difusión, educación y sin fines de lucro; autorización que se hace de manera anunciativa más no limitativa para subirla a la Red Abierta de Bibliotecas Digitales (RABID) y a cualquier otra red académica con las que la Universidad tenga relación institucional.

Por lo antes manifestado, libero a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de cualquier reclamación legal que pudiera ejercer respecto al uso y manipulación de la tesis mencionada y para los fines mencionados en este documento.

Se firma la presente autorización en la ciudad de Villahermosa, Tabasco el 24 de marzo de 2023.

Autorizó



Ramón Eduardo Chan López

162A22001

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

Dedicado a mi amado hijo Gesù Eduardo

Me aferré a tu recuerdo con la fuerza de un náufrago a su pequeña balsa, pues en ese refugio donde los sueños se funden, siempre disfruto junto a ti de las mañanas. Como un faro en la oscuridad, tus recuerdos iluminan mi camino y me dan la esperanza de que algún día volveremos a estar unidos.

# Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a mi familia por su apoyo incondicional. Mi madre, mi padre que en paz descansa y mis hermanas Erika y Patricia han sido una fuente de inspiración constante, pues me han brindado su amor y aliento en todo momento. Sin ellos, no habría sido posible llegar hasta aquí.

También quiero extender mis agradecimientos a mi director de tesis, quien ha sido un guía constante y un mentor excepcional. Su soporte, sus sugerencias y comentarios han sido invaluable para mí, y sin ellos, esta obra no habría culminado de forma satisfactoria. De igual forma, deseo expresar mi gratitud hacia mi comité de revisión de tesis, ya que con su experiencia lograron nutrir aspectos significativos de la versión final de mi trabajo. Gracias por compartir sus conocimientos conmigo y por su paciencia y comprensión.

Asimismo, debo agradecer a mis amigos por su constante apoyo. De manera especial a Jaime, a Jorge Luis y a Rosario. Sus palabras de aliento y su presencia en los momentos difíciles fueron una fuente de fortaleza para mí. Gracias por estar siempre ahí.

No puedo dejar de mencionar a quienes colaboraron en el desarrollo de mi trabajo computacional. A mi amigo Héctor por motivar mis primeras experiencias en la programación, particularmente en el estudio de las formas normales y en su contribución al desarrollo de la función `DVectorField`. En este mismo sentido, agradezco a Sjoerd de Wolfram Research Europe por sus acertadas sugerencias para generalizar `DVectorField` al formato de funciones puras.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) la beca que me fue otorgada durante mis estudios de doctorado, apoyo que fue necesario para destinar el tiempo que este proyecto académico exige.

Finalmente, quiero agradecer a la vida misma, por los obstáculos que me ha presentado para fortalecer mi carácter y mejorar mis habilidades. El camino no ha sido fácil, pero sin las vivencias que he tenido y los desafíos que he enfrentado nada de esto estaría concretado. Gracias por enseñarme la importancia de la perseverancia y la resiliencia.

# Índice general

Agradecimientos	VI
Lista de figuras	X
Introducción	XII
<b>Capítulo 1: Modelo competitivo de Lotka-Volterra</b>	<b>1</b>
1.1 Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra	3
1.1.1 Principio de Volterra	9
1.1.2 Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie	11
1.1.2.1 Caso donde el equilibrio $F \notin C_1$	13
1.1.2.2 Caso donde el equilibrio $F \in C_1$	15
1.1.2.3 $\omega$ y $\alpha$ límites, funciones de Lyapunov e invariancia de LaSalle	16
1.2 Dinámica local del sistema competitivo de Lotka-Volterra	21
1.2.1 Las cero-isoclinas no se cortan en la región de interés ecológico	22
1.2.2 Las cero-isoclinas coinciden en la región de interés ecológico	24
1.2.3 Las cero-isoclinas tienen un corte en la región de interés ecológico	26
<b>Capítulo 2: Modelo depredador-presa de Bazykin</b>	<b>31</b>
2.1 Bifurcación Andronov–Hopf	31
2.1.1 Teorema de la bifurcación de Hopf	34
2.1.1.1 Primer coeficiente de Lyapunov	35
2.1.1.2 Bifurcación de Hopf aplicado a un sistema de control	36
2.2 Bifurcación Bogdanov–Takens	41
2.2.1 La deformación versal de la bifurcación Bogdanov–Takens	43
2.2.1.1 Bifurcación silla–nodo	44
2.2.1.2 Bifurcación de Hopf	45
2.2.2 Teorema de Carrillo para la bifurcación Bogdanov–Takens	47
2.2.2.1 Diagrama de la bifurcación Bogdanov–Takens	48
2.2.2.2 Teorema de Carrillo aplicado a un modelo depredador–presa	50
2.3 Modelo de Rosenzweig–MacArthur	53
2.3.1 Inestabilidades y paradoja del enriquecimiento	56

2.4	Modelo Bazykin y su restricción geométrica . . . . .	58
2.4.1	Cambio de escala y modelo Bazykin adimensional . . . . .	59
2.4.2	Equilibrios de coexistencia . . . . .	59
2.4.3	Análisis de la bifurcación de Hopf . . . . .	63
2.4.4	Análisis de la bifurcación de Bautin . . . . .	66
2.4.4.1	Segundo coeficiente de Lyapunov . . . . .	66
2.4.4.2	Condición de regularidad . . . . .	67
2.4.5	Simulaciones numéricas de las bifurcaciones de Hopf y Bautin . . . . .	70
2.4.5.1	Simulación numérica del caso $\ell_1(\eta_0) = 0$ y $\ell_2(\eta_0) < 0$ . . . . .	70
2.4.5.2	Simulación numérica del caso $\rho < \rho_0$ y $\ell_1(\mu_0) < 0$ . . . . .	73
2.4.5.3	Simulación numérica del caso $\rho > \rho_0$ y $\ell_1(\mu_0) > 0$ . . . . .	76
2.4.6	Bifurcación de equilibrios de coexistencia . . . . .	77
2.4.6.1	Dos equilibrios de coexistencia . . . . .	77
2.4.6.2	Tres equilibrios de coexistencia . . . . .	78
2.5	Restricción geométrica en un modelo huésped–parasitoide . . . . .	79
2.5.1	Introducción a las interacciones huésped–parasitoide . . . . .	79
2.5.2	Modelo y sus supuestos ecológicos . . . . .	80
2.5.3	Población de huéspedes y la geometría de su cero–isoclina . . . . .	81
2.5.4	Equilibrios de coexistencia . . . . .	82
2.5.5	Discusión sobre los hallazgos en el modelo huésped–parasitoide . . . . .	86
2.6	Otros modelos con la misma restricción geométrica . . . . .	87
2.6.1	Modelo con respuesta funcional Crowley–Martin . . . . .	87
2.6.2	Modelo depredador–presa con cosecha de esfuerzo constante . . . . .	89
<b>Capítulo 3: Dos presas en competencia y un depredador</b>		<b>92</b>
3.1	Suma bialterna y bifurcación simple de Hopf . . . . .	92
3.1.1	Criterios de Routh–Hurwitz y Fuller . . . . .	93
3.1.2	Criterio de Liu para la bifurcación simple de Hopf . . . . .	96
3.1.3	Criterio de Fuller y la suma bialterna . . . . .	98
3.1.4	Criterio de suma bialterna para $n = 2$ y $n = 3$ . . . . .	101
3.2	Análisis del modelo de las tres poblaciones . . . . .	102
3.2.1	Equilibrios triviales ecológicamente viables . . . . .	102
3.2.2	Equilibrios de Coexistencia . . . . .	103
3.2.3	La bifurcación de Hopf no tiene lugar en $X_1$ . . . . .	104
3.2.4	La bifurcación de Hopf sí tiene lugar en $X_2$ . . . . .	104
3.2.5	Una bifurcación de Hopf tiene lugar en el plano invariante $x = 0$ . . . . .	105
3.3	Simulaciones numéricas . . . . .	108

*Índice general*

IX

3.3.1	Ciclo límite de coexistencia de las tres poblaciones . . . . .	108
3.3.2	Caos con el incremento de la tasa de saturación media $b_2$ . . . . .	110
<b>Conclusiones</b>		<b>113</b>
<b>Apéndice A: Implementaciones Wolfram Mathematica</b>		<b>116</b>
<b>Apéndice B: Resultados algebraicos extensos</b>		<b>122</b>
<b>Bibliografía</b>		<b>140</b>

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

# Lista de Figuras

1.1	Modelo de Lotka–Volterra . . . . .	5
1.2	Curvas de nivel de $V(x, y)$ . . . . .	8
1.3	Isoclinas del modelo competitivo (1.7) cuando $F \notin C_1$ . . . . .	14
1.4	Órbitas del modelo competitivo (1.7) cuando $F \notin C_1$ . . . . .	15
1.5	Isoclinas del modelo competitivo (1.7) cuando $F \in C_1$ . . . . .	15
1.6	Órbitas del modelo competitivo (1.7) cuando $F \in C_1$ . . . . .	16
1.7	Cero–isoclinas y órbitas en la extinción de la población $x$ . . . . .	23
1.8	Cero–isoclinas y órbitas en la extinción de la población $y$ . . . . .	24
1.9	Órbitas cuando las cero–isoclinas coinciden. . . . .	25
1.10	Equilibrio de coexistencia estable. . . . .	29
1.11	Punto de equilibrio inestable. . . . .	30
2.1	Bifurcación de Hopf supercrítica en el plano. . . . .	33
2.2	Bifurcación de Hopf subcrítica en el plano. . . . .	34
2.3	Series de tiempo para $\alpha < \alpha_0$ . . . . .	41
2.4	Retrato fase para $\alpha < \alpha_0$ . . . . .	41
2.5	Diagrama de la bifurcación silla–nodo. . . . .	45
2.6	Diagrama de la bifurcación Bogdanov–Takens. . . . .	49
2.7	Órbitas tendiendo hacia un ciclo límite estable. . . . .	52
2.8	Bifurcación de Hopf para $d < d_0$ . . . . .	55
2.9	Isoclina de presas. . . . .	61
2.10	Isoclinas en la bifurcación de Hopf. . . . .	64
2.11	Solución con condición inicial $p_1$ para $\mu > \frac{2}{9}$ . . . . .	71
2.12	Órbita con condición inicial $p_1$ tendiendo a un equilibrio estable para $\mu > \frac{2}{9}$ . . . . .	71
2.13	Solución con condición inicial $p_2$ para $\mu < \frac{2}{9}$ . . . . .	72
2.14	Solución con condición inicial $p_3$ para $\mu < \frac{2}{9}$ . . . . .	72
2.15	Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para $\mu < \frac{2}{9}$ . . . . .	73
2.16	Solución con condición inicial $p_1$ para $\mu > \frac{2}{5}$ . . . . .	73
2.17	Órbita con condición inicial $p_1$ tendiendo a un equilibrio estable para $\mu > \frac{2}{5}$ . . . . .	74
2.18	Solución con condición inicial $p_2$ para $\mu < \frac{2}{5}$ . . . . .	74
2.19	Solución con condición inicial $p_3$ para $\mu < \frac{2}{5}$ . . . . .	75

2.20 Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para  $\mu < \frac{2}{5}$ . . . . . 75

2.21 Solución con condición inicial  $p_2$  con tiempo simétrico para  $\mu > \frac{3}{25}$ . . . . . 76

2.22 Un foco estable rodeado de un ciclo inestable a su vez rodeado de un ciclo estable. . . 77

2.23 Dos equilibrios de coexistencia. . . . . 78

2.24 Tres equilibrios de coexistencia. . . . . 79

2.25 Cero-isoclina de huéspedes. . . . . 82

2.26 Un equilibrio de coexistencia con restricción geométrica  $x_{10} < x_1^*$ . . . . . 85

2.27 Equilibrios para  $\rho_2 = \rho_{2c}$ . . . . . 86

2.28 Equilibrios para  $\rho_2 > \rho_{2c}$ . . . . . 86

2.29 Un equilibrio de coexistencia con restricción geométrica  $x_{10} < x_m$ . . . . . 88

2.30 Tres equilibrios de coexistencia. . . . . 89

2.31 Equilibrio de coexistencia donde ocurre bifurcación de Hopf. . . . . 91

3.1 Regiones de estabilidad en términos del parámetro  $d$ . . . . . 106

3.2 Comportamiento local para  $d > d_*$ . . . . . 107

3.3 Comportamiento local para  $d < d_*$ . . . . . 107

3.4 Una órbita tendiendo al ciclo límite estable para  $d < d_*$ . . . . . 107

3.5 Comportamiento local para  $d > d_0$ . . . . . 109

3.6 Comportamiento local para  $d < d_0$ . . . . . 109

3.7 Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para  $d < d_0$ . . . . . 110

3.8 Series del atractor caótico. . . . . 111

3.9 Retrato fase del atractor caótico. . . . . 111

3.10 Convergencia de los exponentes de Lyapunov. . . . . 111

# Introducción

La modelación matemática de las diversas relaciones tróficas es parte complementaria en los estudios de la ecología moderna como disciplina especializada. En esta línea de conocimiento, resultan de especial interés todas las interacciones que son observables entre las especies, por ejemplo, la depredación y la competencia, las cuales se han estudiado ampliamente por separado durante décadas. La mezcla de estas y otras interacciones en el modelado de sistemas tróficos presentes en la naturaleza, arrojan nuevas tendencias para las investigaciones teórico-experimentales (ver [Mor09; BKS07; Tur13; May19; Ede05; Fre80]).

Para cualquier sistema trófico los estados de coexistencia entre las poblaciones que lo conforman se consideran los más importantes, particularmente, los ciclos que son ecológicamente estables y que corresponden matemáticamente a los ciclos límite que pueden poseer los sistemas de ecuaciones diferenciales con los que son modelados [BLS06; May72]. Por esta razón, es bastante natural encontrar una gran cantidad de trabajos dedicados a la búsqueda de ciclos límite estables en modelos de redes y en particular en modelos que consisten de dos presas y un depredador. Por ejemplo, en [Fuj77] Fujii demostró la existencia de un ciclo límite localmente estable para esta clase de modelos en el esquema de Lotka–Volterra. En [KH94], Aaron Klebanoff y Alan Hastings, además de mostrar la existencia de un ciclo límite estable, encuentran evidencias de que existe un régimen caótico en una clase de modelos de dos presas y un depredador. Posteriormente, los autores Nijamuddin Ali y Santabrata Chakravarty estudian la dinámica local y global de un modelo de dos poblaciones de presas que compiten y una población depredadora con un término de competencia intraespecífica (ver [AC15]); que es el modelo que analizamos en el presente trabajo. Sin embargo, en el análisis cualitativo de todos los trabajos anteriores se prestó poca atención a ciertos enfoques analíticos en los que no se usan los valores propios de la aproximación lineal, por ejemplo, los criterios de Liu y el de la matriz de suma bialterna (ver [Liu94; Ful68]), ya que siempre es común atacar estos problemas buscando la respectiva forma normal que, en algunos casos, puede resultar computacionalmente muy complicada de obtener debido al número de parámetros libres y esto hace que la interpretación sea oscura.

En este trabajo presentamos un análisis local, usando herramientas analíticas y numéricas, para describir la dinámica de un modelo de dos presas que compiten en el esquema de Lotka–Volterra y un depredador que compite por consumirlas. El modelo que analizamos específicamente es aquel donde la función de crecimiento de la densidad poblacional de cada presa es logístico, el depredador

tiene respuesta funcional de Holling tipo II, la mortalidad total del depredador está determinada por una tasa natural y por una tasa que da cuenta de la competencia entre los miembros de su población. El modelo se estudia bajo el supuesto de que el tiempo y los tamaños poblacionales de las tres especies varían en forma continua, no haciéndose distinción por clases de edad, ni por sexo; así mismo, las variables que representan a las densidades poblacionales y los parámetros del sistema se asumen de manera determinista considerando que las tres especies están distribuidas uniformemente, que no están afectadas por fenómenos estacionales o abióticos y que en las tasas de crecimiento no hay retardo ni influencia de generaciones anteriores.

La estructura del presente trabajo se divide en tres capítulos y está organizado de la siguiente manera: como sabemos que la parte más delicada de estudiar modelos ecológicos es la interpretación, la cual se puede complicar con el número de interacciones y parámetros, dedicamos el primer capítulo a proporcionar, con cierto orden cronológico, los elementos preliminares esenciales de ecología matemática y aquellos de la teoría de sistemas dinámicos continuos para dar una comprensión más amplia de lo que aquí exponemos; incluso para aquellos lectores no familiarizados. Por ejemplo, después de una exposición de antecedentes históricos, analizamos el modelo competitivo de Lotka–Volterra que resulta de considerar ausente al depredador. En algunos casos colocando muchos detalles y en otros tantos solo las debidas referencias para no extendernos de forma innecesaria. De esta manera, al seguir esta estrategia de revisión, sentamos las bases para conectar las ideas que se discuten en los siguientes capítulos. En el segundo capítulo se presentan los teoremas de bifurcación de Hopf y Bogdanov–Takens necesarios en el análisis del sistema depredador–presa tipo Bazykin, tomando como base al modelo de Rosenzweig–MacArthur para introducir la idea de la respuesta funcional Holling tipo II y posteriormente aplicamos los resultados encontrados en el modelo tipo Bazykin en el análisis de un sistema huésped–parasitoide generalista, el cual representa la aportación del presente trabajo (ver [CC22c]). Adicionalmente, al final del capítulo dos discutimos la presencia de una propiedad geométrica que el sistema depredador–presa tipo Bazykin, el sistema huésped–parasitoide y otros dos modelos más tienen en común, estableciendo una conjetura al respecto. Por último, en el capítulo tres se presentan los teoremas necesarios para establecer los resultados principales sobre el modelo de las dos presas en competencia y el depredador, los cuales son:

- (1) Equilibrios triviales ecológicamente viables,
- (2) Equilibrios de coexistencia,
- (3) Bifurcación de Hopf usando criterio de biproducto implementado en Mathematica [CC22b] y
- (4) Simulaciones numéricas para ejemplificar los resultados analíticos.

Para la búsqueda de equilibrios de coexistencia ocupamos la estrategia de fijar las coordenadas de cada equilibrio, introduciendo con ello restricciones sobre un parámetro por cada coordenada. Esta estrategia es la misma que puede encontrarse en los trabajos [CC17; CRL+17; Cas+18].

Por otra parte, cabe mencionar que para elaborar el análisis expuesto en la presente obra, desarrollamos funciones en el lenguaje Wolfram Mathematica y las publicamos en la plataforma [Wolfram Function Repository](#). La plataforma permite el uso libre de los códigos y su distribución requiere la respectiva cita del autor y de la plataforma Wolfram.

Al final de este documento se encuentran dos apartados, en el apartado A se colocan algunos códigos Wolfram Mathematica que pueden ser señalados para copiar y luego pegar en un Notebook con facilidad, algunos de los cuales corresponden a versiones ligeramente distintas a las publicadas en [Wolfram Function Repository](#) y otros códigos corresponden a la implementación de un teorema para la bifurcación Bogdanov–Takens que es usado y citado en el segundo capítulo del presente trabajo recepcional. Finalmente, en el apartado B colocamos las expresiones algebraicas en extenso de todas nuestras aportaciones principales.

Universidad Autónoma de Tabasco.

# Capítulo 1

## Modelo competitivo de Lotka-Volterra

El propósito del presente trabajo es buscar ciclos límite estables, vía la bifurcación de Hopf, en un sistema ecológico conformado por dos poblaciones de presas que compiten por los mismos recursos y una población depredadora cuyos individuos compiten por consumirlas, asumiendo una respuesta funcional Holling tipo II. Este modelo ya ha sido estudiado con anterioridad, por ejemplo, en 2015 los autores Nijamuddin Ali y Santabrata Chakravarty realizaron un análisis extenso sobre la aparición de órbitas periódicas haciendo uso de funciones de Lyapunov. Ali-Chakravarty determinaron condiciones para la coexistencia de las tres poblaciones en un ciclo límite estable, y reportaron que para ciertos valores de parámetros ocurre la extinción de una de las presas, y las poblaciones restantes, la otra presa y el depredador, alcanzan la coexistencia en un ciclo límite estable. Adicional, estos autores demuestran que todas las soluciones están uniformemente acotadas en el primer octante de  $\mathbb{R}^3$  y dan una descripción completa de la estabilidad global de todos los equilibrios que son ecológicamente viables (ver [AC15]). Posteriormente, en el año 2022, el autor Álvaro Reyes García, analiza este mismo modelo en el cuarto capítulo de su tesis doctoral, presentando una revisión de los resultados generales que también se encuentran en el trabajo de Nijamuddin Ali y Santabrata Chakravarty, pero agregando el análisis de las bifurcaciones de órbitas periódicas desde otros enfoques analíticos. Además, el autor Álvaro presenta un análisis extenso sobre la dinámica caótica usando órbitas heteroclínicas, exponentes de Lyapunov, dimensión fractal, dimensión de correlación y entropía de correlación, y finalmente el espectro de potencias (ver [Rey22]). Sin dudas, estos antecedentes son una muestra de la enorme riqueza dinámica que existe en este particular modelo, la cual puede ser explorada desde otro enfoque como veremos en el desarrollo del presente trabajo.

En nuestro caso, y siendo precisos, abordamos el análisis de la bifurcación de Hopf en este sistema ecológico haciendo uso, primero, de un resultado geométrico que aparece en un modelo límite para el cálculo de los equilibrios de coexistencia, y segundo de la suma bialterna de matrices (ver [Fu168]) como una alternativa computacional más eficiente que el criterio de Liu [Liu94] y los menores principales diagonales de la matriz Hurwitz.

El modelo ecológico descrito anteriormente, está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - c_1 xy - \frac{a_1 xz}{x + b_1}, \quad (1.1a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) - c_2 xy - \frac{a_2 yz}{y + b_2}, \quad (1.1b)$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{e_1 a_1 xz}{x + b_1} + \frac{e_2 a_2 yz}{y + b_2} - dz - \sigma z^2, \quad (1.1c)$$

donde  $r_1$  y  $r_2$  son los potenciales bióticos,  $k_1$  y  $k_2$  las capacidades de carga ambiental y  $c_1$  y  $c_2$  son las tasas de competencia interespecífica entre las dos poblaciones de presas. Los parámetros  $a_1$  y  $a_2$  miden la intensidad de la depredación,  $e_1$  y  $e_2$  son las tasas de eficiencia que miden la conversión de biomasa de presas en biomasa de depredadores,  $b_1$  y  $b_2$  son las tasas de saturación media,  $d$  es la tasa de mortalidad natural de la población depredadora y  $\sigma$  es el parámetro asociado con la competencia intraespecífica entre depredadores por otros recursos además de las presas.

Para alcanzar el objetivo general de este estudio, se abordan los modelos límite que se obtienen en ausencia de alguna de las poblaciones. Un primer caso límite consiste en asumir ausente a la población depredadora, supuesto que nos lleva al siguiente modelo competitivo de Lotka-Volterra

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - c_1 xy, \quad (1.2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) - c_2 xy. \quad (1.2b)$$

El modelo competitivo de Lotka-Volterra (1.2) ya ha sido ampliamente estudiado, y una buena referencia de este conocido modelo se encuentra en [NP99]. De igual manera, en la obra *An Introduction to Mathematical Population Dynamics* de los autores Mimmo Iannelli y Andrea Pugliese, podemos encontrar un análisis exhaustivo de la dinámica de este sistema competitivo de dos poblaciones (ver [IP15]).

La razón fundamental para incluir la revisión de la dinámica de las ecuaciones (1.2) es sencilla, y es que en este sistema no puede ocurrir una bifurcación de Hopf, ya que como veremos más adelante, lo más que puede suceder es que el equilibrio de coexistencia sea estable y no presente pérdida de su estabilidad. De esta manera, es importante ver cómo la tercera población del modelo (1.1) es la que permite al sistema competitivo (1.2) presentar otros escenarios cualitativos, en vez de solo exhibir lo que dicta el principio de exclusión en la competencia, es decir, que una de las poblaciones desplace eventualmente a la otra.

En los siguientes apartados de este capítulo se analiza la dinámica local del sistema de competencia anterior, estableciendo los resultados más importantes para este tipo de interacción, pero no sin antes presentar el primer antecedente de estos modelos ecológicos para tener un panorama general de las ecuaciones tipo Lotka-Volterra.

## 1.1. Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra

En el año de 1920 Alfred J. Lotka publica un artículo titulado “Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems” [Lot20]. Para esos momentos, ya llevaba algunos años interesado en reacciones químicas que exhibían extrañas transiciones oscilatorias en experimentos de cinética química<sup>1</sup>, lo que usó en analogía para sugerir que un sistema trófico de dos poblaciones podría presentar un comportamiento oscilatorio permanente; considerando como ejemplo para su análisis a una población de herbívoros que se alimentan de plantas.

Raymond Pearl (ver [Britannica: Raymond Pearl](#)), quien había comunicado el primer artículo de 1920 a las Actas de la National Academy of Sciences, ayudó a Lotka a obtener una beca de dos años de la Universidad Johns Hopkins para escribir un libro titulado “Elementos de Biología Física” [Lot25], el cual se publicó en 1925. En la sección que resume el trabajo de 1920 también mencionó que los sistemas de una población de huéspedes y una parásita, al igual que una población de presas y una depredadora, podrían describirse mediante el mismo modelo. Desafortunadamente, el libro de Lotka no llamó mucho la atención cuando se publicó. Sin embargo, el famoso matemático Volterra (ver [Britannica: Vito Volterra](#)) redescubrió independientemente ese mismo modelo poco después mientras estudiaba un problema pesquero [Vol26]. El modelo propuesto por Lotka y Volterra está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad (1.3a)$$

$$\frac{dy}{dt} = cxy - dy, \quad (1.3b)$$

donde los parámetros  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$  son todos positivos. La interpretación ecológica de cada término en el modelo Lotka–Volterra se resume de la siguiente manera:

- En ausencia de la población depredadora,  $y = 0$ , la ecuación diferencial ordinaria (lineal) que gobierna el crecimiento de la población de presas se reduce a  $\dot{x} = ax$ , siendo  $a$  el potencial biótico (tasa de crecimiento intrínseca) para  $x$ . Esta ecuación diferencial es sencilla de resolver

<sup>1</sup>La cinética química es un área de la fisicoquímica que se encarga del estudio de la rapidez de reacción.

y su solución es de tipo tipo exponencial, lo que origina una explosión poblacional.

- En ausencia de la población de presas,  $x = 0$ , la ecuación que modela el crecimiento de la población depredadora toma la forma  $\dot{y} = -dy$  cuya solución lleva a un decrecimiento exponencial y posterior extinción (colapso) de la población. El parámetro  $d$  representa la tasa de decrecimiento natural o intrínseca de la población  $y$ .
- El parámetro  $b$ , que corresponde al término cruzado  $-bxy$  en la primera ecuación, da cuenta de que los encuentros entre las dos especies, que se suponen proporcionales al producto  $xy$  de ambas poblaciones, son desfavorables para la población de presas y eso es lo que indica el signo negativo en el término  $-bxy$ .
- El parámetro  $c$ , que corresponde al término cruzado  $cxy$ , indica que los encuentros entre ambas poblaciones son favorables para la población depredadora.

Otra forma de interpretar el sistema (1.3) es por medio de las tasas de crecimiento per capita. Aquí,  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$  son las tasas de crecimiento absolutas para  $x$  y  $y$  respectivamente. Por lo tanto,  $\dot{x}/x$  y  $\dot{y}/y$  son las tasas de crecimiento per capita para las dos poblaciones. En virtud de lo anterior, el modelo (1.3) toma la forma

$$\begin{aligned}\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} &= a - by, \\ \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} &= cx - d,\end{aligned}$$

en la que los miembros de la derecha de cada ecuación son funciones lineales en las variables  $x$  y  $y$ . En general, un sistema que modele la interacción de dos o más poblaciones solo tiene sentido físico si  $x$  y  $y$  son funciones no negativas del tiempo. Esto nos lleva a estudiar órbitas que se encuentren íntegramente en el primer cuadrante de  $\mathbb{R}^2$ .

Veamos que el interior del primer cuadrante es un conjunto invariante para el sistema (1.3). Primero, tenemos que la solución trivial  $x(t) = 0$  y  $y(t) = y_0 e^{-dt}$ ,  $y_0 > 0$  corresponde a una órbita en el retrato fase que coincide con el semieje vertical positivo. De forma análoga, la solución  $y(t) = 0$  y  $x(t) = x_0 e^{at}$ ,  $x_0 > 0$  corresponde al semieje horizontal positivo del retrato fase. Además, el origen del retrato fase corresponde con la solución trivial  $x(t) = 0$  y  $y(t) = 0$ . Las órbitas de las tres soluciones anteriores forman una frontera para el primer cuadrante de  $\mathbb{R}^2$ .

Por otra parte, se sabe que en un sistema autónomo las órbitas en un retrato fase no pueden cortarse, ya que eso daría lugar a dos soluciones  $x_1$  y  $x_2$  tales que  $x_1(t_1) = x_2(t_2)$  para un par de instantes  $t_1$  y  $t_2$  con  $T = t_2 - t_1$ . Además, en un sistema autónomo, si  $x_1(t_1)$  es solución, entonces  $x_3(t) = x_1(t - T)$

también es solución, lo que implica que  $x_1(t_1) = x_3(t_1 + T) = x_3(t_2) = x_2(t_2)$  contradiciendo así el teorema de existencia y unicidad. Como consecuencia inmediata tenemos que el interior del primer cuadrante de  $\mathbb{R}^2$ , que denotamos por

$$C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\} \tag{1.4}$$

es invariante en el sentido de que toda solución que comienza en él, permanece en él; en otras palabras, si partimos de las poblaciones  $x_0 > 0$  y  $y_0 > 0$  no puede ocurrir  $x(t) \leq 0$  ni  $y(t) \leq 0$  en ningún tiempo finito  $t$ , lo que es consistente con el significado físico que se asigna a los modelos poblacionales.

El único equilibrio de (1.3) en  $C_1$  (no trivial o de coexistencia) está dado por

$$\begin{aligned} x(a - by) = 0 &\Rightarrow y = \frac{a}{b} \\ y(cx - d) = 0 &\Rightarrow x = \frac{d}{c} \end{aligned}$$

y lo denotamos por  $F(\bar{x}, \bar{y}) = (d/c, a/b)$ . Este punto de equilibrio es no hiperbólico y no podemos aplicar el teorema de Hartman–Grobman [ver § 2 Per13, págs. 119–124] para estudiar la dinámica en una vecindad del mismo, sin embargo, más adelante se demostrará que se trata de un centro. Las órbitas alrededor de  $F(\bar{x}, \bar{y})$  son curvas cerradas en el plano fase, lo cual corresponde a soluciones periódicas en el tiempo para  $x(t)$  y  $y(t)$ . En la Figura 1.1 se representa un conjunto de órbitas periódicas del sistema con  $a = 1.8$ ,  $b = 0.9$ ,  $c = 0.81$  y  $d = 0.54$  para distintas condiciones iniciales  $x_0, y_0$ , junto con el equilibrio de coexistencia. También se muestra la solución  $x(t), y(t)$  para una condición inicial particular:

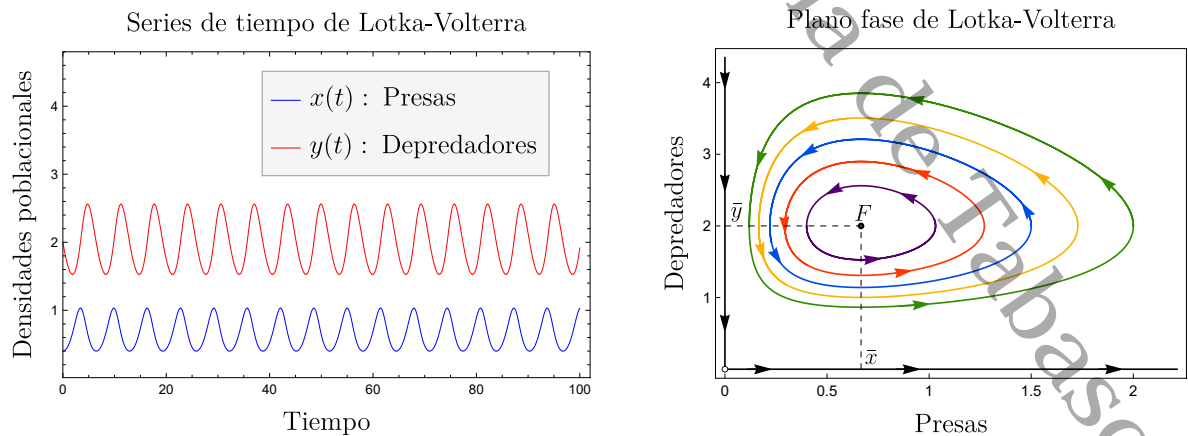


Figura 1.1: Modelo de Lotka–Volterra

1 Observamos que los máximos y mínimos de  $x(t)$  ocurren antes, en cada periodo, que los máximos y mínimos de  $y(t)$ , por lo que las trayectorias en el retrato fase se recorren en sentido contrario al movimiento de las manecillas del reloj.

En el sistema de Lotka-Volterra (1.3) existe una cantidad conservada (ver [Springer Link: Integrals of motion](#)). Para determinar esta cantidad conservada primero multiplicamos (1.3a) por  $(d - cx)/x$  y (1.3b) por  $(a - by)/y$  para obtener

$$\begin{aligned} \frac{d - cx}{x} \frac{dx}{dt} &= (d - cx)(a - by), \\ \frac{a - by}{y} \frac{dy}{dt} &= (cx - d)(a - by). \end{aligned}$$

Sumando las ecuaciones anteriores se llega a la siguiente expresión

$$\left(\frac{d}{x} - c\right) \frac{dx}{dt} + \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt} = 0$$

Por la regla de la cadena

$$\frac{d}{dt} (d \log x - cx + a \log y - by) = 0,$$

de donde se sigue que

$$d \log x - cx + a \log y - by = \text{cte}$$

Por otro lado, si  $(\bar{x}, \bar{y})$  son las coordenadas del equilibrio de coexistencia se tiene que  $d = c\bar{x}$  y  $a = b\bar{y}$ , entonces la cantidad que está conservada en (1.3) podemos reescribirla como

$$c(\bar{x} \log x - x) + b(\bar{y} \log y - y) = \text{cte}$$

y definiendo  $G_1(x) = \bar{x} \log x - x$  y  $G_2(y) = \bar{y} \log y - y$  se tiene la función en las variables  $x$  y  $y$

$$V(x, y) = cG_1(x) + bG_2(y) \quad (1.5)$$

Observamos que  $V(x, y)$  es una función definida en todo  $C_1$ , la cual es constante sobre todas las trayectorias del sistema de Lotka-Volterra (1.3) y por lo tanto es una cantidad conservada<sup>2</sup> (primera integral) para el mismo.

<sup>2</sup>El nombre cantidad conservada es parte de la terminología usada en los sistemas dinámicos desde sus orígenes en la física (ver [Scholarpedia: Dynamical system and cyclic coordinates](#)). Existen diversos trabajos al respecto y en [Mis94] puede encontrarse un estudio sobre cantidades conservadas en sistemas Lotka-Volterra estocásticos.

Por otra parte, si imponemos que

$$\frac{\partial V}{\partial x} = \frac{\partial V}{\partial y} = 0$$

encontramos que el único punto crítico de  $V(x, y)$  es el equilibrio de coexistencia  $(\bar{x}, \bar{y})$ . Para mostrar el tipo de extremo tenemos que la matriz hessiana de  $V(x, y)$  en  $(\bar{x}, \bar{y})$  está dada por

$$H(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -\frac{\bar{x}}{x^2} & 0 \\ 0 & -\frac{\bar{y}}{y^2} \end{pmatrix}$$

y puesto que  $H_{1,1} < 0$  y  $\det H > 0$ ,  $(\bar{x}, \bar{y})$  resulta ser el único máximo relativo de  $V(x, y)$  donde la función toma el valor  $V(\bar{x}, \bar{y}) = a(\log(a/b) - 1) + d(\log(d/c) - 1)$ .

Por otro lado, si se toma una semirrecta en el plano fase que parte de  $(\bar{x}, \bar{y})$  en cualquier dirección, la representación paramétrica de sus ecuaciones es

$$\begin{cases} x = \bar{x} + su, \\ y = \bar{y} + sv, \end{cases}$$

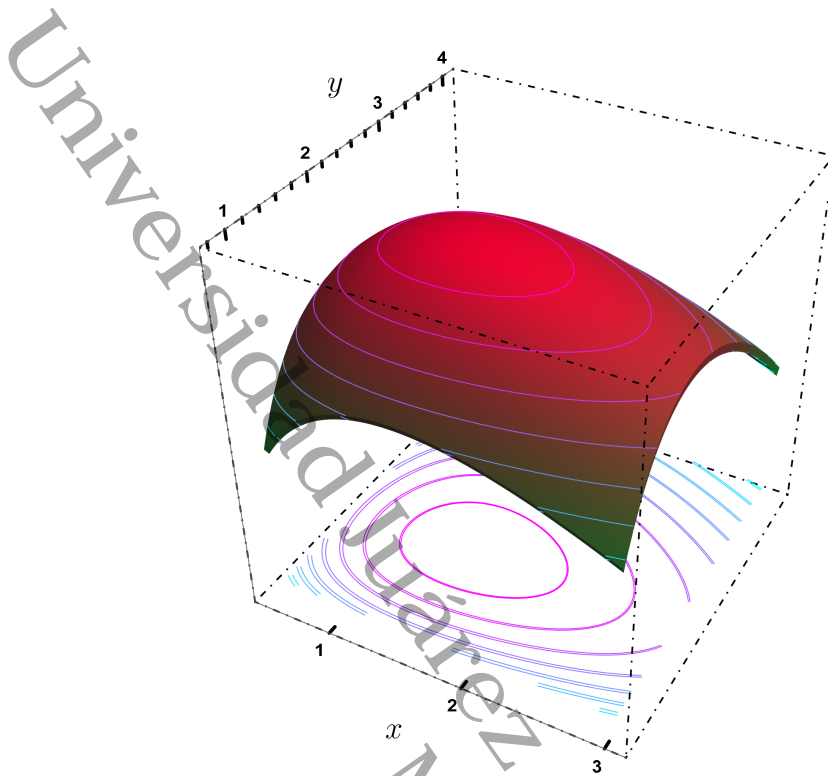
donde  $(u, v)$  es el vector director de la recta y  $s$  es un parámetro real. La función  $V$  a lo largo de esta semirecta toma la forma

$$V(s) = d \log(\bar{x} + us) + a \log(\bar{y} + vs) - (cu + bv)s - a - d$$

Si  $u, v$  son positivos, hacemos tender  $s$  a  $-\infty$ , y si  $u, v$  son negativos,  $s$  tiende al valor donde la semirecta corte alguno de los ejes coordenados. En cualquier caso se tiene que  $V(s)$  decrece tendiendo a  $-\infty$  en cualquier dirección que se tome. Lo anterior nos permite deducir que  $V(x, y)$  es estrictamente cóncava en  $C_1$ . De esta manera, los conjuntos de nivel de la función  $V(x, y)$  son curvas cerradas alrededor del punto crítico  $(\bar{x}, \bar{y})$ .

La consecuencia de lo que ocurre con  $V(x, y)$  es que las trayectorias en el plano fase son cerradas y por lo tanto las soluciones al sistema depredador-presa de Lotka-Volterra (1.3) son periódicas.

El gráfico tridimensional 1.2 de  $V(x, y)$  con sus respectivas curvas de nivel nos ilustran las conclusiones a las que hemos llegado:

Figura 1.2: Curvas de nivel de  $V(x, y)$ 

Es importante señalar que el modelo depredador-presa (1.3) tiene sentido físico no solo por el hecho de que sus soluciones nunca se hacen negativas, sino también porque al ser periódicas están bien definidas para todo  $t \geq 0$  siempre que la población depredadora se mantenga estrictamente mayor que cero. Sin embargo, el defecto es que al variar sus parámetros solamente predice un comportamiento invariablemente periódico y lo único que se modifica en los retratos fase es el periodo de las órbitas, en otras palabras, no existe una bifurcación<sup>3</sup>. Este comportamiento dinámico en (1.3) no admite el escenario en el que una de las poblaciones domine sobre la otra para que termine ocurriendo la extinción de la población dominada.

Por último, veamos que el sistema de Lotka-Volterra es hamiltoniano (ver [Scholarpedia: Hamiltonian systems](#)), siendo  $V(x, y)$  la función hamiltoniana. Para obtener su forma canónica introducimos las coordenadas generalizadas

$$p = \log x; \quad q = \log y$$

<sup>3</sup>Según John Guckenheimer en [Guc07], una bifurcación de un sistema dinámico es el cambio cualitativo en su dinámica producido por la variación de parámetros (ver [Scholarpedia: Bifurcation](#)).

y el hamiltoniano canónico toma la forma

$$H(p, q) = c(\bar{x}p - e^p) + b(\bar{y}q - e^q).$$

Las ecuaciones canónicas de Hamilton son

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial q}, \\ \frac{dq}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial p},\end{aligned}$$

las cuales resultan en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden en las coordenadas generalizadas  $p$  y  $q$

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= b(\bar{y} - e^q), \\ \frac{dq}{dt} &= -c(\bar{x} - e^p).\end{aligned}$$

Si aplicamos la regla de la cadena con los siguientes cambios

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= \frac{d \log x}{dx} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}, \\ \frac{dq}{dt} &= \frac{d \log y}{dy} \frac{dy}{dt} = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt},\end{aligned}$$

y sustituimos las coordenadas del equilibrio de coexistencia  $\bar{x}$ ,  $\bar{y}$ , es sencillo mostrar que este sistema hamiltoniano es en efecto el sistema de Lotka-Volterra (1.3).

### 1.1.1. Principio de Volterra

Desde el punto de vista cualitativo, Volterra descubrió algunas propiedades muy interesantes con su modelo ecológico. La primera se denominó con el tiempo *ley de periodicidad de Volterra*, la cual dice que los cambios en los tamaños poblacionales de presas y depredadores son periódicos, tal y como ya lo demostramos anteriormente (ver [DP74; WR08]).

La segunda propiedad interesante y contraintuitiva es la *ley de conservación de los promedios*. Según esta ley, los promedios de los tamaños poblacionales de la especie de presa y de la especie depredadora son independientes de su tamaño inicial, los cuales calculados en un periodo  $T$  son  $a/b$  y  $d/c$  respectivamente.

La tercera propiedad contraintuitiva es la *ley de perturbación de los promedios*, mejor conocida como

el *principio de Volterra*, y dice que si las poblaciones de ambas especies son eliminadas a una razón proporcional a su tamaño poblacional, el promedio de las presas aumenta, mientras que el de los depredadores disminuye. Este principio que Volterra encontró explica por qué la disminución del esfuerzo de pesca en el mar Adriático, durante la primera guerra mundial, resultó en un aumento en la proporción de peces depredadores (selacios<sup>4</sup>) capturados en los años posteriores a ese conflicto bélico, que fue el problema pesquero que lo motivó a plantear su modelo. Para ver con claridad este principio, vamos a calcular los promedios temporales de las poblaciones periódicas  $x(t)$  y  $y(t)$ , los cuales son proporcionales a la captura durante un periodo  $T$ . Para este propósito tomamos la segunda ecuación de (1.3) y la reescribimos como sigue

$$\frac{dy}{dt} = y(-d + cx) \Rightarrow \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = -d + cx \Rightarrow \frac{d}{dt}(\log y) = -d + cx$$

por lo que integrando las poblaciones  $x(t)$  y  $y(t)$  en un periodo  $T$  (desde 0 a  $T$ ) obtenemos

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{d}{dt}(\log y) dt &= \int_0^T (-d + cx) dt, \\ \log y(t) \Big|_0^T &= -dT + c \int_0^T x(t) dt, \\ \log y(T) - \log y(0) &= -dT + c \int_0^T x(t) dt, \end{aligned}$$

donde  $y(0) > 0$ . Como  $y(t)$  es periódica se tiene que  $y(T) = y(0)$  y por lo tanto

$$0 = -dT + c \int_0^T x(t) dt \Rightarrow \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{d}{c} = \bar{x}.$$

Procediendo en forma análoga con la población  $y(t)$  llegamos a la misma conclusión, esto es

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y},$$

encontrando con ello que la población promedio resulta ser la población en estado estacionario (en equilibrio) y a esto es lo que se le conoce como *principio de Volterra*.

Como resultado, este principio nos advierte que se debe tener precaución al intentar lograr un control adicional en una plaga que ya está controlada biológicamente. Por ejemplo, cuando el insecto cochinilla algodonosa (*Planococcus citri*) fue introducido accidentalmente en EUA desde Australia en 1868 [Huf12], este amenazó con destruir la industria de los cítricos estadounidense. Como solución se introdujo su depredador natural, una mariquita, y en consecuencia se redujo la población de esta

<sup>4</sup>Peces de esqueleto cartilaginoso como el tiburón y la raya.

plaga a un nivel bajo. Posteriormente, cuando se descubrió el insecticida DDT se aplicó con la esperanza de un mayor control que el biológico, pero en concordancia con el principio de Volterra, el resultado de esta acción fue un aumento en la población de estos insectos escamosos.

Cabe mencionar que, al construir una serie de modelos, todos similares en estructura y diferentes en algunos aspectos de la modelación, los ecologistas han demostrado que el *principio de Volterra* es robusto y describe con precisión un fenómeno ecológico real. Los análisis llevados a cabo por la comunidad ecológica han demostrado que el principio es muy general y que se mantendrá en una amplia variedad de condiciones, y que si bien cualquier modelo contiene supuestos idealizadores, el análisis entre diferentes modelos permite verificar su robustez en diversos aspectos del modelado matemático [WR08]. Un enfoque distinto lo encontramos en [Räz17], en el cual el autor sostiene que este principio puede derivarse de un modelo general y no desde múltiples modelos independientes, identificando el tipo de situación en la que puede ocurrir tal generalización.

### 1.1.2. Modelo Lotka-Volterra con competencia intraespecie

Como vimos anteriormente, el modelo (1.3) en ausencia de la población depredadora presenta una explosión demográfica (crecimiento malthusiano) en el crecimiento de la población de presas (ver *Britannica: Thomas Malthus*). La explosión demográfica indefinida no es físicamente posible, ya que el crecimiento de las poblaciones está limitado por recursos finitos y otras causas, así que para reflejar un comportamiento cercano a la realidad en 1838 Verhulst propuso que el potencial biótico  $a$  en (1.3) es una función lineal decreciente respecto al tamaño poblacional [Ver38]. La función en cuestión está dada por

$$a(x) = a \left(1 - \frac{x}{k}\right).$$

Bajo este cambio, la ecuación de crecimiento de la población de presas en ausencia de la población depredadora queda de la siguiente forma

$$\frac{dx}{dt} = ax \left(1 - \frac{x}{k}\right), \quad (1.6)$$

y es la conocida ecuación logística (ver *ScienceDirect: Logistic Growth*), donde  $a > 0$  y al igual que en el modelo malthusiano es la tasa de crecimiento intrínseca o potencial biótico de la población de presas; representa la tasa máxima de crecimiento per capita alcanzada cuando el tamaño poblacional es suficientemente pequeño para asegurar limitaciones de los recursos disponibles. La constante  $k > 0$  es la capacidad de carga o nivel de saturación ambiental; representa el tamaño poblacional máximo

para el cual los recursos disponibles pueden continuar sustentando a la población. Considerando el hecho de que los recursos disponibles son limitados, el cambio de Verhulst introducido en (1.3) da cuenta de la competencia intraespecífica en la población de presas cuando su número se hace arbitrariamente grande.

En el caso de la población depredadora también introducimos un término de competencia intraespecie para explicar la lucha entre ellos por alimentarse. Es así que el sistema (1.3) con el término intraespecie toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - by - ex) \quad x(0) > 0 \quad (1.7a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(dx - fy - c) \quad y(0) > 0 \quad (1.7b)$$

donde  $e > 0$  y  $f \geq 0$ . No descartamos el caso en que  $f = 0$ , ya que en ausencia de la población de presas esta situación no produce una explosión en la población depredadora. A continuación vamos a probar que  $C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\}$  es un conjunto invariante de este sistema con competencia intraespecífica, esto es, que cualquier órbita que comience en un punto interior del primer cuadrante de  $\mathbb{R}^2$  no puede escapar a otro cuadrante.

Sabemos que  $x(t) = 0$  y  $y(t) = 0$  es la solución trivial del sistema, la cual representa el punto de extinción de ambas poblaciones. Suponiendo que  $x(t) = 0$  y  $y(t) > 0$  la ecuación (1.7b) toma la forma

$$\frac{dy}{dt} = y(-c - fy) = -cy\left(1 - \frac{y}{k}\right), \text{ con } k = -\frac{c}{f},$$

que es una ecuación tipo logística. Integrando obtenemos que su solución está dada por

$$y(t) = \frac{ky_0}{(k - y_0e^{ct}) + y_0},$$

que toma el valor inicial  $y_0$  en  $t = 0$  y luego tiende a cero cuando  $t \rightarrow \infty$ . De esta manera, ninguna órbita puede cortar el eje  $y$ , ya que si tal órbita existiera y  $(0, y_1)$  fuera el punto de corte, bastaría tomar  $y_0 > y_1$  para que dos órbitas se corten en  $(0, y_1)$ , resultando en una contradicción.

Por otro lado, si  $y(t) = 0$ , la primera ecuación toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - ex) = ax\left(1 - \frac{x}{k}\right), \text{ con } k = \frac{a}{e},$$

que también es una ecuación logística. En este sentido, sabemos que, si  $0 < x_0 < k$  la solución tiende asintóticamente hacia  $x = k = a/e$ ,  $x_0 = k$  da lugar a una solución de equilibrio, y  $x_0 > k$  da lugar a una solución que cumple  $x(0) = x_0$  y luego tiende asintóticamente hacia  $x = k = a/e$ . Esto implica

que ninguna órbita que comience en un punto de  $C_1$  puede cortar al eje  $x$ , ya que si  $(x_0, 0)$  fuera el punto de corte, ese mismo punto pertenecería a otra órbita correspondiente a la ecuación logística, llegando así a una contradicción.

Por lo tanto, todos los puntos de la frontera de  $C_1$  pertenecen a órbitas que empiezan en puntos de tal frontera. En otras palabras, el interior del primer cuadrante,  $C_1$ , es un conjunto invariante de la ecuación (1.7).

Para estudiar cualitativamente el comportamiento de (1.7) vamos a centrarnos en las isoclinas. La  $x$ -isoclina es la curva que une puntos donde  $\dot{x} = 0$ . En este caso, la ecuación de la  $x$ -isoclina es la siguiente

$$ex + by = a \Rightarrow y = \frac{a}{b} - \frac{e}{b}x.$$

Análogamente, la  $y$ -isoclina es la curva que une puntos en los que  $\dot{y} = 0$ , así que la ecuación de la misma para  $f \neq 0$  está dada por

$$dx - fy = c \Rightarrow y = -\frac{c}{f} + \frac{d}{f}x.$$

Observamos que la  $x$ -isoclina es una recta de pendiente negativa, y la  $y$ -isoclina es de pendiente positiva, así que ambas isoclinas se cortan necesariamente en un punto  $F(\bar{x}, \bar{y})$  (equilibrio). El punto de equilibrio  $F$  puede pertenecer a  $C_1$  o no, y a continuación analizamos ambos casos por separado.

#### 1.1.2.1. Caso donde el equilibrio $F \notin C_1$

En este caso, las isoclinas dividen  $C_1$  en tres regiones, las cuales denotamos por I, II y III. Las órbitas tienen una inclinación horizontal (recta con pendiente positiva) cuando atraviesan la  $y$ -isoclina e inclinación vertical (recta con pendiente negativa) cuando atraviesan la  $x$ -isoclina. Puesto que la  $y$ -isoclina corta al eje  $x$  en el punto  $(c/d, 0)$  se tiene que el punto  $P_1 = (2c/d, c/2f)$  se encuentra en la región I.

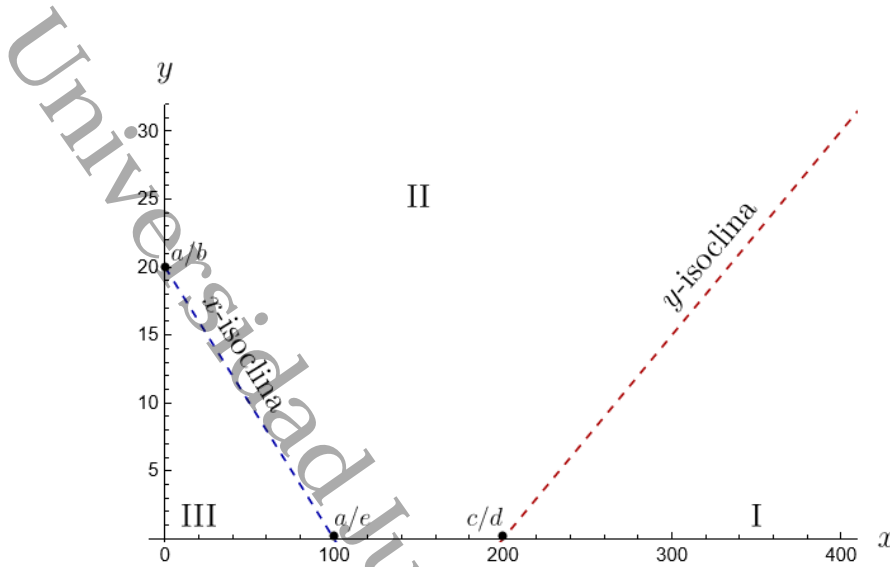


Figura 1.3: Isoclinas del modelo competitivo (1.7) cuando  $F \notin C_1$ .

Para determinar la pendiente de las órbitas en la región I veamos que:

$$\frac{dx}{dt}(P_1) = \frac{2c}{d} \left( a - \frac{bc}{2f} - \frac{2ce}{d} \right) = \frac{2ce}{d} \left( \frac{a}{e} - \frac{2c}{d} - \frac{bc}{2f} \right),$$

y puesto que  $a/e - 2c/d < 0$ , por ser  $c/d > a/e$ , tenemos que  $\dot{x}(P_1) < 0$ . Por otra parte, de la misma manera observamos lo siguiente:

$$\frac{dy}{dt}(P_1) = \frac{c}{2f} \left( d \left( \frac{2c}{d} \right) - f \left( \frac{c}{2f} \right) - c \right) = \frac{c^2}{4f} > 0.$$

4 Así que para puntos que están en la región I se cumple que

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}} < 0,$$

es decir, las órbitas tienen pendiente negativa.

1 De forma totalmente análoga, se prueba que la pendiente en la región II es positiva, y la pendiente en la región II vuelve a ser negativa (ver el esquema 1.3).

1 La única opción en este caso es que toda órbita debe tender asintóticamente hacia el punto  $P = (a/e, 0)$ , lo que implica que se produce la extinción del depredador, y la estabilización de la presa en el valor de la capacidad de carga predicho por la ecuación logística.

A continuación, representamos la familia de órbitas obtenidas para un ejemplo numérico de este

primer caso, tomando  $a = 1$ ,  $b = 1/20$ ,  $c = 6$ ,  $d = 3/100$ ,  $e = 1/100$  y  $f = 1/5$ .

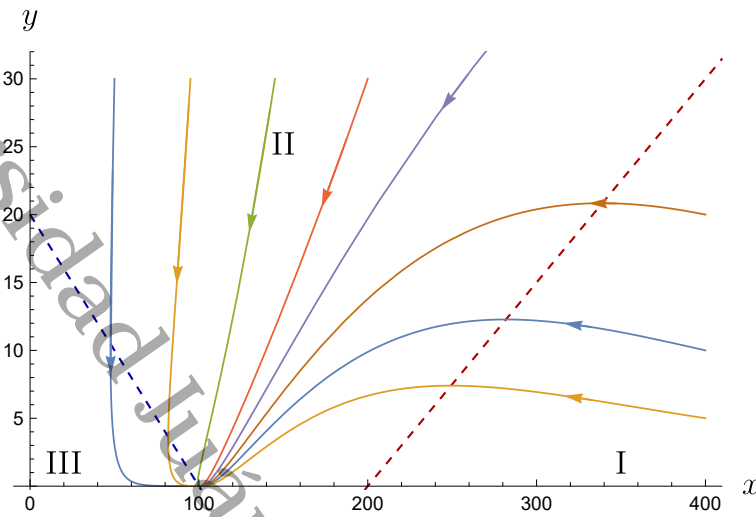


Figura 1.4: Órbitas del modelo competitivo (1.7) cuando  $F \notin C_1$ .

1.1.2.2. Caso donde el equilibrio  $F \in C_1$

En este caso las isoclinas tiene un punto de intersección al interior de  $C_1$ , dividiendo así a la región de interés ecológico en cuatro secciones, las cuales denotamos por I, II, III y IV, tal como se muestra en la siguiente figura:

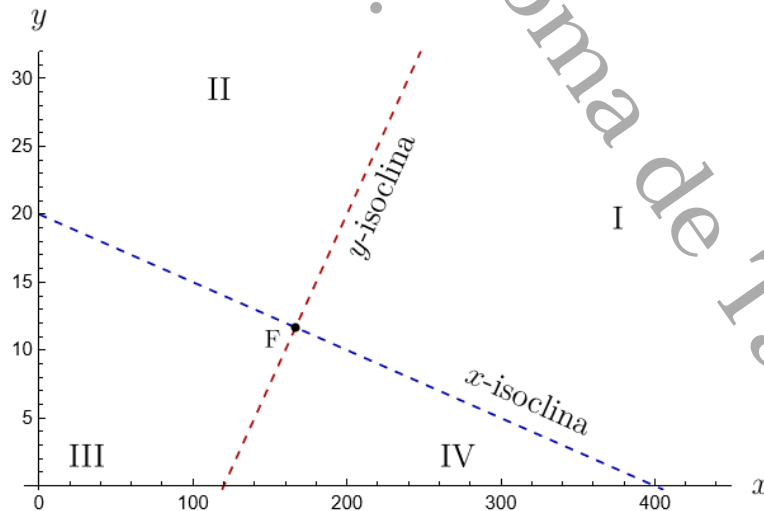


Figura 1.5: Isoclinas del modelo competitivo (1.7) cuando  $F \in C_1$ .

A continuación representamos las soluciones obtenidas cuando  $a = 4$ ,  $b = 2/10$ ,  $c = 3$ ,  $d = 1/40$ ,

$e = 1/100$  y  $f = 1/10$ :

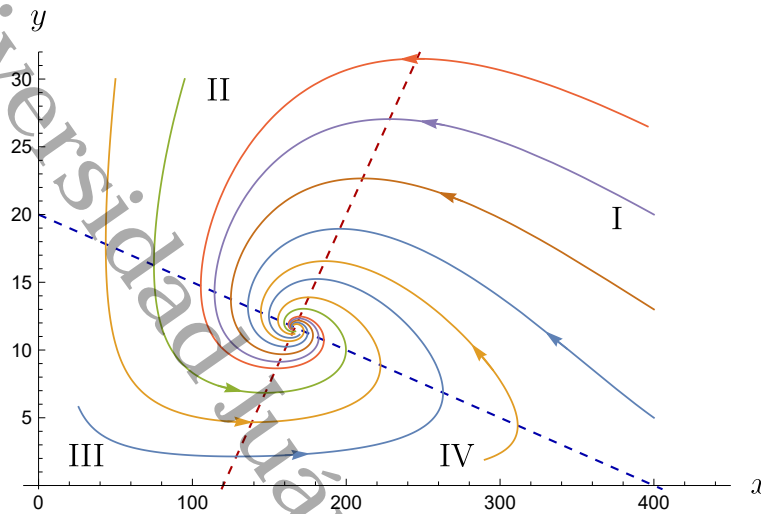


Figura 1.6: Órbitas del modelo competitivo (1.7) cuando  $F \in C_1$ .

El corte de las isoclinas es en el punto  $F$ , cuyas coordenadas están dadas por

$$\bar{x} = \frac{bc + af}{bd + ef}, \quad \bar{y} = \frac{ad - ce}{bd + ef},$$

el cual es punto de equilibrio de (1.7), ya que en él se cumple que  $\dot{x} = \dot{y} = 0$ . Realizando un análisis equivalente al del caso anterior, observamos que en las regiones I y III las órbitas tienen pendiente decreciente, y en las regiones II y IV tienen pendiente creciente. Esto sugiere que las órbitas se mueven en sentido contrario al movimiento de las manecillas del reloj alrededor del equilibrio  $F$ , pero con esta inspección geométrica no podemos demostrar si convergen asintóticamente a este punto, o si tienden a una órbita periódica (ciclo) alrededor de  $F$ .

Para establecer el comportamiento asintótico de las soluciones debemos introducir los conceptos de  $\omega$ -límites,  $\alpha$ -límites y funciones de Lyapunov.

### 1.1.2.3. $\omega$ y $\alpha$ límites, funciones de Lyapunov e invariancia de LaSalle

#### $\omega$ -límites

Sea  $\dot{x} = f(x)$  un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo definido en una región de  $\mathbb{R}^n$  y sea  $x(t)$  una solución definida para  $t \geq 0$  que satisface la condición inicial  $x(0) = x_0$ . El  $\omega$ -límite de la

1 órbita que pasa  $x_0$  es el conjunto de todos los puntos de acumulación de  $x(t)$  para  $t \rightarrow \infty$ :

$$\omega(x_0) = \{y \in \mathbb{R}^n : x(t_k) \rightarrow y \text{ para alguna sucesión } t_k \rightarrow \infty\}.$$

Los puntos en el  $\omega$ -límite cumplen con las siguientes propiedades:

- 1 Sea  $y \in \omega(x_0)$ . Dada una vecindad cualquiera de  $y$ , la solución  $x(t)$  corta a esta vecindad después de un tiempo arbitrariamente grande, ya que si a partir de un determinado instante la solución no cortara a una vecindad de  $y$ , tal punto  $y$  no podría ser punto de acumulación de  $x(t)$ .
- Si a partir de un determinado instante la solución  $x(t)$  permanece dentro de un subconjunto compacto de  $\mathbb{R}^n$ , entonces necesariamente ha de tener puntos de acumulación, y por lo tanto  $\omega(x_0) \neq \emptyset$ .
- Cualquier punto  $z_0$  que pertenece a la solución  $x(t)$  tiene el mismo  $\omega$ -límite que  $x_0$ , ya que  $z_0 = x(t_1)$  para algún instante  $t_1$ , y sabemos que si  $x(t)$  es solución, también lo es  $x(t - t_1)$ .
- $\omega(x_0)$  es un conjunto cerrado, pues se puede expresar como intersección de conjuntos cerrados, esto es

$$\omega(x_0) = \bigcap_{t \geq 0} \overline{\{x(s) : s \geq t\}}.$$

- 1 El conjunto  $\omega(x_0)$  es invariante, es decir, que si  $y_0 \in \omega(x_0)$  pertenece a una solución  $y(t)$  con  $y(0) = y_0$ , entonces toda la solución  $y(t)$  pertenece a  $\omega(x_0)$ . En efecto, ya que  $x(t_k) \rightarrow y_0$  para alguna sucesión  $t_k$ , y como las soluciones presentan dependencia continua respecto de las condiciones iniciales, entonces, para un  $t$  arbitrario se tiene que  $x(t_k + t) \rightarrow y(t)$  cuando  $k \rightarrow \infty$ , así que  $y(t)$  es punto de acumulación de  $x(t)$  para la sucesión  $t_k + t$ , y por lo tanto  $y(t) \in \omega(x_0)$ . Como esto es válido para todo  $t$ , se concluye que todos los puntos de la solución,  $y(t)$ , pertenecen al  $\omega$ -límite.
- Los puntos de equilibrio y las soluciones periódicas constituyen sus propios  $\omega$ -límites.
- Si  $\omega(x_0)$  es compacto, entonces es conexo. En efecto, sabemos que si  $x(t)$  con  $x(0) = x_0$  es solución  $x(t + t_k)$  también lo es, por tratarse de un sistema autónomo. Para  $t$  fijo tomamos el límite cuando  $k \rightarrow \infty$  de forma que  $x(t + t_k)$  (con  $x(0) = x_0$ ) tiende a  $x(t)$ , donde  $x(0) = p$  es la órbita que pasa por  $p$  un subconjunto de  $\omega(x_0)$ . De esto se sigue que la distancia entre los

1 conjuntos  $x(t)$  y  $\omega(x_0)$  es cero cuando  $t$  tiende a infinito, así que  $\omega(x_0)$  debe ser conexo.

### $\alpha$ -límites

Se definen de forma análoga a los  $\omega$ -límites, pero haciendo tender el tiempo a  $-\infty$ . Si  $x(t)$  es una solución de  $\dot{x} = f(t)$  definida para  $t \leq 0$  y que satisface la condición inicial  $x(0) = x_0$ , el  $\alpha$ -límite de la órbita que pasa por  $x_0$  es el conjunto de todos los puntos de acumulación de  $x(t)$  para  $t \rightarrow -\infty$ :

$$1 \quad \alpha(x_0) = \{y \in \mathbb{R}^n : x(t_k) \rightarrow y \text{ para alguna sucesión } t_k \rightarrow -\infty\}.$$

El  $\alpha$ -límite  $\alpha(x_0)$  cumple las mismas propiedades que los  $\omega$ -límites, pero teniendo en cuenta la inversión temporal.

### Teorema de Lyapunov

El teorema de Lyapunov nos permite obtener información sobre los  $\omega$ -límites, incluso aunque no conozcamos explícitamente las soluciones de la ecuación diferencial.

**Teorema 1.1.1** Sea  $\dot{x} = f(x)$  un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo definido en un subconjunto  $G \subset \mathbb{R}^n$ , con  $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$  continuamente diferenciable. Sea  $V : G \rightarrow \mathbb{R}$  una función continuamente diferenciable. Si existe una solución  $x(t)$  con condición inicial  $x(0) = x_0 \in G$  tal que  $V(x(t))$  verifica  $\dot{V}(x(t)) \geq 0$ , o bien  $\dot{V}(x(t)) \leq 0$ , entonces  $\omega(x_0) \cap G$  está contenido en el conjunto  $\{x \in G : \dot{V}(x(t)) = 0\} = \dot{V}^{-1}(0)$ .

**Demostración.** Para detalles sobre la demostración [ver § 2 Bai16, pág. 18].  $\square$

1 La función  $V$  recibe el nombre de **función de Lyapunov**. Nótese que  $\omega(x_0)$  puede ser el conjunto vacío y aún así existir una función de Lyapunov que cumple lo establecido por el teorema.

Como ejemplo de este teorema, vamos a proponer como función de Lyapunov para el modelo (1.7) una función del tipo (1.5) definida en la sección dedicada al modelo depredador-presa de Lotka-Volterra, esto es:

$$V(x, y) = dH_1(x) + bH_2(y),$$

donde las funciones  $H_1(x)$  y  $H_2(y)$  están dadas por

$$H_1(x) = \bar{x} \log -x \quad \text{y} \quad H_2(y) = \bar{y} \log -y,$$

entonces, tenemos que

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= d \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} + b \frac{\partial V}{\partial y} \frac{dy}{dt} \\ &= d \left( \frac{\bar{x} - x}{x} \right) x (a - by - ex) + b \left( \frac{\bar{y} - y}{y} \right) y (dx - fy - c) \\ &= d(\bar{x} - x)(a - by - ex) + b(\bar{y} - y)(dx - fy - c). \end{aligned}$$

Como  $\bar{x}$  y  $\bar{y}$  son soluciones de (1.7) podemos sustituir en las isoclinas como sigue

$$\begin{aligned} a &= e\bar{x} + b\bar{y}, \\ c &= d\bar{x} - f\bar{y}, \end{aligned}$$

para obtener

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= d(\bar{x} - x)[e\bar{x} + b\bar{y} - by - ex] + b(\bar{y} - y)[-d\bar{x} + f\bar{y} + dx - fy] \\ &= d(\bar{x} - x)[e(\bar{x} - x) + b(\bar{y} - y)] + b(\bar{y} - y)[-d(\bar{x} - x) + f(\bar{y} - y)] \\ &= de(\bar{x} - x)^2 + bd(\bar{x} - x)(\bar{y} - y) - bd(\bar{x} - x)(\bar{y} - y) + bf(\bar{y} - y)^2 \\ &= de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 \geq 0, \end{aligned}$$

lo cual se cumple para toda órbita del conjunto  $C_1$ . Es así que, aplicando el teorema de Lyapunov a la función  $V$ , obtenemos que el  $\omega$ -límite de cada órbita en  $C_1$  está contenido en el conjunto:

$$\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : \frac{dV}{dt} = 0\}.$$

Entonces,  $\dot{V} = 0 \Rightarrow de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 = 0$ . Si  $f \neq 0$  la única posibilidad es que  $x = \bar{x}$  y  $y = \bar{y}$ , es decir, el punto de equilibrio de (1.7). Como  $(\bar{x}, \bar{y})$  es una solución de la ecuación, tenemos que  $\omega(x_0) = \{(\bar{x}, \bar{y})\}$ . Por otro lado, si  $f = 0$ , es decir, que la  $y$ -isoclina sea vertical, los puntos que pueden pertenecer al  $\omega$ -límite son los que están en el conjunto:

$$K = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x = \bar{x}, y > 0\}.$$

El  $\omega$ -límite debe ser un conjunto invariante de  $K$ , es decir, que si una solución pasa por un punto de  $K$ , toda la solución debería pertenecer al  $\omega$ -límite, y como la recta vertical con abscisa  $x = \bar{x}$  no es solución de la ecuación en ningún caso, ningún punto de  $K$  aparte de  $(\bar{x}, \bar{y})$  puede pertenecer al  $\omega$ -límite. En otras palabras, en este caso también tenemos que  $\omega(x_0) = \{(\bar{x}, \bar{y})\}$ .

Concluimos por tanto que, toda solución de (1.7) en  $C_1$  debe converger asintóticamente al punto de

equilibrio  $(\bar{x}, \bar{y})$ , y en consecuencia no existen soluciones periódicas para (1.7). En este caso no son curvas de nivel de  $V(x, y)$ , sino que van ascendiendo en espiral (por ser  $\dot{V} \geq 0$ ) hasta converger al punto de equilibrio  $(\bar{x}, \bar{y})$ , tal como se anticipaba en la Figura 1.6.

### Principio de invariancia de LaSalle

El siguiente resultado permite refinar en muchos casos la información obtenida a partir del teorema de Lyapunov.

**Teorema 1.1.2 (LaSalle)** *Sea  $\dot{x} = f(x)$  un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo definido en un abierto  $G \subset \mathbb{R}^n$  con  $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$  continuamente diferenciable y tal que  $f(x_0) = 0$  para algún  $x_0 \in G$ . Sea  $V : G \rightarrow \mathbb{R}$  una función real que satisfice:*

- $V(x_0) = 0$
- $V(x) > 0$  para  $x \in G - \{x_0\}$

Entonces

- a) Si  $\dot{V} \leq 0$  para todo  $x \in G$ ,  $x_0$  es punto de equilibrio Lyapunov estable.
- b) Si  $\dot{V} < 0$  para todo  $x \in G - \{x_0\}$ ,  $x_0$  es punto de equilibrio asintóticamente estable.
- c) Si  $\dot{V} > 0$  para todo  $x \in G - \{x_0\}$ ,  $x_0$  es punto de equilibrio inestable.

**Demostración.** Se puede consultar la demostración en [ver § 2 Per13, págs. 131–132].  $\square$

Del análisis que hemos realizado para los modelos (1.3) y (1.7) se concluye que, en el primer caso, el equilibrio de coexistencia es estable y en el segundo es asintóticamente estable e incluso globalmente estable. Esto nos indica que el modelo depredador–presa es más estable cuando se tiene en cuenta la competencia asociada al término logístico.

En efecto, una perturbación al equilibrio de coexistencia en (1.7) es rápidamente corregida por la dinámica de las ecuaciones, regresando los valores de las densidades de población al mismo estado estacionario. Sin embargo, una perturbación del equilibrio de coexistencia en (1.3) origina un cambio permanente a una órbita cerrada que no converge de nuevo al mismo estado estacionario. De hecho, una sucesión de perturbaciones aplicadas de forma adecuada, puede lograr que el sistema vaya saltando a órbitas cada vez más amplias y termine convergiendo a un punto de la frontera de  $C_1$ , lo cual como sabemos, ecológicamente significa la extinción de al menos una de las poblaciones.

Hay otro aspecto en el que el sistema de ecuaciones (1.7) es más estable que el sistema de ecuaciones

(1.3). Sabemos que frente a pequeñas variaciones en los parámetros de (1.7) no se altera significativamente el comportamiento cualitativo de las órbitas, pues siguen siendo espirales que convergen al equilibrio de coexistencia. Sin embargo, la introducción del término logístico  $-ex^2$  en (1.3), por muy pequeño que sea el valor de  $e$ , altera radicalmente la topología de las órbitas, que dejan de ser cíclicas alrededor del equilibrio de coexistencia para convertirse en oscilaciones amortiguadas [ver § 7 Kit65, págs. 217–221] que ahora convergen al mismo estado estacionario. Si consideramos  $e = f = 0$  en (1.7) podemos encontrar que existe una cantidad conservada, que hay periodicidad de todas las órbitas, que el equilibrio de coexistencia es estable, pero no asintóticamente estable.

## 1.2. Dinámica local del sistema competitivo de Lotka-Volterra

En este apartado estudiamos la dinámica local de un modelo de dos poblaciones que compiten por la misma fuente de alimentos o que en algún sentido, ya sea por espacio de reproducción u otros recursos, una población inhibe el crecimiento de la otra. En el estudio cualitativo de esta clase de modelos se han encontrado diversos fenómenos interesantes; por ejemplo, en [HHW78] exploran algunas variantes de modelos competitivos caracterizando diferentes escenarios de coexistencia y extinción. En particular, aquí nos restringimos al modelo competitivo dado por las ecuaciones (1.2), que aunque es relativamente sencillo, demuestra un principio bastante general observado en la naturaleza, a saber, que cuando dos especies compiten por los mismos recursos limitados, una de ellas termina por extinguirse.

Para evitar el uso de subíndices reescribimos el sistema competitivo de Lotka–Volterra (1.2) realizando un cambio en las etiquetas asociadas a los parámetros involucrados y el sistema competitivo queda de la siguiente forma

$$\dot{x} = x(a - bx - cy) \quad x(0) > 0, \quad (1.8a)$$

$$\dot{y} = y(d - ex - fy) \quad y(0) > 0, \quad (1.8b)$$

donde las tasas  $a, b, c, d, e$  y  $f$  que son estrictamente positivas son

$$a = r_1, \quad b = \frac{r_1}{k_1}, \quad c = c_1,$$

$$d = r_2, \quad e = \frac{r_2}{k_2}, \quad f = c_2.$$

La región de interés ecológico está conformada por  $C_1$ , el punto de extinción y los semiejes positivos invariantes. En este modelo, si una de la poblaciones se extingue, la otra crece de acuerdo a una ecuación logística.

Las ecuaciones que corresponden a las cero-isoclinas vienen dadas por

$$x - \text{isoclina} : y = \frac{a}{c} - \frac{b}{c}x, \quad (1.9a)$$

$$y - \text{isoclina} : y = \frac{d}{f} - \frac{e}{f}x. \quad (1.9b)$$

El análisis de estas isoclinas rectas es conocido dentro de la literatura y un par de buenas referencias puede encontrarse en los trabajos del autor Víctor Castellanos Vargas [Cas93; CFL08], que son las ideas que esencialmente seguimos a continuación para presentar la revisión de este análisis.

Por otro lado, observamos que las isoclinas (1.9) son rectas que poseen pendiente negativa, y de acuerdo a la ubicación de estas rectas en la región de interés ecológico, se presentan tres escenarios dinámicos que describimos a continuación.

### 1.2.1. Las cero-isoclinas no se cortan en la región de interés ecológico

Este caso incluye la situación en que ambas isoclinas son paralelas. Suponemos en primer lugar que la  $y$ -isoclina está por encima de la  $x$ -isoclina (ver Fig. 1.7).

En la región I tomamos el punto  $P_1$  con abscisa  $x_1 = \frac{d}{e}$  y ordenada  $y_1 > 0$ . Luego, calculamos los signos de  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$ , esto es

$$\bullet a - bx - cy = a - b\left(\frac{d}{e}\right) - cy_1 = \underbrace{b\left(\frac{a}{b} - \frac{d}{e}\right)}_{<0} - cy_1 < 0 \Rightarrow \dot{x} < 0,$$

$$\bullet d - ex - fy = d - e\left(\frac{d}{e}\right) - fy_1 = -fy_1 < 0 \Rightarrow \dot{y} < 0.$$

En esta región la pendiente de las órbitas es positiva (creciente), y la orientación de las mismas en función del tiempo es de derecha a izquierda. En la  $y$ -isoclina se tiene que  $\dot{x} < 0$ , así que las órbitas (de pendiente horizontal) están orientadas hacia la izquierda.

En la región II tomamos el punto  $P_2$  con abscisa  $x_2 = \frac{a}{b}$  y con ordenada, la mitad de la imagen de  $x_2$  por la  $y$ -isoclina, de forma tal que  $y_2 = \frac{e}{2f}\left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right)$ , y calculamos los signos de  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$  como sigue

$$\bullet a - bx - cy = a - b\left(\frac{a}{b}\right) - cy_2 < 0 \Rightarrow \dot{x} < 0,$$

$$\bullet d - ex - fy = d - e\left(\frac{a}{b}\right) - f\frac{e}{2f}\left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right) = \frac{e}{2}\left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right) > 0 \Rightarrow \dot{y} > 0.$$

En esta región la pendiente de las órbitas es negativa (decreciente), y la orientación de las mismas es hacia arriba y hacia la izquierda, según los signos de las derivadas. En la  $x$ -isoclina se tiene que  $\dot{y} > 0$ , así que las trayectorias (de pendiente vertical) están orientadas hacia arriba.

En la región III tomamos el punto  $P_3$  con abscisa  $x_3 = \frac{a}{2b}$  y con ordenada, la mitad de la imagen de  $x_3$  por la  $x$ -isoclina, de forma tal que  $y_3 = \frac{a}{4c}$ , y calculamos nuevamente los signos de  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$  como sigue

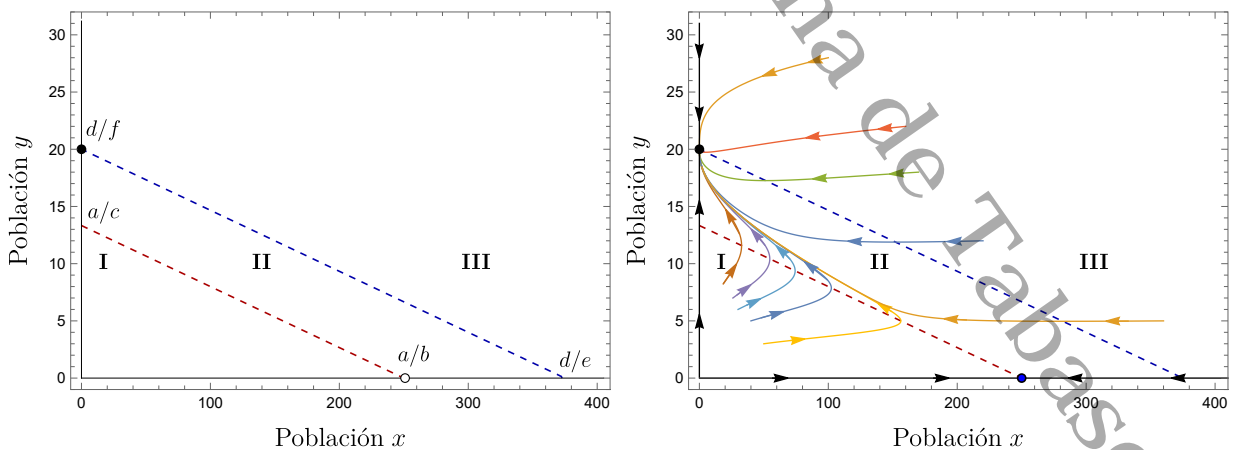
- $a - bx - cy = a - b\left(\frac{a}{2b}\right) - c\left(\frac{a}{4c}\right) = \frac{a}{4} > 0 \Rightarrow \dot{x} > 0$ ,
- $d - ex - fy = a - e\left(\frac{a}{2b}\right) - f\left(\frac{a}{4c}\right) = d - \frac{ea}{2b} - \frac{fa}{4c} > d - \frac{ea}{2e} - \frac{fd}{4f} = d - \frac{d}{2} - \frac{d}{4} = \frac{d}{4} > 0 \Rightarrow \dot{y} > 0$ .

En esta última región la pendiente de las órbitas es positiva (creciente) y la orientación de las mismas es hacia arriba y hacia la derecha, según los signos de las derivadas.

Aquí la única posibilidad es que todas las órbitas tiendan asintóticamente hacia el punto  $\left(0, \frac{d}{f}\right)$ , es decir, que la especie  $x$  se extinga, independientemente de las condiciones iniciales. Lo anterior significa que, la especie  $y$ , alcanza el valor correspondiente a su capacidad de carga

$$K = \frac{d}{f}$$

esto de acuerdo a la ecuación logística que gobierna su comportamiento cuando  $x \equiv 0$ . Para dar soporte visual a estas conclusiones mostramos en la Figura 1.7 las soluciones numéricas del sistema de ecuaciones (1.8) con los valores de parámetros  $a = 10$ ,  $b = \frac{4}{100}$ ,  $c = \frac{75}{100}$ ,  $d = 2$ ,  $e = \frac{2}{375}$ , y  $f = \frac{1}{10}$ :

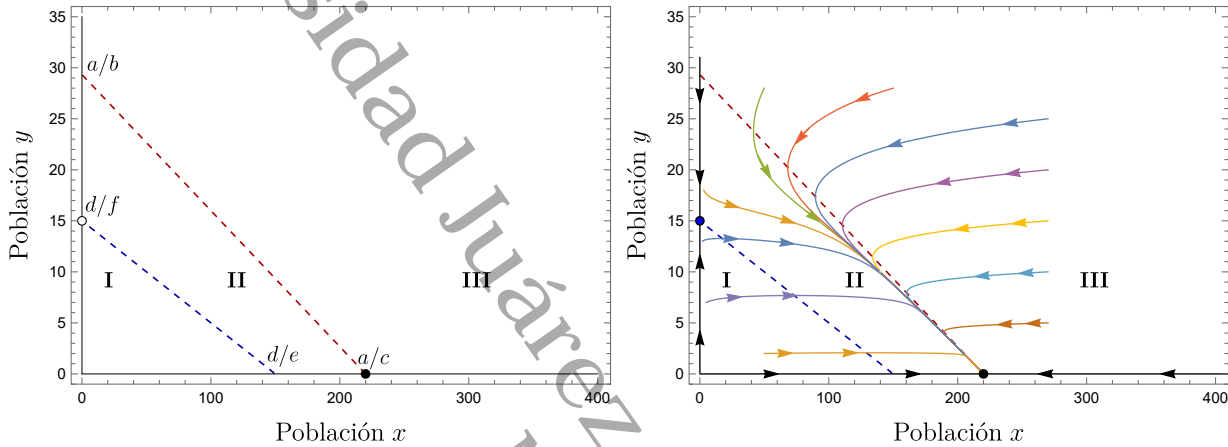


(a) Regiones de la dinámica.

(b) Órbitas en la extinción de la población  $x$ .

Figura 1.7: Cero-isoclinas y órbitas en la extinción de la población  $x$ .

Si la  $x$ -isoclina está por encima de la  $y$ -isoclina (ver Figura 1.8), el análisis cualitativo en este caso es análogo al anterior, con la única diferencia de que las órbitas convergen al punto  $(0, \frac{a}{b})$ , en el que se extingue la población  $y$ , y la población  $x$  alcanza su capacidad de carga,  $K = \frac{a}{b}$ . Para ejemplificar esta última situación, ahora usamos los valores de parámetros  $a = 22$ ,  $b = \frac{1}{10}$ ,  $c = \frac{75}{100}$ ,  $d = \frac{15}{10}$ ,  $e = \frac{1}{100}$ , y  $f = \frac{1}{10}$ :



(a) Regiones de la dinámica. (b) Órbitas en la extinción de la población  $y$ .

Figura 1.8: Cero-isoclinas y órbitas en la extinción de la población  $y$ .

Como conclusión de esta parte podemos decir que, en ambas situaciones se extingue aquella población cuya cero-isoclina está por debajo de la otra en el retrato fase, independientemente de las poblaciones iniciales que estas tengan. La población cuya cero-isoclina está por encima se llama dominante<sup>5</sup>.

### 1.2.2. Las cero-isoclinas coinciden en la región de interés ecológico

4

La ecuación de ambas cero-isoclinas es  $y = n - mx$ , donde:

$$n = \frac{a}{c} = \frac{d}{f},$$

$$m = \frac{b}{c} = \frac{e}{f}.$$

1

En este caso la cero-isoclina divide al interior del primer cuadrante en dos regiones que denotamos por I y II. De manera análoga al caso anterior, realizamos un análisis del campo de direcciones con las pendientes y las orientaciones.

<sup>5</sup>Una especie dominante se refiere al organismo que tiene control más significativo sobre otros organismos en su comunidad ecológica.

1

En la región I tomamos el punto  $P_1$  con abscisa  $x_1 = \frac{n}{m}$  y ordenada  $y_1 > 0$ . A continuación determinamos los signos de  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$ :

- $a - bx - cy = a - b\left(\frac{n}{m}\right) - cy_1 = a - b\left(\frac{a}{b}\right) - cy_1 = -cy_1 < 0 \Rightarrow \dot{x} < 0$ ,
- $d - ex - fy = d - e\left(\frac{n}{m}\right) - fy_1 = d - e\left(\frac{d}{e}\right) - fy_1 = -fy_1 < 0 \Rightarrow \dot{y} < 0$ .

En la región I concluimos que las órbitas tienen pendiente positiva, y su orientación es de derecha a izquierda. Además, se observa que todos los puntos de la cero-isoclina son puntos de equilibrio, ya que en ellos se cumple que  $\dot{x} = \dot{y} = 0$ .

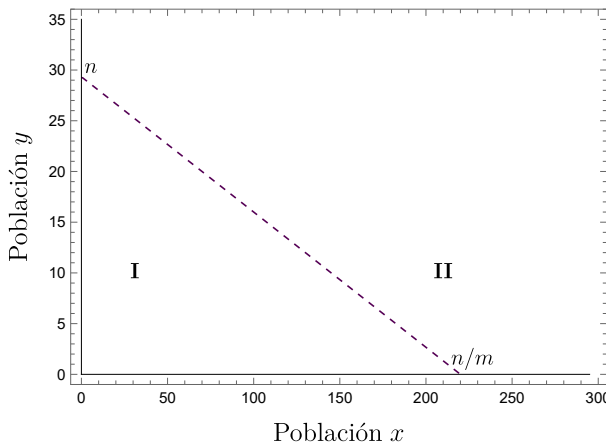
En la región II tomamos un punto  $P_2$  con abscisa  $x_2 = \frac{n}{2m}$  y ordenada  $y_2$ , siendo  $y_2$  la mitad de la imagen de  $x_2$  por la isoclina, esto es

$$y_2 = \frac{1}{2}(n - mx_2) = \frac{1}{2}\left(n - m\left(\frac{n}{2m}\right)\right) = \frac{n}{4}.$$

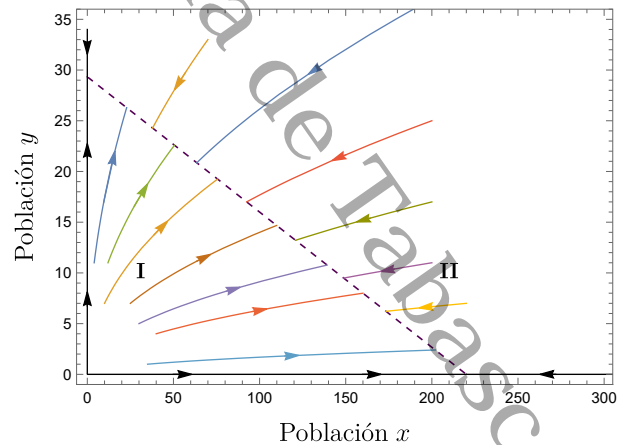
Calculamos los signos de  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$  en  $P_2 = \left(\frac{n}{2m}, \frac{n}{4}\right)$

- $a - bx - cy = a - b\left(\frac{n}{2m}\right) - c\left(\frac{n}{4}\right) = a - b\left(\frac{a}{2b}\right) - c\left(\frac{a}{4c}\right) = \frac{a}{4} > 0 \Rightarrow \dot{x} > 0$ ,
- $d - ex - fy = d - e\left(\frac{n}{2m}\right) - f\left(\frac{n}{4}\right) = d - e\left(\frac{d}{2e}\right) - f\left(\frac{d}{4f}\right) = \frac{d}{4} > 0 \Rightarrow \dot{y} > 0$ .

En la región II las órbitas tienen pendiente positiva y su orientación es de izquierda a derecha. Visualizamos estas conclusiones mediante la siguiente representación de algunas órbitas en el retrato fase, con los valores de los parámetros  $a = 22$ ,  $b = \frac{1}{10}$ ,  $c = \frac{75}{100}$  y  $k = 2$ :



(a) Regiones de la dinámica.



(b) Órbitas que tienden a la línea de equilibrios.

Figura 1.9: Órbitas cuando las cero-isoclinas coinciden.

Definimos  $k = \frac{a}{d}$  y probaremos que la cantidad  $V(x, y) = \frac{x}{y^k}$  es una cantidad conservada, es decir, que  $V(x, y)$  es constante sobre las órbitas del retrato fase. En efecto, puesto que las cero-isoclinas en este caso coinciden, tienen la misma pendiente y ordenada en el origen, entonces

$$a = kd, \quad b = ke, \quad c = kf,$$

de forma tal que  $\dot{x} = x(a - bx - xy) = kx(d - ex - fy)$  y

$$\dot{x} = kx(d - ex - fy) \Rightarrow \frac{1}{kx}\dot{x} = d - ex - fy,$$

$$\dot{y} = y(d - ex - fy) \Rightarrow \frac{1}{y}\dot{y} = d - ex - fy,$$

restando estas ecuaciones tenemos que

$$\frac{1}{kx}\dot{x} - \frac{1}{y}\dot{y} = 0 \Rightarrow \frac{d}{dt}(\log x) - k \frac{d}{dt}(\log y) = 0,$$

e integrando respecto al tiempo obtenemos

$$\log(x) - k\log(y) = \text{cte} \Rightarrow \log(x) - \log(y^k) = \text{cte} \Rightarrow \log\left(\frac{x}{y^k}\right) = \text{cte},$$

y finalmente al aplicar la exponencial llegamos a que

$$\frac{x}{y^k} = \text{cte},$$

quedando así demostrado que la función  $V(x, y) = \frac{x}{y^k}$  es una constante sobre las órbitas de (1.8).

Además, esto nos permite obtener una expresión explícita para la ecuación de las órbitas, en este caso

$$y = (\text{cte})x^{\frac{1}{k}} = (\text{cte})x^{\frac{d}{a}}.$$

### 1.2.3. Las cero-isoclinas tienen un corte en la región de interés ecológico

El punto de corte de las cero-isoclinas, que denotaremos por  $P_0 = (\bar{x}, \bar{y})$ , es un punto de equilibrio de (1.8), cuyas coordenadas están dadas por

$$\bar{x} = \frac{af - cd}{bf - ce}, \quad \bar{y} = \frac{bd - ae}{bf - ce}.$$

Para estudiar este caso linealizamos (1.8), es decir, analizamos la dinámica en una vecindad de  $P_0 = (\bar{x}, \bar{y})$ , mediante el sistema lineal

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (1.10)$$

Para esto, calculamos la matriz Jacobiana, la cual está dada por

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx \\ -ey & d - ex - 2fy \end{pmatrix}$$

y la evaluamos en  $P_0 = (\bar{x}, \bar{y})$ , obteniendo

$$A(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a - 2b\bar{x} - c\bar{y} & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & d - e\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -b\bar{x} & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & -f\bar{y} \end{pmatrix},$$

expresión que obtenemos mediante algunas manipulaciones algebraicas. Los valores propios se determinan resolviendo la ecuación

$$\det \begin{pmatrix} -b\bar{x} - \lambda & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & -f\bar{y} - \lambda \end{pmatrix} = 0$$

que da a lugar a las siguientes raíces

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left( -b\bar{x} - f\bar{y} \pm \sqrt{(b\bar{x} + f\bar{y})^2 - 4\bar{x}\bar{y}(bf - ce)} \right).$$

Aquí el equilibrio  $P_0$  es hiperbólico. Además, observamos que  $\lambda_- < 0$ , pero en el caso de  $\lambda_+$  se presentan dos situaciones:

- Si  $bf - ce > 0$  entonces  $\lambda_+ < 0$ . Como ambos valores propios son negativos, se tiene que el origen es un nodo estable de (1.10), y por el teorema de Hartman-Grobman,  $P_0$  es un nodo estable de (1.8). Como  $\bar{x}$  e  $\bar{y}$  deben ser cantidades estrictamente positivas, se deben satisfacer las restricciones  $af - cd > 0$  y  $bd - ae > 0$ , de otra manera, se tiene que  $\frac{a}{c} > \frac{d}{f}$  y  $\frac{d}{e} > \frac{a}{b}$ . Recordando las ecuaciones de las cero-isoclinas, la primera desigualdad significa que la  $x$ -isoclina tiene una ordenada en el origen mayor que la de la  $y$ -isoclina. La segunda desigualdad significa que la  $x$ -isoclina tiene una abscisa en el origen que es menor que la de la  $y$ -isoclina. Realizando un análisis

de pendientes en las regiones I, II, III y IV, concluimos que  $P_0$  es globalmente estable, es decir, toda órbita que comienza en un punto interior del primer cuadrante, converge asintóticamente a  $P_0$ .

- Si  $bf - ce < 0$  entonces  $\lambda_+ > 0$ . Como hay un valor propio negativo y otro positivo, se tiene que el origen es un punto silla, y por lo tanto es un punto de equilibrio inestable de (1.10). Aplicamos el teorema de Hartman–Grobman, y tenemos que  $P_0$  es un punto silla de (1.8). En este caso se deben satisfacer las restricciones  $af - cd < 0$  y  $bd - ae < 0$ , lo que significa que los puntos de corte con los ejes invariantes están al revés respecto al caso anterior: la  $x$ -isoclina tiene una ordenada en el origen menor, y una abscisa en el origen mayor que las coordenadas respectivas de la  $y$ -isoclina. Realizando el análisis de pendientes para las regiones I, II, III y IV, observamos que toda trayectoria que comienza en la región II termina en el punto  $P_2 = \left(0, \frac{d}{f}\right)$  (extinción de la población  $x$  y estabilización de la población  $y$ ). Toda órbita que comienza en la región IV termina en el punto  $P_1 = \left(\frac{a}{e}, 0\right)$  (extinción de la población  $y$  y estabilización de la población  $x$ ). Hay un par de órbitas, una en la región I y otra en la región III, las cuales convergen a  $P_0$ , estas dos órbitas son las separatrices (variedad estable) del punto silla, y determinan cuencas de atracción en las regiones I y III. Esto quiere decir que las órbitas que empiezan a un lado u otro de la variedad estable, convergen o bien a  $P_1$  o bien a  $P_2$ .
- Nótese que cuando consideramos  $bf - ce = 0$ , tenemos el caso de cero-isoclinas con pendientes iguales, el cual ya se había tratado en un apartado anterior.

El significado ecológico de las dos situaciones analizadas es el siguiente:

Primero, sabemos que  $b$  y  $f$  son los términos asociados a la **interacción intraespecie** de cada una de las ecuaciones en (1.8), en otras palabras, son los términos que gobiernan la competencia al interior de cada población, mientras que  $c$  y  $e$  son los coeficientes que miden la **interacción interespecie**. Entonces, si  $bf > ce$ , es decir, si la interacción intraespecie predomina sobre la interacción interespecie, se alcanza un equilibrio estable, que también recibe el nombre de equilibrio de coexistencia estable. Las poblaciones de ambas especies en el punto de equilibrio  $P_0$  son menores que las respectivas capacidades de carga, en caso de que sólo sobreviviera una especie.

Por otro lado, en la segunda situación, en la que  $bf < ce$ , la competencia interespecie es más intensa y se llega necesariamente a la extinción de una de las poblaciones, en función de las condiciones iniciales. Este escenario dinámico recibe el nombre de caso biestable. La **biestabilidad** tiene que ver con el hecho de que, el equilibrio de coexistencia que es inestable, divide a la región de viabilidad ecológica en dos regiones cuya dinámica no está conectada, una donde las órbitas terminan en el equilibrio estable localizado sobre el eje invariante  $x$ , y otra donde las órbitas terminan en el equilibrio estable localizado

sobre el eje invariante  $y$ .

Finalmente, para visualizar las conclusiones obtenidas en el análisis anterior, representamos a continuación las regiones dinámicas y el retrato fase para ambas situaciones: punto de equilibrio estable y punto de equilibrio inestable.

Si usamos los valores de parámetros  $a = 22$ ,  $b = \frac{3}{10}$ ,  $c = \frac{75}{100}$ ,  $d = \frac{15}{10}$ ,  $e = \frac{6}{1000}$  y  $f = \frac{1}{10}$ , tenemos que el esquema para el punto de equilibrio estable luce así

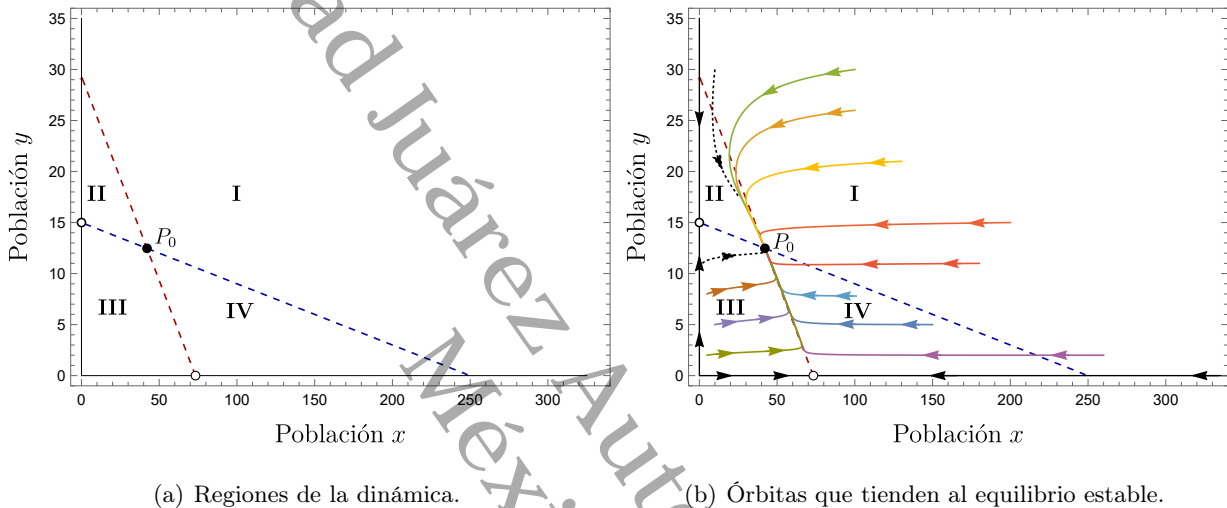
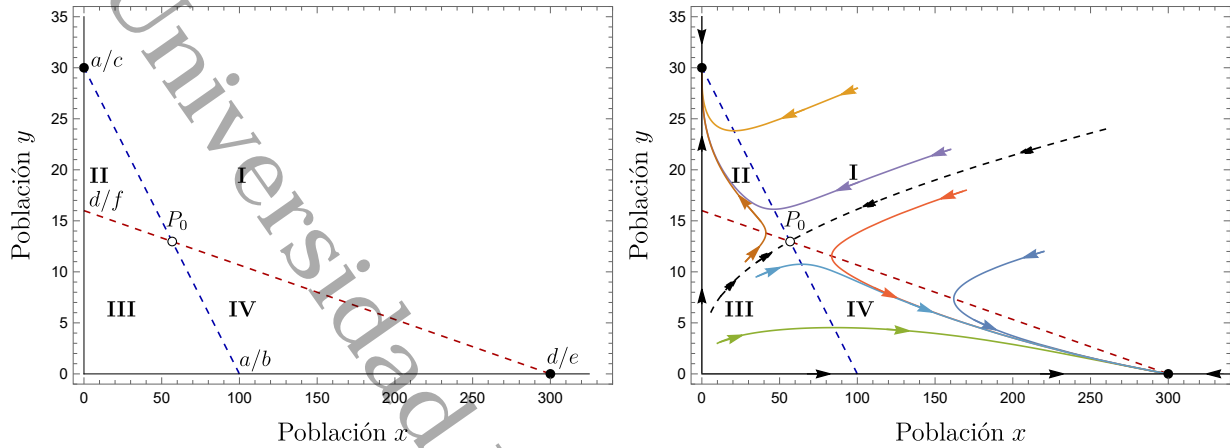


Figura 1.10: Equilibrio de coexistencia estable.

En el caso del equilibrio de coexistencia estable, los puntos de equilibrio sobre los ejes invariantes  $x$  e  $y$  son inestables, por esta razón, todas las órbitas cercanas a sus cuencas de repulsión son enviadas a la cuenca de atracción del equilibrio de coexistencia  $P_0$ .

El retrato fase del punto silla con los valores de parámetros  $a = 12$ ,  $b = \frac{4}{100}$ ,  $c = \frac{75}{100}$ ,  $d = 3$ ,  $e = \frac{3}{100}$  y  $f = \frac{1}{10}$  es el siguiente:



(a) Regiones de la dinámica.

(b) Algunas órbitas alejándose de  $P_0$ .

Figura 1.11: Punto de equilibrio inestable.

Es importante observar que, en el sistema de competencia (1.8), no se tienen escenarios donde las poblaciones oscilen alrededor del equilibrio de coexistencia estable, ya que no se puede garantizar simultáneamente tener un equilibrio al interior del primer cuadrante y que la aproximación lineal posea traza nula y determinante positivo. Así que, de manera natural, surge la pregunta de qué sucede con la estabilidad del sistema (1.8) al interactuar con otra población que es depredadora. En los siguientes apartados damos un panorama más amplio sobre algunos aspectos de la dinámica local sobre esta situación, misma que corresponde al modelo (1.1) planteado al principio de este capítulo.

# Capítulo 2

## Modelo depredador-presa de Bazykin

En este capítulo se presentan los teoremas principales de las bifurcaciones de Hopf [Kuz04] y Bogdanov–Takens [CVD10] que se ocupan para mostrar la existencia de ciclos límite en el modelo tipo Bazykin [ver § 3 Baz98, págs. 67–81] que resulta de considerar extinta a una de las presas en el modelo (1.1) (bifurcación de Hopf en los planos invariantes  $x = 0$  o  $y = 0$ ), y para el cual se determina una restricción geométrica sobre la población de presas que caracteriza a los puntos de equilibrios de coexistencia en los que ocurre la bifurcación de Hopf. Como siguiente asunto, presentamos la aplicación del resultado de la restricción geométrica a un sistema huésped–parasitoide (ver [CC22c]), estableciendo algunos resultados importantes de su dinámica local. Posteriormente, se muestran otros modelos cuya dinámica local ya ha sido analizada, pero que presentan el mismo tipo de restricción geométrica que el modelo tipo Bazykin y el modelo huésped–parasitoide analizado por Chan y Castellanos en [CC22c]. Finalmente, planteamos una conjetura acerca del resultado de la restricción geométrica.

### 2.1. Bifurcación Andronov–Hopf

La bifurcación Andronov–Hopf, es una de las bifurcaciones de codimensión uno (ver Wolfram MathWorld: Codimension) más conocidas para realizar la búsqueda de ciclos límite en sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales. El nombre de esta bifurcación se debe al físico ruso Aleksandr Andrónov y al matemático y astrónomo alemán Eberhard Hopf, los cuales iniciaron el estudio de esta bifurcación de manera independiente, interesados en diversos fenómenos físicos vibratorios (ver [Hop55; And71; MM12]). La codimensión en este contexto tiene que ver con el número de parámetros que se deben variar para que esta bifurcación ocurra.

A continuación, consideremos el siguiente prototipo de sistema de ecuaciones diferenciales que depende

de un parámetro

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 - x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 - x_2(x_1^2 + x_2^2). \end{cases} \quad (2.1)$$

Este sistema posee el equilibrio  $x_1 = x_2 = 0$  para todo  $\alpha$  con matriz jacobiana

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix},$$

la cual tiene valores propios  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i$ . Introduciendo la variable compleja  $z = x_1 + ix_2$ ,  $\bar{z} = x_1 - ix_2$ ,  $|z|^2 = z\bar{z} = x_1^2 + ix_2^2$ . Esta variable satisface la ecuación diferencial

$$\dot{z} = \dot{x}_1 + i\dot{x}_2 = \alpha(x_1 + ix_2) + i(x_1 + ix_2) - (x_1 + ix_2)(x_1^2 + x_2^2),$$

y podemos por lo tanto reescribir el sistema (2.1) en la siguiente forma compleja:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2. \quad (2.2)$$

Finalmente, usando la representación polar de los complejos  $z = \rho e^{i\varphi}$ , obtenemos

$$\dot{z} = \dot{\rho}e^{i\varphi} + \rho i\dot{\varphi}e^{i\varphi},$$

o también

$$\dot{\rho}e^{i\varphi} + \rho i\dot{\varphi}e^{i\varphi} = \rho e^{i\varphi}(\alpha + i - \rho^2),$$

la cual nos da la forma polar del sistema (2.1):

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \rho(\alpha - \rho^2), \\ \dot{\varphi} = 1. \end{cases} \quad (2.3)$$

Los retratos fase que representan la bifurcación del sistema cuando  $\alpha$  atraviesa cero pueden ser fácilmente analizados usando la forma polar, ya que las ecuaciones para  $\rho$  y  $\varphi$  en (2.3) están desacopladas. La primera ecuación (radial) por obvias razones sólo puede considerarse para  $\rho \geq 0$  y posee un equilibrio en  $\rho = 0$  para todos los valores de  $\alpha$ . El equilibrio es asintóticamente estable si  $\alpha < 0$ ; y permanece estable en  $\alpha = 0$  pero no linealmente, por lo que la rapidez con que converge la solución a cero ya no es exponencial; para  $\alpha > 0$  el equilibrio se vuelve inestable asintóticamente. Aún más, hay punto de equilibrio estable adicional  $\rho_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$  para  $\alpha > 0$ . La segunda ecuación describe un movimiento rotacional con rapidez constante. En consecuencia, por superposición de los movimientos

definidos por las dos ecuaciones en (2.3), obtenemos el siguiente diagrama de bifurcación para el sistema original de dos ecuaciones (2.1).

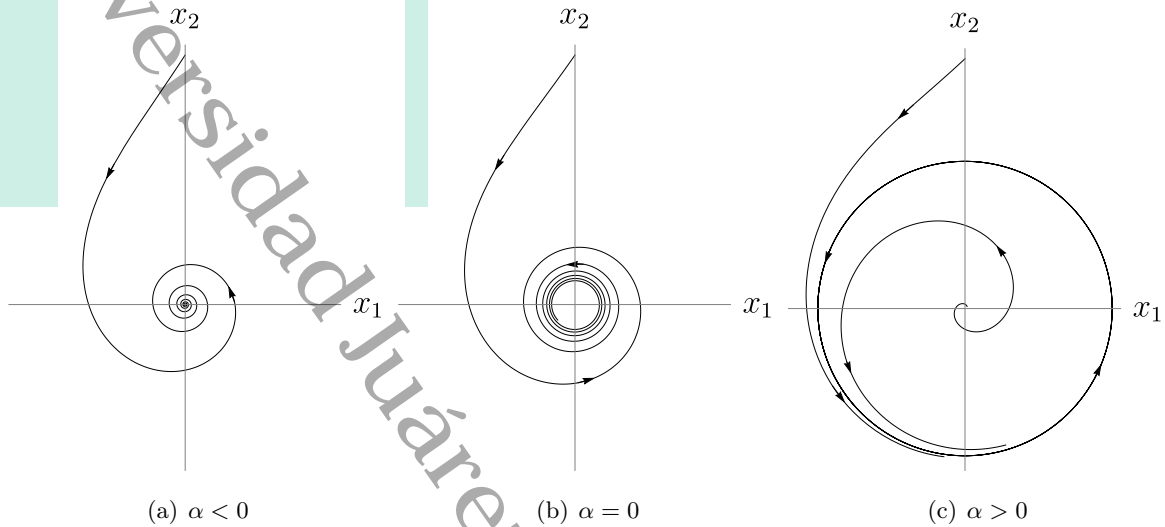


Figura 2.1: Bifurcación de Hopf supercrítica en el plano.

El sistema siempre tiene un equilibrio en el origen, este equilibrio es un foco estable para  $\alpha < 0$  y un foco inestable para  $\alpha > 0$ . En el valor crítico del parámetro  $\alpha = 0$  el equilibrio es no linealmente estable y topológicamente equivalente a un foco. Algunas veces es llamado un foco atractor débil. Este equilibrio está rodeado para  $\alpha > 0$  por una órbita cerrada aislada (*ciclo límite*) que es única y estable. El ciclo es un círculo de radio  $\rho_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$ . Todas las órbitas que empiezan fuera o dentro del ciclo, excepto el origen, tienden a este ciclo cuando  $t \rightarrow \infty$ . Esta es la bifurcación de Andronov–Hopf. En el espacio  $(x_1, x_2, \alpha)$  esta bifurcación da lugar a la aparición de una  $\alpha$ -familia de ciclos formando una superficie parabólica. Por otro lado, si tenemos un sistema como (2.1) que tiene términos no lineales con signo opuesto,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 + x_2(x_1^2 + x_2^2). \end{cases} \quad (2.4)$$

el cual tiene la siguiente forma compleja:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z + z|z|^2,$$

puede ser analizado de la misma forma. El sistema experimenta una bifurcación de Andronov–Hopf en  $\alpha = 0$ . Contrario al sistema (2.1) hay un ciclo límite inestable en (2.4), el cual desaparece cuando  $\alpha$  cruza el cero desde la parte negativa hasta la parte de los valores positivos. El equilibrio en el origen

tiene la misma estabilidad para  $\alpha \neq 0$  como en el sistema (2.1), es estable para  $\alpha < 0$  e inestable para  $\alpha > 0$ . La estabilidad en el valor crítico del parámetro  $\alpha$  es opuesta a la del sistema (2.1), es inestable en  $\alpha = 0$  pero no linealmente. El diagrama de bifurcación para el sistema (2.4) es el siguiente

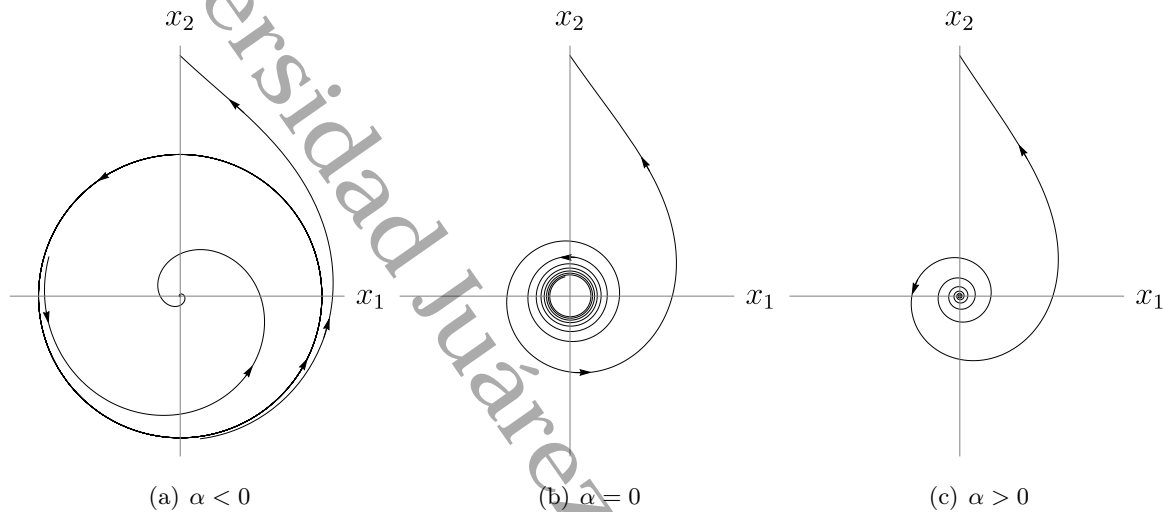


Figura 2.2: Bifurcación de Hopf subcrítica en el plano.

### 2.1.1. Teorema de la bifurcación de Hopf

**Teorema 2.1.1 (Bifurcación de Hopf)** Supongamos que el sistema

$$\dot{x} = f(x, \alpha),$$

donde  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $\alpha \in \mathbb{R}$ , tiene un punto de equilibrio  $(x_0, \alpha_0)$  tal que

(i)  $D_x f(x_0, \alpha_0)$  tiene un par de valores propios imaginarios puros y ningún otro valor propio con parte real cero.

(ii) Sean  $\lambda(\alpha)$ ,  $\bar{\lambda}(\alpha)$  los valores propios de  $D_x f(x_0, \alpha_0)$  los cuales son imaginarios puros en  $\alpha = \alpha_0$ , tales que

$$d = \frac{d}{d\alpha}(\text{Re}(\lambda(\alpha)))|_{\alpha=\alpha_0} \neq 0. \tag{2.5}$$

Entonces existe una única variedad central bidimensional que pasa por  $(x_0, \alpha_0) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$  y un sistema de coordenadas suaves para el cual la expansión de Taylor de grado tres sobre la variedad central, en

coordenadas polares, está dada por

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \rho (d\alpha + \ell_1 \rho^2), \\ \dot{\varphi} = \omega + c\alpha + b\rho^2. \end{cases} \quad (2.6)$$

Si  $\ell_1 \neq 0$ , entonces existe una superficie de soluciones periódicas en la variedad central, la cual tiene tangencia cuadrática con el espacio propio de  $\lambda(\alpha_0)$ ,  $\bar{\lambda}(\alpha_0)$  que coincide en dimensión dos, con el paraboloides  $\alpha = -\frac{\ell_1}{d}\rho^2$ . Si  $\ell_1 < 0$ , entonces esas soluciones periódicas son estables, mientras que si  $\ell_1 > 0$ , son soluciones periódicas inestables.

**5 Demostración.** La prueba de este teorema es una aplicación directa de los teoremas de la variedad central y de las formas normales (ver [MM12]).  $\square$

**2** Los coeficientes de estabilidad  $d$  y  $\ell_1$  son llamados la velocidad de cruce y primer coeficiente de Lyapunov, respectivamente.

### 2.1.1.1. Primer coeficiente de Lyapunov

Cuando un sistema de ecuaciones diferenciales dependiente de parámetros

$$\dot{x} = F(x, \mu),$$

en  $\mathbb{R}^n$  tiene un equilibrio  $x_0$  y su linealización en el equilibrio posee valores propios  $\pm\omega i$ ,  $x_0$  es un candidato a exhibir una bifurcación de Hopf. Esta bifurcación es local y en ella un equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales pierde su estabilidad, ya que un par de valores propios complejos conjugados, de la linealización alrededor del punto del equilibrio  $x_0$ , cruza el eje imaginario del plano complejo. Para mostrar que la bifurcación de Hopf ocurre, es necesario calcular el primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(x_0)$  del sistema de ecuaciones diferenciales. A continuación enunciamos el teorema de Kuznetsov para el cálculo del primer coeficiente de Lyapunov.

**Teorema 2.1.2 (Bifurcación de Hopf)** Sea  $\dot{x} = F(x)$  un sistema de ecuaciones diferenciales de dimensión  $n$  que posee como punto de equilibrio a  $x_0$ . Además, considere el tercer orden de aproximación en serie de Taylor de  $F(x)$  alrededor de  $x_0$  dado por

$$F(x, x_0) = A(x) + \frac{1}{2!}B(x, x) + \frac{1}{3!}C(x, x, x) + O(|x^4|),$$

asumiendo que  $A$  posee un par de valores propios imaginarios puros  $\pm i\omega$ . Sea  $q$  el vector propio normalizado de  $A$  correspondiente al valor propio  $i\omega$  tal que  $\langle q, \bar{q} \rangle = 1$ , donde  $\bar{q}$  es el vector conjugado

de  $q$ . Adicional, sea  $p$  el vector propio adjunto tal que  $A^T p = -i\omega p$  y  $\langle \bar{p}, q \rangle = 1$ . Si  $I_n$  denota a la matriz identidad, entonces el primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(x_0)$  para el sistema  $\dot{x} = F(x)$  en el equilibrio  $x_0$  es

$$\begin{aligned} \ell_1(x_0) = & \frac{1}{2\omega} \operatorname{Re} \left( \langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle - 2 \langle p, B(q, A^{-1}B(q, \bar{q})) \rangle \right) \\ & + 2 \langle p, B(\bar{q}, (2i\omega I_n - A)^{-1}B(q, \bar{q})) \rangle. \end{aligned} \quad (2.7)$$

La expresión (2.7) es el tratamiento analítico más conveniente para la bifurcación de Hopf en sistemas de dimensión  $n \geq 2$ . No se requiere una transformación preliminar del sistema en su base de vectores propios, y se expresa  $\ell_1(x_0)$  usando los términos cuadráticos, lineales y cúbicos originales, asumiendo que sólo los vectores propios de la matriz jacobiana en los valores críticos, los ordinarios y los adjuntos, son conocidos.

El signo del primer coeficiente de Lyapunov determina la estabilidad de los ciclos límite. Así, si  $\ell_1(x_0) < 0$  se tiene un ciclo límite estable del sistema centrado en  $x_0$ , restringido a la variedad central de  $x_0$  y asociado al par de valores propios complejos que atraviesan el eje imaginario. En este caso la bifurcación de Hopf se conoce como supercrítica. Por otro lado, si  $\ell_1(x_0) > 0$ , se tiene un ciclo límite inestable del sistema centrado en  $x_0$ , también restringido a la variedad central de  $x_0$  y en este caso la bifurcación de Hopf se conoce como subcrítica. Para mayores detalles sobre la forma en que se obtiene (2.7) ver [Kuz04].

### 2.1.1.2. Bifurcación de Hopf aplicado a un sistema de control

Considere la siguiente ecuación diferencial no lineal que depende de los parámetros positivos  $\alpha$  y  $\beta$ :

$$\frac{d^3 y}{dt^3} + \alpha \frac{d^2 y}{dt^2} + \beta \frac{dy}{dt} + y(1 - y) = 0,$$

la cual describe un sistema simple de realimentación tipo Luré (ver [MY92; SS05; SDR14; PFS20]). Introduciendo el cambio de variables  $x_1 = y$ ,  $x_2 = \dot{x}_1$ , y  $x_3 = \dot{x}_2$ , podemos reescribir la ecuación anterior como el sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = x_3, \\ \dot{x}_3 = -\alpha x_3 - \beta x_2 - x_1 + x_1^2. \end{cases} \quad (2.8)$$

Para determinar los equilibrios de (2.8) igualamos a cero el lado derecho de cada ecuación y resolvemos el sistema de ecuaciones algebraicas resultante, esto es, si  $x_2 = x_3 = 0$  entonces  $x_1(x_1 - 1) = 0 \Leftrightarrow x_1 = 0$  y  $x_1 = 1$ , por lo tanto, para todos los valores de  $\alpha$  y  $\beta$  los equilibrios son  $E_0 = (0, 0, 0)$  y  $E_1 = (1, 0, 0)$ . Analizaremos el equilibrio en el origen. La matriz Jacobiana de (2.8) evaluada en el origen tiene la forma

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ -1 & -\beta & -\alpha \end{pmatrix}$$

con la ecuación característica

$$\lambda^3 + \alpha\lambda^2 + \beta\lambda + 1 = 0. \quad (2.9)$$

Para encontrar la relación entre  $\alpha$  y  $\beta$  correspondiente a la bifurcación de Hopf en  $E_0$ , imponemos que el polinomio característico tenga la siguiente estructura

$$P(\lambda) = (\lambda - \gamma)(\lambda + i\omega)(\lambda - i\omega),$$

Lo que nos lleva a lo siguiente

$$\begin{aligned} \lambda^3 + \alpha\lambda^2 + \beta\lambda + 1 &= (\lambda - \gamma)(\lambda + i\omega)(\lambda - i\omega), \\ \Leftrightarrow \lambda^3 + \alpha\lambda^2 + \beta\lambda + 1 &= \lambda^3 - \gamma\lambda^2 + \omega^2\lambda - \gamma\omega^2. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Para que los polinomios de la última expresión tengan la misma estructura deben ser iguales coeficiente a coeficiente, esto implica que  $\gamma = -1/\omega^2$ ,  $\beta = \omega^2$  y  $\alpha = 1/\omega^2$ . Entonces, la relación entre  $\alpha$  y  $\beta$  es

$$\alpha = \alpha_0(\beta) = \frac{1}{\beta}, \quad \beta > 0. \quad (2.11)$$

Esto muestra que la ecuación característica posee un par de raíces imaginarias puras  $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$  con  $\omega > 0$ , si  $\alpha = 1/\beta$ .

Para verificar que el origen es estable para  $\alpha > \alpha_0$  aplicamos el teorema de Routh-Hurwitz. Sabemos que la condición necesaria para tener estabilidad del equilibrio es que los coeficientes de la ecuación característica de la aproximación lineal sean positivos, y observamos que los coeficientes de (2.9) en efecto lo son, puesto que  $\alpha$  y  $\beta$  son positivos. Finalmente, para demostrar que el origen es estable para  $\alpha > \alpha_0$ , debemos demostrar que el determinante de todos los menores principales diagonales de la matriz Hurwitz, los de orden menor a la matriz, también son positivos. En este caso, el menor más

sencillo corresponde con el coeficiente de  $\lambda^2$  que es  $\alpha$ , el cual ya sabemos que es positivo y el menor de orden dos corresponde con la siguiente submatriz

$$H_2 = \begin{pmatrix} \alpha & 1 \\ 1 & \beta \end{pmatrix}, \quad (2.12)$$

cuyo determinante está dado por  $\alpha\beta - 1 > 0$ , por lo tanto, de esta última desigualdad se sigue que el origen es estable para  $\alpha > \alpha_0$  cuando consideramos a  $\alpha$  como parámetro de bifurcación. La pérdida de estabilidad podemos observarla mediante la condición de transversalidad, la cual podemos verificar a partir de la derivada del determinante de la submatriz Hurwitz (2.12) como se muestra a continuación

$$\frac{d}{d\alpha} (-H_2) |_{\alpha=\alpha_0} = -\beta, \quad (2.13)$$

y como la velocidad de cruce resulta distinta de cero, la bifurcación de Hopf tiene lugar y el origen pierde su estabilidad para  $\alpha < \alpha_0$ , mientras que el tercer valor propio  $\lambda_3$  permanece negativo para valores cercanos de los parámetros.

Con el fin de analizar la bifurcación, calculamos el primer coeficiente de Lyapunov  $\ell_1(0)$  del sistema, restringido a la variedad central en los valores de los parámetros críticos. Si  $\ell_1(0) < 0$ , la bifurcación es supercrítica y un único ciclo límite estable bifurca del origen para  $\alpha < \alpha_0(\beta)$ . Como veremos a continuación, este es el caso del sistema (2.8) de Luré. Por lo tanto, fijamos  $\alpha$  en su valor crítico  $\alpha_0$  y dejamos  $\beta$  libre para variar. Nótese que los elementos de la matriz Jacobiana son funciones racionales de  $\omega^2$ :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ -1 & -\omega^2 & -1/\omega^2 \end{pmatrix}.$$

Como la matriz  $A$  no se encuentra en la forma canónica, procedemos a llevarla a la variedad central. Primero vamos a construir el vector propio  $q$  asociado al valor propio  $\lambda_1 = i\omega$  para la matriz  $A$ , esto nos lleva a resolver el sistema

$$\begin{pmatrix} -i\omega & 1 & 0 \\ 0 & -i\omega & 1 \\ -1 & -\omega^2 & -1/\omega^2 - i\omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

de donde se obtiene que  $y = i\omega x$  y  $z = -\omega^2 x$  con  $x$  como variable libre, por lo que el subespacio

asociado al valor propio  $\lambda_1 = \omega i$  es

$$S_{\lambda_1} = \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}^3 : (x, i\omega x, -\omega^2 x), \text{ con } x \in \mathbb{R}\}$$

de donde se sigue que el vector propio  $q$  asociado a  $\lambda_1 = \omega i$  es

$$q = \begin{pmatrix} 1 \\ i\omega \\ -\omega^2 \end{pmatrix}$$

Como segundo asunto, vamos a construir el valor propio  $p$  asociado al valor propio  $\lambda_2 = -i\omega$  para la matriz  $A^T$ , así que resolvemos el sistema

$$\begin{pmatrix} i\omega & 0 & -1 \\ 1 & i\omega & -\omega^2 \\ 0 & 1 & -1/\omega^2 + i\omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

del cual se obtiene que  $x = z/i\omega$  y  $y = -((i\omega^3 - 1)/\omega^2)$  con  $z$  como variable libre, por lo que el subespacio asociado al valor propio  $\lambda_2 = -i\omega$  es

$$S_{\lambda_2} = \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}^3 : (z/i\omega, -((i\omega^3 - 1)/\omega^2)z, z), \text{ con } z \in \mathbb{R}\}$$

y de esto se sigue que el vector propio  $p$  asociado al valor propio  $\lambda_2 = -i\omega$  es

$$p = \begin{pmatrix} i\omega \\ i\omega^3 - 1 \\ -\omega^2 \end{pmatrix}.$$

Los vectores  $q$  y  $p$  satisfacen desde luego que

$$Aq = i\omega q, \quad A^T p = -i\omega p$$

Con el fin de lograr la normalización  $\langle \bar{p}, q \rangle = 1$ , hay que escalar estos vectores. La siguiente escala, por ejemplo, basta:

$$q = \begin{pmatrix} 1 \\ i\omega \\ -\omega^2 \end{pmatrix}, \quad p = \frac{1}{2\omega(\omega^3 + i)} \begin{pmatrix} i\omega \\ i\omega^3 - 1 \\ -\omega^2 \end{pmatrix}$$

Con esto la parte lineal del análisis está completa. Ahora veamos que sólo hay un término no

lineal (cuadrático) en (2.8). Por lo tanto, la función bilineal  $B(x, y)$ , definida para dos vectores  $x = (x_1, x_2, x_3)^T \in \mathbb{R}^3$  y  $y = (y_1, y_2, y_3)^T \in \mathbb{R}^3$ , puede ser expresada como

$$B(x, y) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 2x_1y_1 \end{pmatrix},$$

Mientras que  $C(x, y, z) \equiv 0$ . Por lo tanto,

$$B(q, q) = B(q, \bar{q}) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 2q_1^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix},$$

y resolviendo los correspondientes sistemas lineales se obtiene

$$s = A^{-1}B(q, \bar{q}) = \begin{pmatrix} -2 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad r = (2i\omega E - A)^{-1}B(q, q) = -\frac{2}{3(1 + 2i\omega^3)} \begin{pmatrix} 1 \\ 2i\omega \\ -4\omega^2 \end{pmatrix}.$$

Finalmente, aplicando (2.7) obtenemos que el primer coeficiente de Lyapunov es

$$\ell_1(0) = \frac{1}{2\omega} \operatorname{Re}(-4\bar{p}_3q_1s_1 + 2\bar{p}_3\bar{q}_1r_1) = -\frac{\omega^3(1 + 8\omega^6)}{(1 + 4\omega^6)(1 + \omega^6)}.$$

Para regresar al parámetro  $\beta$  recordemos que  $\beta = \omega^2$ , luego entonces

$$\ell_1(0) = -\frac{(1 + 8\beta^3)\beta\sqrt{\beta}}{(1 + 4\beta^3)(1 + \beta^3)} < 0.$$

El primer coeficiente de Lyapunov es claramente negativo para todo  $\beta$  positivo. Así, la bifurcación de Hopf es siempre supercrítica y el ciclo límite que emerge del origen es estable. En las Figuras 2.3 y 2.4 se muestra una simulación donde se detecta el ciclo límite que bifurca del origen, para un valor inicial  $(x_{10} = 0.1, x_{20} = 0.1, x_{30} = 0.8)$  y con valores de los parámetros  $\beta = 2$  y  $\alpha = 49/102$ .

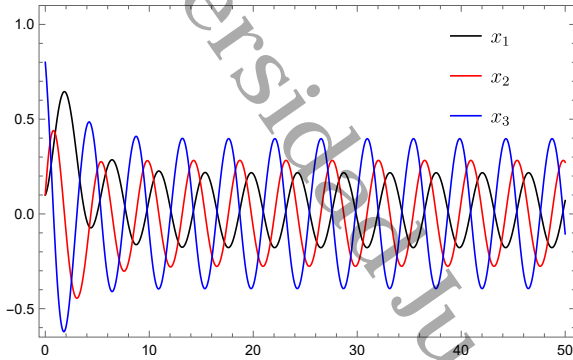


Figura 2.3: Series de tiempo para  $\alpha < \alpha_0$ .

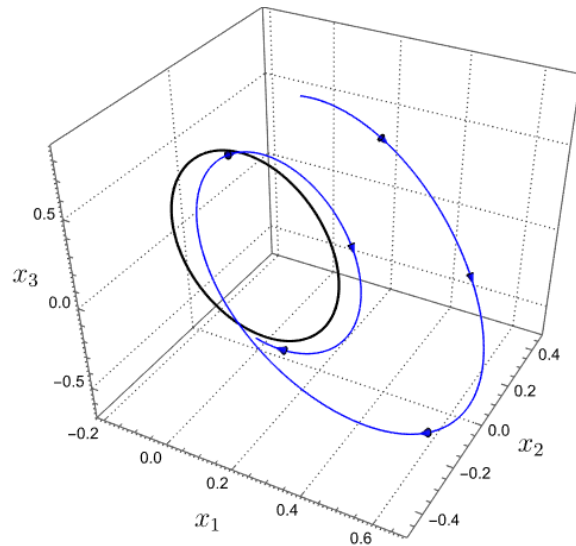


Figura 2.4: Retrato fase para  $\alpha < \alpha_0$ .

Para calcular las funciones multilineales podemos usar las implementaciones del Repositorio de Funciones Wolfram que llevan por nombre DVectorField [Cha+22] y TensorPureFunction [CC22a]. En el Apéndice A se encuentra una implementación Wolfram Mathematica para realizar el cálculo de funciones multilineales.

## 2.2. Bifurcación Bogdanov–Takens

La bifurcación Bogdanov–Takens, también denominada como doble cero, es una de las bifurcaciones de codimensión dos (a dos parámetros) más conocida. El nombre de esta bifurcación se debe al matemático holandés Floris Takens y al matemático ruso Rifkat Bogdanov que, de forma independiente, iniciaron el estudio sobre este tipo de bifurcación (ver [Bog84; Tak01]). Esta bifurcación es importante en la búsqueda de ciclos límite estables, toda vez que contiene a la bifurcación Andronov–Hopf que es de codimensión uno.

De la teoría de bifurcaciones se sabe que un sistema de la forma

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

experimenta una bifurcación Bogdanov–Takens cuando posee un equilibrio  $x_0$  para el cual  $D_x f(x_0)$  tiene un valor propio cero de multiplicidad algebraica dos. En esta bifurcación, ocurren tres bifurca-

ciones de codimensión uno alrededor de su valor crítico, las cuales son: La bifurcación silla-nodo, la bifurcación de Hopf y la bifurcación homoclínica.

Se conoce que Bogdanov (ver [Bog84]) usó en su trabajo la forma normal

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} x_2 + ax_1^2 \\ bx_1^2 \end{pmatrix} \quad (2.14)$$

y Takens hizo uso de la siguiente forma normal

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} x_2 \\ ax_1^2 + bx_1x_2 \end{pmatrix}, \quad (2.15)$$

2 donde ambos consideran  $ab \neq 0$ . Además, demostraron de forma independiente que los términos de orden mayor o igual a tres no modifican la dinámica local de estas formas normales, y por lo tanto, pueden ser truncadas a orden dos. Además, el primero demostró que la deformación versal para (2.14) está dada por

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} x_2 + \mu_2x_1 + ax_1^2 \\ \mu_1 + bx_1^2 \end{pmatrix}, \quad (2.16)$$

y el segundo demostró que la deformación versal para (2.15) tiene la forma

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} x_2 \\ \mu_1 + \mu_2x_1 + ax_1^2 + bx_1x_2 \end{pmatrix} \quad (2.17)$$

Por otra parte, J. Guckenheimer y P. Holmes (ver [GH13]), haciendo uso de la forma normal (2.15) demostraron que

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} x_2 \\ \mu_1 + \mu_2x_2 + ax_1^2 + bx_1x_2 \end{pmatrix} \quad (2.18)$$

2 también es una deformación versal de la bifurcación Bogdanov-Takens. Las equivalencias topológicas de estas deformaciones versales se pueden consultar en [CVD10].

### 2.2.1. La deformación versal de la bifurcación Bogdanov–Takens

Consideremos el sistema diferencial en su forma normal

$$\dot{X} = \begin{pmatrix} y \\ x^2 \pm xy \end{pmatrix}, \quad (2.19)$$

Ahora tomemos la deformación versal analizada por Guckenheimer y Holmes, esto es

$$\dot{X} = \begin{pmatrix} y \\ \mu_1 + \mu_2 y + ax^2 + bxy \end{pmatrix}, \quad (2.20)$$

donde  $b = \pm 1$  y  $a = 1$ . Aquí analizamos el caso  $b = -1$ , es decir, que nuestra deformación versal es la siguiente:

$$\dot{X} = \begin{pmatrix} y \\ \mu_1 + \mu_2 y + x^2 - xy \end{pmatrix}. \quad (2.21)$$

Los puntos de equilibrio de la deformación versal anterior están dados por

$$\begin{aligned} (x^+, y) &= (\sqrt{-\mu_1}, 0), \\ (x^-, y) &= (-\sqrt{-\mu_1}, 0), \end{aligned} \quad (2.22)$$

donde para  $\mu_1 > 0$  no existen puntos de equilibrios.

La Jacobiana de la deformación versal (2.21) es

$$Df(x, y) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2x - y & \mu_2 - x \end{pmatrix} \quad (2.23)$$

y las aproximaciones lineales correspondientes a cada equilibrio son

$$Df(x^+, y) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2\sqrt{-\mu_1} & \mu_2 - \sqrt{-\mu_1} \end{pmatrix}, \quad Df(x^-, y) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -2\sqrt{-\mu_1} & \mu_2 + \sqrt{-\mu_1} \end{pmatrix},$$

donde sus respectivos polinomios característicos están dados por

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (\mu_2 - \sqrt{-\mu_1})\lambda - 2\sqrt{-\mu_1}, \quad P(\lambda) = \lambda^2 - (\mu_2 + \sqrt{-\mu_1})\lambda + 2\sqrt{-\mu_1} \quad (2.24)$$

Las raíces de estos polinomios son las siguientes

$$\lambda_{1,2}^+ = \frac{(\mu_2 - \sqrt{-\mu_1}) \pm \sqrt{(\mu_2 - \sqrt{-\mu_1})^2 + 8\sqrt{-\mu_1}}}{2},$$

$$\lambda_{1,2}^- = \frac{(\mu_2 + \sqrt{-\mu_1}) \pm \sqrt{(\mu_2 + \sqrt{-\mu_1})^2 - 8\sqrt{-\mu_1}}}{2}$$

De las raíces observamos que  $(x^+, y)$  es una silla para todo  $\mu_2$ . En el caso de  $(x^-, y)$  tenemos que si  $\mu_2 = \sqrt{-\mu_1}$  la rama de equilibrio  $(x^-, y)$  corresponde a centros.

Por otro lado, si  $\mu_1 = 0$  en  $(x^+, y)$ , los valores propios son  $\lambda_{1,2} = \mu_2, 0$ . Por lo tanto,  $\mu_1$  representa una curva de bifurcación en la que nace una bifurcación silla-nodo. Adicionalmente, si  $\mu_2 = -\sqrt{-\mu_1}$  en  $(x^-, y)$ , los valores propios de la aproximación lineal están dados por

$$\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{2\sqrt{-\mu_1}},$$

y en consecuencia, de manera análoga tenemos que  $\mu_2 = -\sqrt{-\mu_1}$  es una curva de bifurcación en la que una bifurcación de Hopf tiene lugar.

### 2.2.1.1. Bifurcación silla-nodo

Vamos a determinar la forma normal de esta bifurcación. Para lograr este objetivo, primero obtenemos la matriz de cambio de base fijando  $\mu_1 = 0$  y dejando al parámetro  $\mu_2$  como de control (libre). Esto implica utilizar los valores propios de la forma

$$\lambda_{1,2} = \mu_2, 0.$$

Entonces, la matriz de cambio de base está dada por

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ \mu_2 & 0 \end{pmatrix} \quad y \quad P^{-1} = \frac{1}{\mu_2} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \mu_2 & -1 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ \mu_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \frac{1}{\mu_2} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \mu_2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

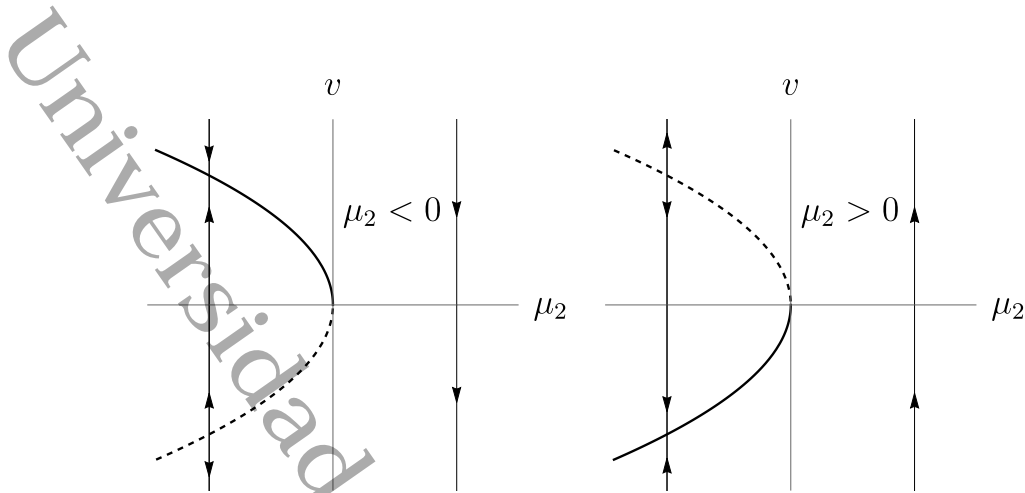


Figura 2.5: Diagrama de la bifurcación silla-nodo.

por lo tanto, el sistema diferencial (2.21) se transforma en

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \frac{1}{\mu_2} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \mu_2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} \tag{2.25}$$

Sustituyendo  $\dot{x}$  y  $\dot{y}$  en la ecuación anterior y realizando algo de álgebra, obtenemos

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mu_2 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \frac{1}{\mu_2} \begin{pmatrix} \mu_1 + (u+v)^2 - (u+v)(\mu_2 u) \\ -(\mu_1 + (u+v)^2 - (u+v)(\mu_2 u)) \end{pmatrix} \tag{2.26}$$

De esta manera, la dinámica en la variedad central está dada por

$$\dot{v} = -\frac{1}{\mu_2} (\mu_1 + v^2) + \mathcal{O}(|u, v|^3),$$

por lo tanto, la bifurcación ocurre en  $\mu_1 = 0$ . La Fig. 2.5 muestra el diagrama de la bifurcación.

### 2.2.1.2. Bifurcación de Hopf

En este apartado analizamos el cambio de estabilidad del equilibrio  $(x^-, y)$  en  $\mu_2 = -\sqrt{-\mu_1}$ . En este caso, las raíces de la ecuación característica de la aproximación lineal en  $(x^-, y)$  son

$$\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{-\mu_1}.$$

Si consideramos  $\mu_2$  como parámetro de bifurcación en  $\lambda_{1,2+}$ , tenemos que la transversalidad es

$$\frac{d}{d\mu_2} (\operatorname{Re} \lambda_{1,2}) \Big|_{\mu_2 = -\sqrt{-\mu_1}} = \frac{1}{2} \neq 0.$$

Por lo tanto, una bifurcación de Hopf ocurre cuando  $\mu_2 = -\sqrt{-\mu_1}$ .

Para facilitar los cálculos de la forma normal, primero trasladamos el equilibrio al origen mediante el siguiente cambio de coordenadas

$$\bar{x} = x - x^-, \quad (2.27)$$

$$\bar{y} = y. \quad (2.28)$$

Entonces, después del cambio de coordenadas, la forma normal (2.19) queda como

$$\begin{pmatrix} \dot{\bar{x}} \\ \dot{\bar{y}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -2\sqrt{-\mu_1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ \bar{x}^2 - \bar{x}\bar{y} \end{pmatrix} \quad (2.29)$$

Lo que hacemos a continuación es colocar la parte lineal de la ecuación anterior en su forma normal y para ello hacemos uso de la transformación

$$\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \sqrt{2\sqrt{-\mu_1}} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

por lo tanto

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \frac{1}{\sqrt{2\sqrt{-\mu_1}}} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \sqrt{2\sqrt{-\mu_1}} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \dot{\bar{x}} \\ \dot{\bar{y}} \end{pmatrix}. \quad (2.30)$$

Sustituyendo  $\dot{\bar{x}}$  y  $\dot{\bar{y}}$  en esta última expresión y haciendo algo de álgebra, obtenemos:

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \sqrt{2\sqrt{-\mu_1}} \\ -\sqrt{2\sqrt{-\mu_1}} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{v^2}{\sqrt{2\sqrt{-\mu_1}}} - uv \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (2.31)$$

El sistema de ecuaciones al que llegamos ya tiene la estructura de forma normal de la bifurcación de Hopf en coordenadas cartesianas, el cual en coordenadas polares luce como el sistema (2.6) que viene en el teorema de bifurcación de Hopf 2.1.1. Finalmente, después de algunos cálculos, esto nos permite saber que el primer coeficiente de Lyapunov está dado por

$$\ell_1 = -\frac{1}{16\sqrt{-\mu_1}} < 0,$$

y como el primer coeficiente de Lyapunov resulta estrictamente negativo, la bifurcación de Hopf es siempre supercrítica y no degenerada para todo  $\mu_1 < 0$ .

Además de las bifurcaciones silla-nodo y de Hopf, ocurre la bifurcación homoclínica, la cual excede el propósito de este trabajo, pero puede consultarse en [Wig03].

## 2.2.2. Teorema de Carrillo para la bifurcación Bogdanov-Takens

En este apartado vamos a caracterizar la bifurcación Bogdanov-Takens haciendo uso del teorema de Carrillo (ver [CVD10]), el cual establece lo siguiente:

**Teorema 2.2.1 (Carrillo 2009)** *Dado el sistema no lineal*

$$\dot{x} = F(x, \mu), \quad (2.32)$$

donde  $x \in \mathbb{R}^2$ ,  $\mu \in \mathbb{R}^2$ , tal que existe  $(x_0, \mu_0) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}^2$  cumpliendo las condiciones

BT1)  $F(x_0, \mu_0) = 0$

BT2)  $\sigma[DF(x_0, \mu_0)] = \{\lambda_{1,2} = 0\}$  (no hiperbolicidad)

BT3)  $ab \neq 0$  (no degeneracidad)

BT4)  $S_1$  y  $S_2$  son linealmente independientes, (transversalidad)

donde

$$a = \frac{1}{2} p_1^T (q_2 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1,$$

$$b = p_1^T (q_1 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1 + p_1^T (q_2 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2,$$

$$S_1 = F_\mu^T(x_0, \mu_0) q_2,$$

$$S_2 = \frac{2a}{b} [\zeta_1 + \zeta_2 - \zeta_3] F_\mu^T(x_0, \mu_0) q_1$$

$$- \frac{2a}{b} \sum_{i=1}^2 (q_i \bullet F_{\mu x}(x_0, \mu_0)) p_i + (q_2 \bullet F_{\mu x}(x_0, \mu_0)) p_1,$$

$$\zeta_1 = p_1^T (q_1 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2,$$

$$\zeta_2 = p_2^T (q_2 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2,$$

$$\zeta_3 = p_1^T (q_2 \bullet D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2,$$

donde  $q_i$  y  $p_i$  son los vectores propios derechos e izquierdos asociados con el valor propio  $\lambda = 0$ , respectivamente. Por lo tanto, la dinámica sobre la variedad central del sistema (2.32) en  $x = x_0$  y  $\mu \approx \mu_0$ , es localmente topológicamente equivalente a la deformación versal de la bifurcación Bogdanov-Takens

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_2 \\ \dot{x}_2 &= \beta_1 + \beta_2 x_1 + a x_1^2 + b x_1 x_2\end{aligned}\tag{2.33}$$

donde  $\beta_1 = S_1^T (\mu - \mu_0)$  y  $\beta_2 = S_2^T (\mu - \mu_0)$ .

**Demostración.** La prueba de este teorema sobre la bifurcación Bogdanov-Takens puede consultarse en [CVD10].  $\square$

### 2.2.2.1. Diagrama de la bifurcación Bogdanov-Takens

Considerando  $a = 1$  y  $b = -1$ , los puntos de equilibrio de la deformación versal Bogdanov-Takens (2.33) son

$$(x_1^\pm, x_2) = \left( \frac{-\beta_2 \pm \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1}}{2}, 0 \right),$$

donde para  $\frac{1}{4}\beta_2 < \beta_1$  no existen puntos de equilibrio.

La aproximación lineal en los puntos anteriores está dada por

$$Df(x_1^\pm, x_2) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \pm\sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1} & \frac{1}{2}(\beta_2 \mp \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1}) \end{pmatrix}.$$

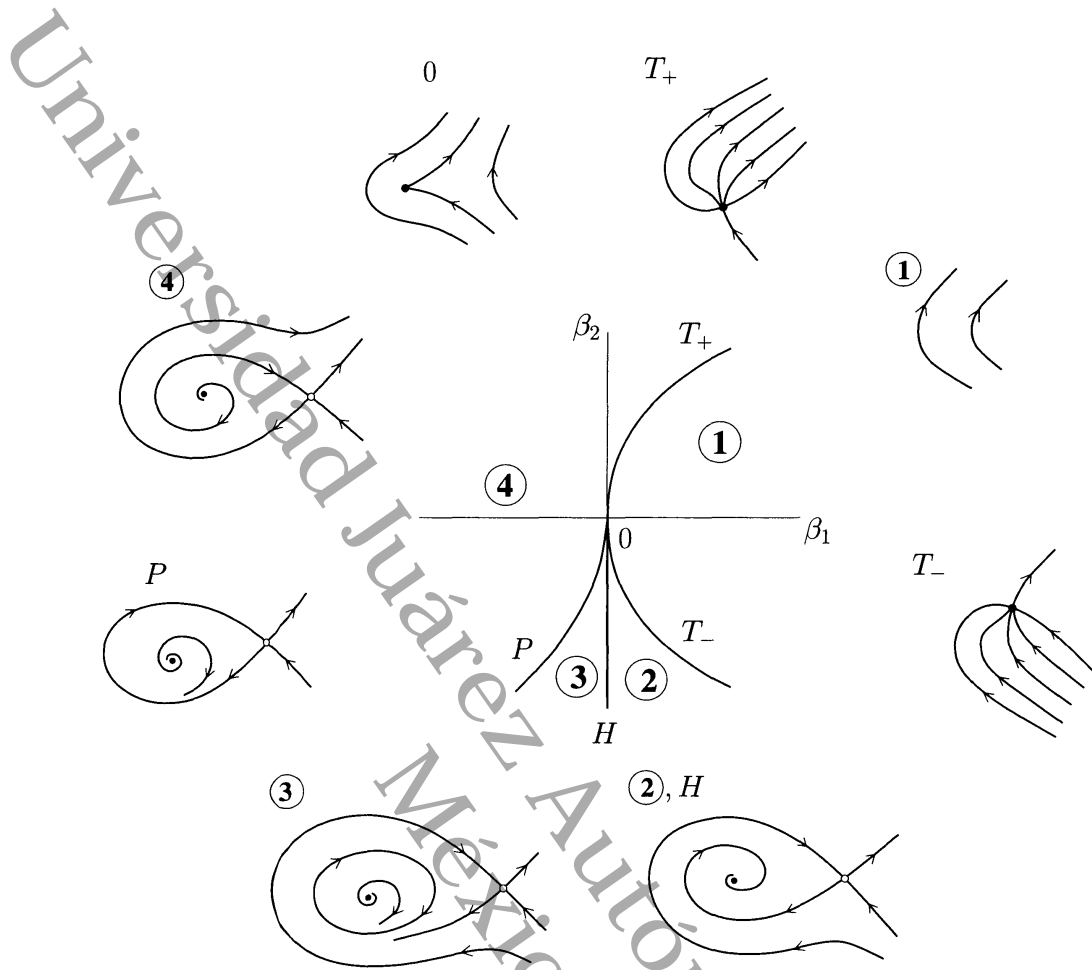


Figura 2.6: Diagrama de la bifurcación Bogdanov–Takens.

Si tomamos  $x^+$ , los valores propios tienen la siguiente forma

$$\lambda_{1,2}^+ = \frac{\frac{1}{2} (\beta_2 - \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1}) \pm \sqrt{\left(\frac{1}{2} (\beta_2 - \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1})\right)^2 + 4(\sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1})}}{2},$$

y entonces el equilibrio  $(x_1^+, x_2)$  es una silla cuando  $\beta_2^2 - 4\beta_1 > 0$ .

Por otro lado, si tomamos  $x_1^{-1}$  los valores propios quedan como

$$\lambda_{1,2}^- = \frac{\frac{1}{2} (\beta_2 + \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1}) \pm \sqrt{\left(\frac{1}{2} (\beta_2 + \sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1})\right)^2 - 4(\sqrt{\beta_2^2 - 4\beta_1})}}{2},$$

Entonces, si  $\beta_1 = 0$  y  $\beta_2 < 0$ , el equilibrio  $(x_1^-, x_2)$  corresponde con centros.

Adicionalmente, observemos que si  $\beta_2^2 - 4\beta_1 = 0$  los valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\beta_2, 0.$$

Por lo tanto,  $\beta_1 = \frac{1}{2}\beta_2^2$  representa una curva en la que ocurre una bifurcación silla-nodo. Además, si en  $\lambda_{1,2}^-$  fijamos  $\beta_1 = 0$  y  $\beta_2 < 0$ , los valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{\beta_2}i,$$

y por lo tanto, en el espacio generado por los parámetros  $\{\beta_1, \beta_2\}$  el semieje negativo de  $\beta_2$  es la curva de bifurcación de Hopf, tal como se observa en la Fig. 2.6.

2

**Lema 2.2.1** *Existe una única curva  $P$  correspondiente a la bifurcación homoclínica, generada en  $\beta = 0$  y su representación local es la siguiente:*

$$P = \left\{ (\beta_1, \beta_2) : \beta_1 = -\frac{6}{25}\beta_2^2 + o(\beta_2^2), \beta_2 < 0 \right\}.$$

Además, para  $\|\beta\|$  pequeño, el sistema tiene un único ciclo estable e hiperbólico para los valores paramétricos dentro de la región limitada por la curva  $H$  de Hopf y la curva  $P$  de la bifurcación homoclínica, y no existe algún otro ciclo fuera de esta región.

**Demostración.** Esta demostración puede consultarse en el apéndice A de la obra *Elements of Applied Bifurcation Theory* [Kuz04].  $\square$

### 2.2.2.2. Teorema de Carrillo aplicado a un modelo depredador-presa

Considere el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 - \frac{x_1 x_2}{1 + \alpha x_1} - \varepsilon x_1^2, \\ \dot{x}_2 &= -\gamma x_2 + \frac{x_1 x_2}{1 + \alpha x_1} - \delta x_2^2. \end{aligned} \tag{2.34}$$

5

5

Estas ecuaciones modelan la dinámica de un sistema depredador-presa. Las variables  $x_1$  y  $x_2$  son las densidades de población respectivas, mientras que  $\alpha$ ,  $\gamma$ ,  $\varepsilon$ , y  $\delta$  son parámetros estrictamente positivos que describen el comportamiento de ambas poblaciones y sus interacciones (ver [Baz98; Kuz04]). Si tomamos  $\varepsilon = 0$  podemos determinar con facilidad equilibrios de coexistencia para analizar la bifurcación Bogdanov-Takens. De esta manera, el diagrama de bifurcaciones lo estudiamos en el

espacio paramétrico  $(\alpha, \gamma, \delta)$  y mostramos a continuación que, haciendo uso del Teorema 2.2.1, el sistema (2.34) exhibe una bifurcación Bogdanov–Takens de codimensión dos.

Considerando  $\mu = (\alpha, \gamma, \delta)$ , el punto Bogdanov–Takens es el siguiente

$$(x_0, \mu_0) = \left( \left( \frac{1}{\alpha^2}, \frac{\alpha+1}{\alpha} \right)^T, \left( \alpha, \frac{1-\alpha}{\alpha(1+\alpha)}, \frac{\alpha}{(1+\alpha)^2} \right)^T \right),$$

el cual representa una familia uniparamétrica de equilibrios, con  $\alpha \in (0, 1)$  y  $\alpha\gamma < 1$ . La aproximación lineal en esta familia de equilibrios tiene un valor propio cero de multiplicidad algebraica dos y

$$p_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ \alpha \end{pmatrix}, \quad p_2 = \begin{pmatrix} 1+\alpha \\ 0 \end{pmatrix},$$

$$q_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{1}{\alpha} \end{pmatrix}, \quad q_2 = \begin{pmatrix} \frac{1}{1+\alpha} \\ -\frac{1}{\alpha(1+\alpha)} \end{pmatrix},$$

son los vectores propios (generalizados) derechos e izquierdos, respectivamente, asociados con el valor propio cero.

Luego, los coeficientes de los términos cuadráticos de la forma normal están dados por

$$a = \frac{1}{2} p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1 = \frac{\alpha^2}{(1+\alpha)^3},$$

$$b = p_1^T (q_1 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1$$

$$+ p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2$$

$$= \frac{\alpha^2(\alpha-1)}{(\alpha+1)^2}$$

Entonces, las condiciones (BT1)–(BT4) se satisfacen para todo  $\alpha \in (0, 1)$ . Por lo tanto, si elegimos  $\alpha = 1/2$ , el campo vectorial definido el sistema (2.34) es localmente topológicamente equivalente a

$$\dot{x}_1 = x_2,$$

$$\dot{x}_2 = \beta_1 + \beta_2 x_1 + \frac{2}{27} x_1^2 - \frac{1}{18} x_1 x_2,$$

donde los parámetros  $\beta_1$  y  $\beta_2$  están dados por

$$\begin{aligned}\beta_1 &= \langle S_1, \mu \rangle, \quad \text{y} \quad \beta_2 = \langle S_2, \mu \rangle, \quad \text{con} \\ \mu &= \left( \alpha - \frac{1}{2}, \gamma - \frac{2}{3}, \delta - \frac{2}{9} \right), \\ S_1 &= (32/3, 4, 12), \\ S_2 &= (16/3, 8/3, -3).\end{aligned}$$

El ciclo límite estable que se forma al interior del lazo homoclínico cuando perturbamos  $\alpha$  se puede observar en el siguiente gráfico

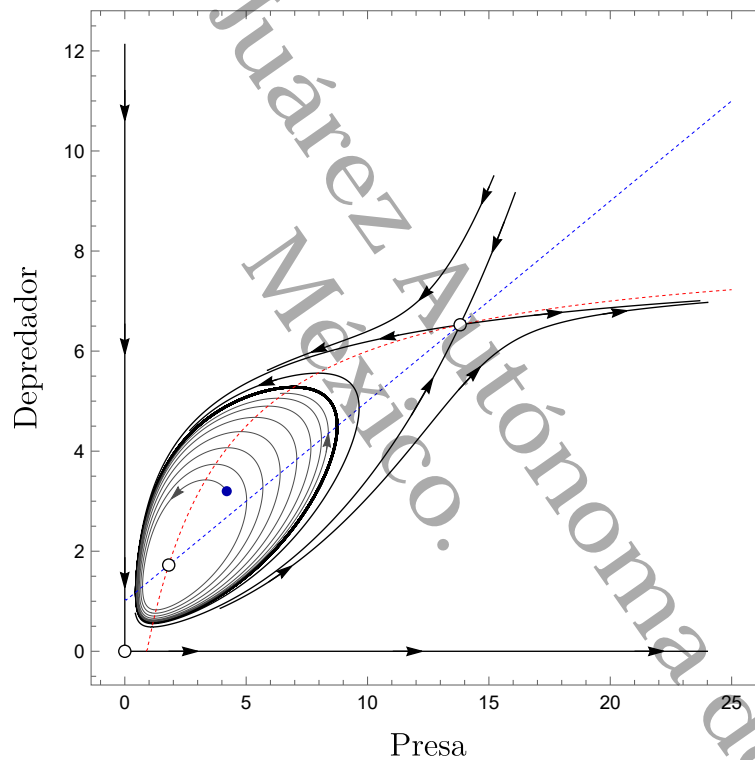


Figura 2.7: Órbitas tendiendo hacia un ciclo límite estable.

La implementación Wolfram Mathematica de todos los cálculos realizados en este apartado pueden consultarse en el Apéndice A. Los códigos se pueden señalar y copiar para luego ser pegados en un Notebook Mathematica.

### 2.3. Modelo de Rosenzweig-MacArthur

En este apartado removemos los supuestos nada realistas del modelo de Lotka–Volterra (1.3). Primero introducimos la interacción intraespecífica en la población de presas mediante la ecuación logística. Luego, reemplazamos la respuesta funcional lineal por una función general  $\Phi(X)$  que depende de la densidad de presas. A continuación, derivamos una forma per cápita de  $\Phi(X)$ . Entonces, el sistema depredador–presa (1.3) se transforma en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dX}{d\tau} = rX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - Y\Phi(X), \quad \frac{dY}{d\tau} = eY\Phi(X) - \beta Y \quad (2.35)$$

conocido como modelo de Rosenzweig y MacArthur (1963) [RM63].

Para modelar la respuesta funcional  $\Phi(X)$ , comenzamos dividiendo el tiempo de captura de un depredador. Suponemos que el número de presas capturadas por un depredador es proporcional a la densidad de presas y al tiempo empleado en la búsqueda real de las mismas. Luego, notamos que el tiempo dedicado a la búsqueda es menor que la cantidad total de tiempo asignado a las actividades de recolección de alimentos por el tiempo necesario para manejar las presas individuales. Entonces, si  $N$  denota el número de presas capturadas durante un período de recolección de alimentos,  $T$  la duración de ese período,  $X$  la densidad de presas,  $s$  la tasa de búsqueda efectiva y  $h$  el tiempo de manipulación, entonces

$$N = sX(T - hN),$$

y por lo tanto, la función  $\Phi(X)$  es

$$\Phi(X) = \frac{N}{T} = \frac{sX}{1 + shX}.$$

La expresión anterior es conocida como la **ecuación del disco de Holling** (ver [DWM05]), llamada así por un experimento de clase en el que los estudiantes recogían discos del suelo del laboratorio y los depositaban en una papelera lejana. Sin embargo, no se basa en este experimento, sino en datos de campo de un depredador invertebrado (ver [Pul+22]). Esta llamada respuesta funcional de tipo II se adapta bien a la mayoría de los conjuntos de datos, aunque se producen respuestas cualitativamente diferentes de tipo I y tipo III.

Con la respuesta funcional Holling tipo II, las ecuaciones del modelo depredador–presa (2.35) se

transforman en el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dX}{d\tau} = rX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{sXY}{1 + shX}, \quad \frac{dY}{d\tau} = \frac{esXY}{1 + shX} - mY. \quad (2.36)$$

Vamos a simplificar las ecuaciones no dimensionalizando. Una adimensionalización obvia para la presa es  $x_1 = X/K$ . Para el depredador, nótese que en estado de equilibrio o estacionario tenemos que  $Y^* = (r/s)(1 - X^*/K)(1 + shX^*)$ , es decir, es proporcional a  $r/s$ . Basado en esto último, tenemos que  $x_2 = sY/r$ . Por el momento, hay al menos tres no dimensionalizaciones que podríamos elegir, en base a

- (a)  $r$ , la tasa de crecimiento per cápita de la presa a bajas densidades,
- (b)  $e/h$ , la tasa de crecimiento per cápita del depredador a altas densidades de presas, o
- (c)  $m$ , la tasa per cápita de muerte natural del depredador.

Elegimos el cambio en el tiempo  $t = e\tau/h$ . Después de algo de álgebra, las ecuaciones (2.36) se transforman en

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a \left( x_1(1 - x_1) - x_2 \frac{x_1}{1 + bx_1} \right), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 \left( \frac{bx_1}{1 + bx_1} - d \right), \end{aligned} \quad (2.37)$$

donde los parámetros  $a$ ,  $b$ , y  $d$  están dados por las expresiones

$$a = \frac{rh}{e}, \quad b = shK, \quad d = \frac{mh}{e}.$$

Esta es la versión adimensional del modelo Rosenzweig–MacArthur con respuesta funcional Holling tipo II. Los parámetros  $a$  y  $d$  representan dos proporciones de las escalas de tiempo anteriores, y  $b$  es la proporción entre el tiempo de manejo y el tiempo de búsqueda del depredador cuando la presa está en su capacidad de carga. Los puntos de equilibrio son

$$(0, 0), \quad (1, 0), \quad X(b, d) = \left( \frac{d}{b(1-d)}, \frac{b-d(1+b)}{b(1-d)^2} \right),$$

donde el último de estos es biológicamente factible si  $b/(1+b) > d$ . La interpretación de esto es clara a partir de la segunda de las ecuaciones (2.37), esto es, que la tasa de crecimiento del depredador debe exceder su tasa de mortalidad cuando la presa está en su capacidad de carga. Asumimos que este es el caso. De lo contrario, la presa nunca podría sostener al depredador, lo que provocaría la

extinción del depredador. Aquí, estamos particularmente interesados en la estabilidad del punto de equilibrio de coexistencia  $X(b, d)$ , ya que su pérdida de estabilidad nos sugiere que un ciclo límite estable puede aparecer.

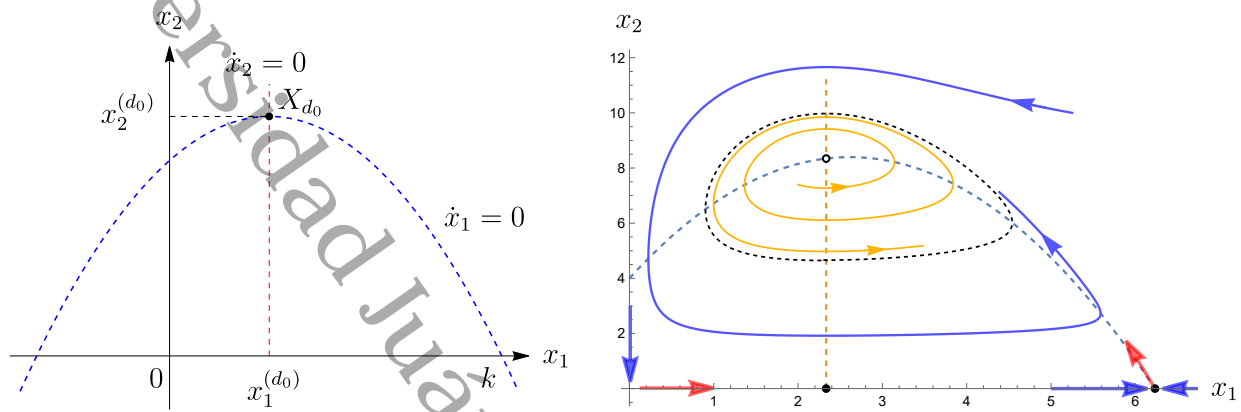


Figura 2.8: Bifurcación de Hopf para  $d < d_0$ .

De hecho, si aplicamos el teorema de la bifurcación de Hopf descrito en los apartados anteriores, encontramos que el equilibrio de coexistencia  $X(b, d)$  es localmente asintóticamente estable para  $d > d_0$  y un ciclo límite estable (ver Fig. 2.8) emerge del mismo para  $d < d_0$ , donde  $d_0$  es el valor crítico de la bifurcación dado por

$$d_0 = \frac{b-1}{b+1}, \quad \text{con } b > 1.$$

Por otra parte, es importante observar que en el valor crítico de bifurcación, el equilibrio de coexistencia coincide con el punto máximo de la cero-isoclina de presas (ver Fig. 2.8), cuya expresión toma la forma

$$X(b, d_0) = \left( \frac{b-1}{2b}, \frac{(b+1)^2}{4b} \right), \quad \text{con } b > 1.$$

Este último hecho es de suma importancia para caracterizar la bifurcación de Hopf en el sistema depredador-presa tipo Bazykin que abordamos en los siguientes apartados, que no es otra cosa más que el modelo Rosenzweig-MacArthur con un término de competencia intraespecífica en la población depredadora.

### 2.3.1. Inestabilidades y paradoja del enriquecimiento

Las ecuaciones (2.37) pueden reescribirse de la siguiente manera

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 f(x_1, x_2), \quad \frac{dx_2}{dt} = x_2 g(x_1, x_2), \quad (2.38)$$

es decir, en la forma de Kolmogorov (ver [Sig07]). Para estas ecuaciones, la aproximación lineal en el equilibrio de coexistencia queda como

$$J^* = \begin{pmatrix} x_1^* f_{x_1}^* & x_1^* f_{x_2}^* \\ x_2^* g_{x_1}^* & x_2^* g_{x_2}^* \end{pmatrix}$$

donde los asteriscos denotan que estamos en el equilibrio de coexistencia. Este resultado se sigue directamente de saber que las funciones  $f$  y  $g$  evaluadas en el equilibrio de coexistencia valen cero.

En este caso,  $g_{x_2}^* = 0$ , ya que  $\beta = \text{tr } J^* = x_1^* f_{x_1}^*$ ,  $\gamma = \det J^* = -x_1^* x_2^* f_{x_2}^* g_{x_1}^* > 0$ . Entonces, cuando  $\gamma > 0$ , el equilibrio de coexistencia es inestable si  $\beta > 0$ , estable si  $\beta < 0$  por el **criterio de Routh-Hurwitz**, y si  $\beta = 0$  se tienen dos valores propios imaginarios puros.

La inestabilidad aparece cuando  $\beta = x_1^* f_{x_1}^* > 0$ , esto es,  $f_{x_1}^* > 0$ . Esta condición para que aparezca la inestabilidad es algo intuitiva, ya que  $x_1^* f_{x_1}^*$  es la tasa de crecimiento per cápita de las perturbaciones de la densidad de presas desde el equilibrio, pero

$$f_{x_1}^* = a(-1 + (b - (b + 1)c)), \quad (2.39)$$

por lo que la inestabilidad ocurre si  $b - (1 + b)c > 1$ . En otras palabras, los ciclos límite aparecen si los términos positivos  $b - (1 + b)c$  derivados de la respuesta funcional superan al término negativo  $-1$  de la función de crecimiento logístico. Pero cabe preguntarnos, ¿por qué la respuesta funcional de tipo II da una contribución positiva a  $f_{x_1}^*$ ? La razón es que es una función de saturación (ver [DWM05]), por lo que un aumento en la densidad de presas da como resultado que los depredadores capturen una menor proporción de presas. Matemáticamente, una función de saturación  $\psi_{x_1} = \phi_{x_1}/x_1$  satisface que  $\psi'_{x_1} < 0$  [DWM05]. Los factores que desestabilizan el sistema y pueden dar lugar a oscilaciones (ciclos límite) son los que aumentan la importancia de este efecto de saturación, lo que permite pasar de una parte empinada a una parte poco profunda de la curva. Esto se puede lograr (i) si la curva de la respuesta funcional es más empinada, (ii) al reducir la coordenada de equilibrio de la presa en presencia de depredación más adentro de la región empinada, (iii) aumentando la coordenada de equilibrio de la presa en ausencia de depredación más adentro de la región de saturación. Por lo tanto, algunos factores desestabilizadores son

- (1) un aumento en la efectividad  $s$  de los depredadores para capturar presas,
- (2) un aumento en la eficiencia  $e$  de los depredadores en la conversión de presas en biomasa de depredadores,
- (3) una disminución en la tasa de mortalidad de depredadores  $m$ , o
- (4) un aumento en la capacidad de carga de presas  $K$ , por ejemplo, por enriquecimiento del sistema.

Los primeros que abordaron este problema asumieron que el efecto del enriquecimiento sería estabilizador y se refirieron a este resultado como la **paradoja del enriquecimiento**. La paradoja del enriquecimiento en ecología se refiere a que, frecuentemente, la introducción de nuevas especies en un ecosistema puede tener un efecto negativo sobre la biodiversidad y la estabilidad del ecosistema en lugar de mejorarlo. Esto se debe a que las especies nuevas pueden competir con las especies nativas por recursos, lo que puede llevar a la eventual extinción de algunas especies nativas. También pueden actuar como depredadores o plagas de otras especies, lo que puede tener un impacto negativo en la comunidad. Es importante tener en cuenta que hay muchos factores que pueden influir en el impacto de una especie introducida, y es por eso que no se puede predecir con certeza si tendrá un impacto negativo o positivo en un ecosistema dado. Para mayores detalles ver [Ros71].

Hemos demostrado que una respuesta funcional de saturación no lineal  $\phi(x_1)$  puede conducir a ciclos límite en el sistema depredador-presa, pero un mecanismo alternativo es el de **depensación**. Por definición, la depensación (o un efecto Allee) ocurre cuando aumenta la fecundidad per cápita (o decrece la mortalidad per cápita) con la densidad; en una población creciendo de acuerdo a  $\dot{x}_1 = x_1\theta(x_1)$ , tenemos que  $\theta'(x_1) > 0$ .

La condición  $f_{x_1}^* > 0$  para que ocurra la inestabilidad del equilibrio de coexistencia puede ser escrita como  $\theta'(x_1^*) - x_2^*\psi'(x_1^*) > 0$ . Hasta aquí nos hemos concentrado en la posibilidad de que  $\psi'(x_1^*) < 0$ , pero ahora consideramos  $\theta'(x_1) > 0$ . Si la presa es conducida a la parte depensatoria de la curva de crecimiento por el depredador, su recuperación a una tasa per cápita  $\theta'(x_1)$  puede conducir a ciclos límite inestables. Por lo tanto, este modelo puede conducir a un comportamiento oscilatorio debido a una respuesta funcional no lineal o debido a una depensación. Esto nos da una idea de cuándo podemos esperar ciclos límite en sistemas depredador-presa reales.

## 2.4. Modelo Bazykin y su restricción geométrica

En este apartado abordamos el caso límite donde una de las presas está ausente y el sistema resultante es una modificación del modelo de Rosenzweig–MacArthur, mismo que en la literatura se conoce como de Bazykin [ver § 3 Baz98, págs. 67–81], aunque cabe aclarar que el matemático ruso Alexander D. Bazykin estudió muchos modelos y no solo el que toca abordar aquí. La idea de Bazykin consistió en proponer la existencia de competencia al interior de la población depredadora, lo cual enriquece la dinámica del sistema depredador–presa, pues ese término adicional permite que sean ecológicamente viables tres equilibrios de coexistencia en vez de uno solo. Indudablemente, la propuesta de Bazykin ha sido de gran importancia en los estudios de ecología teórica, ya que después de su trabajo muchos investigadores han probado que la competencia intraespecie actúa como un control biológico en la tasa de depredación, incluso cuando la densidad de población de presas es baja (ver [Pea04; PDP05]).

Específicamente, se asume un crecimiento logístico para las presas en ausencia de depredadores, una respuesta funcional Holling tipo II que limita la tasa de consumo debida a la depredación y bajo el supuesto de que el depredador es especialista. Adicionalmente, se incluye un término cuadrático, el cual expresa la competencia intraespecífica entre depredadores por otros recursos además de las presas.

Denotando por  $x_1(\tau)$  y  $x_2(\tau)$  las densidades poblacionales de presas y depredadores respectivamente al tiempo  $\tau$ , los supuestos considerados en el modelo de Bazykin se traducen en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{d\tau} &= r \left(1 - \frac{x_1}{\kappa}\right) x_1 - \frac{bx_1x_2}{ax_1 + c}, \\ \frac{dx_2}{d\tau} &= \frac{\gamma bx_1x_2}{ax_1 + c} - dx_2 - \sigma x_2^2.\end{aligned}\tag{2.40}$$

Todas las tasas involucradas son cantidades estrictamente positivas y la región de viabilidad ecológica es  $\Omega = \{(x_1, x_2) \mid x_1 \geq 0, x_2 \geq 0\}$ . En la primera ecuación del sistema (2.40)  $r$  es el potencial biótico de la presa,  $\kappa$  es la capacidad de carga ambiental máxima para la población de presas,  $c$  es la constante de saciedad,  $b$  es la tasa máxima de depredación. El parámetro  $a$  introduce una distorsión en la respuesta funcional, ya que el depredador no puede crecer a una tasa exponencial. En la segunda ecuación del sistema (2.40),  $\gamma$  es el factor de conversión de biomasa de presas en biomasa de depredadores,  $d$  es la tasa de mortandad natural del depredador especialista y  $\sigma$  es la tasa de mortandad asociada con la competencia intraespecífica en la población depredadora.

### 2.4.1. Cambio de escala y modelo Bazykin adimensional

Para reducir el número de parámetros involucrados en las ecuaciones (2.40) realizamos el siguiente cambio de escala temporal  $\tau = \rho t/r$ ,  $x_1 = cx/a$ , y  $x_2 = \beta rcy/\rho b$  usado en [BGM17]. Por lo tanto, después de aplicar estos cambios el sistema adimensional de Bazykin que resulta es

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \rho \left(1 - \frac{x}{k}\right) x - \frac{\beta xy}{x+1}, \\ \frac{dy}{dt} &= \mu \left(\frac{\alpha xy}{x+1} - y - \xi y^2\right),\end{aligned}\tag{2.41}$$

donde los parámetros  $\mu$ ,  $\alpha$ ,  $\xi$ ,  $k$ , y la región de interés están dados por

$$\mu = \frac{d\rho}{r}, \quad \alpha = \frac{b\gamma}{ad}, \quad \xi = \frac{\beta\sigma rc}{bd\rho}, \quad k = \frac{a\kappa}{c}, \quad \Omega_s = \{(x, y) \mid x \geq 0, y \geq 0\}.$$

**Observación 2.4.1** *Nótese que en esta escala los parámetros  $\beta$  y  $\rho$  no dependen de ningún otro parámetro, por lo tanto pueden fijarse y la dinámica de (2.41) quedar descrita con los parámetros restantes.*

### 2.4.2. Equilibrios de coexistencia

Cuando los sistemas depredador-presa son modelados mediante ecuaciones diferenciales, la supervivencia de las poblaciones interactuantes está ligada a dos tipos de soluciones: los equilibrios de coexistencia estable y los ciclos límite estables. La búsqueda de ciclos límite estables en modelos ecológicos no es una tarea simple y una posible ruta para determinar su existencia es la bifurcación de Hopf (ver [Has13]). Sin embargo, como en cualquier otra bifurcación local, primero tenemos que determinar los equilibrios de coexistencia, y en general, determinarlos es una tarea que presenta muchas dificultades, ya que la ecuación polinomial que resulta de la intersección entre isoclinas puede ser de un grado muy alto y todos sus coeficientes depender de combinaciones complicadas entre parámetros.

En el caso del modelo de Bazykin, Edward A. McGehee y otros tres autores en [McG+08], señalan que *la complejidad algebraica de la ecuación cúbica de intersección de isoclinas no permite calcular equilibrios de coexistencia de manera sencilla, consecuentemente, esto dificulta obtener una expresión analítica para la bifurcación de Hopf y por eso se recurre a determinarla de forma numérica.* En este sentido, existen muchos trabajos que abordan este problema desde un enfoque cualitativo y numérico. Por ejemplo, los autores en [MW85] estudian la bifurcación de equilibrios de coexistencia mediante un análisis cualitativo de las fórmulas de Cardano. Con una perspectiva diferente, los

autores en [KV08] proporcionan una técnica de control que permite localizar numéricamente el número máximo de equilibrios. Por supuesto, el problema de determinar equilibrios de coexistencia también se traslada al análisis de las bifurcaciones espacio-temporales de las ecuaciones 2.40, por ejemplo, en [BGM17] se encuentra un análisis aproximado de la bifurcación de Turing–Hopf para el problema con términos de reacción y difusión, ello mediante la técnica perturbativa de escalas múltiples. Sin duda, las complicaciones encontradas en los trabajos anteriores representan la motivación de este apartado para mostrar analíticamente la existencia de equilibrios de coexistencia del sistema (2.40) y de los cuales emergen ciclos límite estables.

El siguiente lema garantiza la existencia de al menos un equilibrio de coexistencia en el sistema (2.41) en el interior de  $\Omega_s$ .

**Lema 2.4.1** *El punto  $p_0 = \left(\frac{k-2}{2}, \frac{(k+2)\rho}{4\beta}\right)$  es un equilibrio del sistema (2.41) en el interior de  $\Omega_s$  si y solo si los parámetros  $\alpha$  y  $k$  satisfacen las siguientes restricciones*

$$\alpha = \frac{k(4\beta + (k+2)\xi\rho)}{4\beta(k-2)} \quad y \quad k > 2. \quad (2.42)$$

Aún más, en  $\mu = \mu_0$  con  $\mu_0 = \frac{4\beta(k-2)}{k^2(k+2)\xi}$ , la aproximación lineal  $J(p_0)$  tiene los valores propios complejos  $\lambda_{1,2}(\mu_0) = \pm i\omega(\mu_0)$ .

**Demostración.** Primero veamos que la  $x$ -isoclina es la siguiente parábola

$$y = \frac{\rho}{\beta k}(x+1)(k-x), \quad (2.43)$$

la cual cruza el eje invariante  $x$  en  $\Omega_s$  en  $x = k$  y posee un máximo en  $x = \frac{k-1}{2}$ .

Por otro lado, la matriz Jacobiana del sistema (2.41) es

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \rho \left(1 - \frac{2x}{k}\right) - \frac{\beta y}{(x+1)^2} & -\frac{\beta x}{x+1} \\ \frac{\alpha \mu y}{(x+1)^2} & \mu \left(\frac{\alpha x}{x+1} - (1 + 2\xi y)\right) \end{pmatrix}.$$

Entonces, en el orden de determinar un punto de equilibrio de (2.41) al interior de  $\Omega_s$  resolvemos el

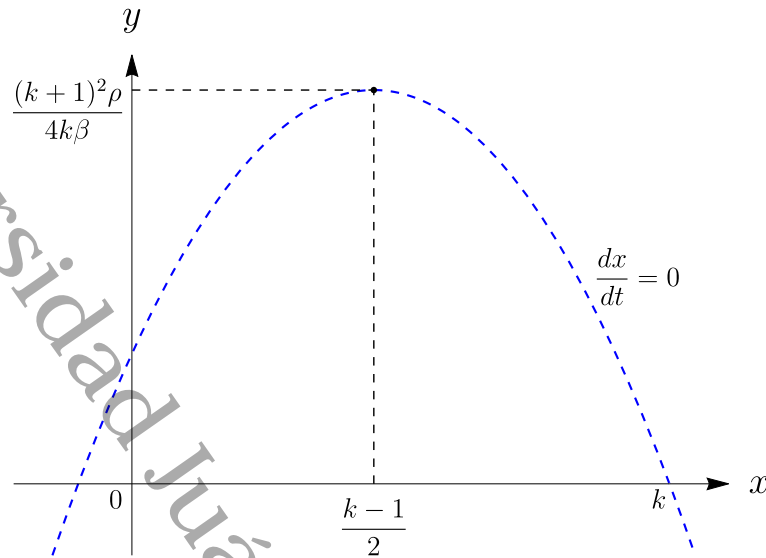


Figura 2.9: Isoclina de presas.

siguiente sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= 0, \\
 \dot{y} &= 0, \\
 \text{tr}(J(x, y)) &= 0, \\
 \det(J(x, y)) &> 0,
 \end{aligned} \tag{2.44}$$

para  $\rho$ ,  $\alpha$  y  $\mu$ , obteniendo la solución

$$\rho = \frac{\beta k y}{(x + 1)(k - x)}, \quad \alpha = \frac{(x + 1)(\xi y + 1)}{x} \quad \text{y} \quad \mu = \frac{\beta x(2x + 1 - k)}{\xi(x + 1)^2(x - k)}.$$

Como todos los parámetros son positivos, en estados de equilibrio la coordenada  $x$  de cualquier punto al interior de  $\Omega_s$  satisface que  $x < k$ , en consecuencia la solución obtenida para  $\rho$  es consistente con el hecho de que  $\rho > 0$ . Nótese que la solución obtenida para  $\mu$  está bien definida cuando  $x < \frac{k-1}{2}$ . Finalmente, aplicando la restricción

$$x = \frac{k - (1 + k_1)}{2}$$

y considerando  $k_1 = 1$ , queda demostrado que el sistema (2.41) posee el equilibrio  $p_0$  al interior de  $\Omega_s$  para  $k > 2$  y por lo tanto la aproximación lineal  $J(p_0)$  en  $\mu = \mu_0$  posee un par de valores propios imaginarios puros.  $\square$

La prueba del lema 2.4.1 sigue una estrategia presentada como un ejercicio en [Rob12, pág. 180], así

como también en [CRL+17, Lemma 2] en una forma extensa. Cabe destacar que, la isoclina de la población de presas en el sistema (2.41) es la más importante, puesto que sus propiedades geométricas determinan en esencia la dinámica de ambas poblaciones.

**Corolario 2.4.1** Considerando las restricciones dadas en el Lema 2.4.1, si

$$k > 2(\sqrt{5} + 2) \quad y \quad 0 < \xi < \frac{32\beta k}{(k+2)(k^2 - 8k - 4)\rho}, \quad (2.45)$$

entonces  $p_0$  es el único equilibrio de coexistencia al interior de  $\Omega_s$ .

**Demostración.** Considerando las restricciones (2.42), la ecuación que determina las soluciones no triviales de (2.41) en términos de la variable  $x$  es

$$-\xi\rho x^3 + \xi\rho(k-2)x^2 - \frac{8\beta k + (k((k-6)k+20) - 8)\xi\rho}{4(k-2)}x + k(\beta + \xi\rho) = 0,$$

donde  $x = (k-2)/2$  es una raíz. Entonces, la ecuación cúbica factorizada es

$$\left(x - \frac{k-2}{2}\right) \left(-\xi\rho x^2 + \frac{1}{2}\xi\rho(k-2)x - \frac{2k(\beta + \xi\rho)}{k-2}\right) = 0.$$

Por lo tanto, del discriminante de la ecuación cuadrática resultante se sigue que, el sistema (2.41) tiene un único punto de equilibrio en  $\Omega_s$  si

$$k > 2(\sqrt{5} + 2) \quad y \quad 0 < \xi < \frac{32\beta k}{(k+2)(k^2 - 8k - 4)\rho}.$$

□

Para simplificar los cálculos cambiamos las restricciones (2.42) por

$$k = 2(k_0 + 1) \quad y \quad \alpha = \frac{(k_0 + 1)(2\beta + (k_0 + 2)\xi\rho)}{2\beta k_0}. \quad (2.46)$$

A partir de aquí, consideramos los siguientes casos sobre  $k_0$  y  $\rho$ ,

$$k_0 > 1 + \sqrt{5}, \quad (2.47a)$$

$$\rho < \frac{\beta(2k_0^3 + 7k_0^2 + 10k_0 + 4)}{(k_0 + 1)(k_0 + 2)(k_0(k_0^2 - 2) - 2)\xi}, \quad (2.47b)$$

$$\rho > \frac{\beta(2k_0^3 + 7k_0^2 + 10k_0 + 4)}{(k_0 + 1)(k_0 + 2)(k_0(k_0^2 - 2) - 2)\xi}. \quad (2.47c)$$

### 2.4.3. Análisis de la bifurcación de Hopf

En este apartado abordamos la demostración de la existencia de ciclos límite en (2.41). Primero demostramos la condición de transversalidad de la bifurcación de Hopf, y luego calculamos el primer coeficiente de Lyapunov, haciendo uso de la fórmula Kuznetsov (ver [Kuz04]).

Si consideramos a  $\mu$  como parámetro de control en el sistema (2.41) mientras el resto de los parámetros permanecen fijos, y además asumimos las restricciones dadas en el Lema 2.4.1, podemos resumir la existencia de una bifurcación de Hopf en (2.41) mediante el siguiente teorema.

**Teorema 2.4.1** *Supongamos que  $k_0$  satisface la restricción (2.47a) y que  $\mu$  está suficientemente cerca de  $\mu_0$ . Entonces, el sistema (2.41) exhibe una bifurcación de Hopf cuando  $\mu$  cruza a  $\mu_0$ . Aún más, si se cumple la restricción (2.47b), la bifurcación de Hopf es supercrítica y el ciclo límite que bifurca de  $p_0$  es estable para  $\mu < \mu_0$ , y si se cumple la restricción (2.47c) la bifurcación de Hopf es subcrítica y el ciclo límite que bifurca de  $p_0$  es inestable.*

**Demostración.** Considerando las restricciones en (2.45) y tomando los valores (2.46) el sistema (2.41) se transforma en

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \rho x \left( 1 - \frac{x}{2(k_0 + 1)} \right) - \frac{\beta xy}{x + 1}, \\ \dot{y} &= \mu \left( \frac{(k_0 + 1)(2\beta + (k_0 + 2)\xi\rho)xy}{2\beta k_0(x + 1)} - y - \xi y^2 \right).\end{aligned}$$

Ahora, para simplificar los cálculos, multiplicamos ambos lados del sistema anterior por el término  $(x + 1)$  e introducimos una nueva variable de tiempo  $\bar{t}$  mediante el cambio  $dt = (x + 1)d\bar{t}$  obteniendo el sistema polinomial orbitalmente equivalente

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \rho x + \frac{(2k_0 + 1)\rho}{2(k_0 + 1)}x^2 - \frac{\rho}{2(k_0 + 1)}x^3 - \beta xy, \\ \dot{y} &= -\mu y - \mu\xi y^2 + \frac{\mu(2(\beta + \xi\rho) + k_0(k_0 + 3)\xi\rho)}{2\beta k_0}xy - \mu\xi xy^2.\end{aligned}\tag{2.48}$$

El sistema polinomial obtenido posee el equilibrio

$$p_0 = \left( k_0, \frac{(k_0 + 2)\rho}{2\beta} \right)$$

y la matriz Jacobiana  $J(x, y)$  evaluada en  $p_0$  es

$$J(p_0) = \begin{pmatrix} \frac{k_0 \rho}{2(k_0 + 1)} & -\beta k_0 \\ \frac{(k_0 + 2) \mu \rho (2\beta + (k_0 + 2) \xi \rho)}{4\beta^2 k_0} & -\frac{(k_0 + 1)(k_0 + 2) \mu \xi \rho}{2\beta} \end{pmatrix},$$

y la parte real de los valores propios de  $J(p_0)$  es

$$\zeta(\mu) = \frac{\text{tr}(J(p_0))}{2} = \frac{\rho (\beta k_0 - (k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \mu \xi)}{2\beta (k_0 + 1)}.$$

Tenemos que  $\zeta(\mu_0) = 0$  para

$$\mu_0 = \frac{\beta k_0}{(k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \xi},$$

y además, el determinante de  $J(p_0)$  en  $\mu_0$  es

$$\omega^2(\mu_0) = \frac{k_0 \rho (\beta + \xi \rho)}{2 (k_0 + 1)^2 \xi} > 0. \tag{2.49}$$

Por lo tanto, en  $\mu = \mu_0$  la aproximación lineal  $J(p_0)$  posee los valores propios  $\lambda_{1,2}(\mu_0) = \pm i\omega(\mu_0)$  y se cumple la condición necesaria para que una bifurcación de Hopf ocurra. El equilibrio es localmente asintóticamente estable para  $\mu > \mu_0$  y localmente asintóticamente inestable para  $\mu < \mu_0$ .

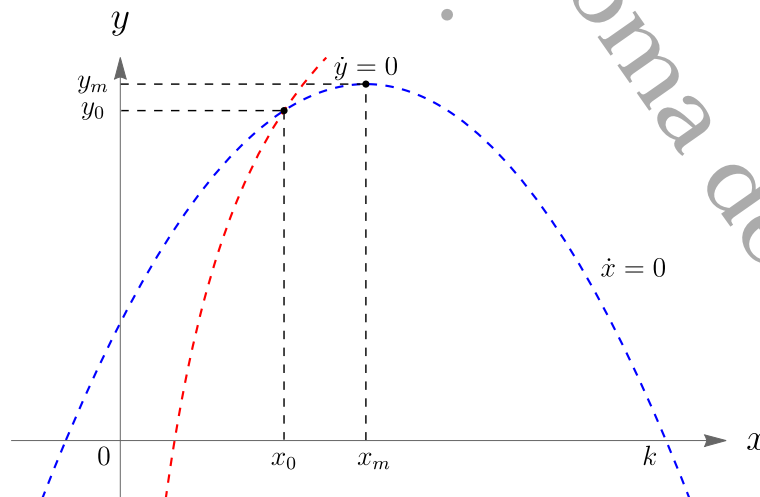


Figura 2.10: Isoclinas en la bifurcación de Hopf.

En la figura 2.10,  $x_m$  es el valor  $\frac{k-1}{2}$  donde la isoclina de presas alcanza su máximo y  $p_0 = (x_0, y_0)$ .

Además, nótese que  $p_0$  no depende de  $\mu$ , por lo tanto, al variar  $\mu$  el punto  $p_0$  está fijo. Lo siguiente es verificar que las condiciones de genericidad se cumplen. La condición de transversalidad es

$$\zeta'(\mu_0) = -\frac{(k_0 + 2)\xi\rho}{4\beta} < 0.$$

Ahora, calculamos el primer coeficiente de Lyapunov y para este propósito fijamos  $\mu = \mu_0$ . Una vez en  $\mu_0$  tenemos que, los vectores propios normalizados de  $J(p_0)$  y su transpuesta son

$$p = \left( \frac{i(k_0^2\rho^2 + 4(k_0 + 1)^2\omega^2)}{8\beta k_0(k_0 + 1)^2\omega}, \frac{1}{2} - \frac{ik_0\rho}{4(k_0 + 1)\omega} \right), \quad (2.50)$$

$$(2.51)$$

$$q = \left( \frac{2\beta k_0^2(k_0 + 1)\rho}{k_0^2\rho^2 + 4(k_0 + 1)^2\omega^2} + \frac{4i\beta k_0(k_0 + 1)^2\omega}{k_0^2\rho^2 + 4(k_0 + 1)^2\omega^2}, 1 \right),$$

con  $\langle \bar{p}, q \rangle = 1$ . Como siguiente paso, realizamos el cambio de variable real a variable compleja haciendo la siguiente composición

$$x = x_0 + zq_1 + \bar{z}\bar{q}_1, \quad (2.52)$$

$$y = y_0 + zq_2 + \bar{z}\bar{q}_2,$$

y evaluamos la función

$$H(z, \bar{z}) = \langle p, F(p_0 + zq + \bar{z}\bar{q}, k_0, \beta, \rho, \xi, \mu_0) \rangle,$$

donde  $F$  denota el campo vectorial definido por (2.48). Entonces, la función  $H(z, \bar{z})$  es

$$H(z, \bar{z}) = h_{03}\bar{z}^3 + h_{12}z\bar{z}^2 + h_{02}\bar{z}^2 + h_{21}z^2\bar{z} + h_{11}z\bar{z} + h_{30}z^3 + h_{20}z^2 + h_{10}z. \quad (2.53)$$

Los coeficientes de (2.53) están dados en el Apéndice B, ya que sus expresiones son muy largas. En lo que sigue calculamos la expansión de Taylor a tercer orden para  $H(z, \bar{z})$  en  $(z, \bar{z}) = (0, 0)$ , esto es,

$$H(z, \bar{z}) = i\omega z + \sum_{2 \leq j+k \leq 3} \frac{1}{j!k!} g_{jk} z^j \bar{z}^k + O(|z|^4), \quad (2.54)$$

obteniendo las cantidades  $g_{jk}$  en la fórmula de Kuznetsov's del primer coeficiente de Lyapunov (ver Apéndice B). Por lo tanto, el primer coeficiente de Lyapunov para el sistema (2.48) en  $p_0$  cuando

$\mu = \mu_0$  es

$$\ell_1(\mu_0) = -\frac{\sqrt{2}\beta^2\sqrt{k_0}\xi^{3/2}(\beta(2k_0^3+7k_0^2+10k_0+4)-(k_0+1)(k_0+2)(k_0(k_0^2-2)-2)\xi\rho)}{(k_0+2)\sqrt{\rho}(\beta+\xi\rho)^{3/2}(2\beta+(k_0+2)\xi\rho)}. \quad (2.55)$$

Es claro que  $\ell_1(\mu_0) = 0$  si y solo si  $\rho = \rho_0$ , donde  $\rho_0 = \frac{\beta(2k_0^3+7k_0^2+10k_0+4)}{(k_0+1)(k_0+2)(k_0(k_0^2-2)-2)\xi}$  bajo la restricción (2.47a). Además, es sencillo verificar que si la restricción (2.47b) se cumple, entonces  $\ell_1(\mu_0) < 0$  y el ciclo límite que bifurca de  $p_0$  es localmente estable para  $\mu < \mu_0$ . Por otra parte, si la restricción (2.47c) se cumple, entonces  $\ell_1(\mu_0) > 0$  y el ciclo límite que bifurca de  $p_0$  es localmente inestable.  $\square$

#### 2.4.4. Análisis de la bifurcación de Bautin

En el apartado 2.4.3 probamos la existencia de la bifurcación de Hopf en el sistema (2.41). Además, proporcionamos un conjunto de restricciones que garantizan el cambio de signo en el primer coeficiente de Lyapunov. De esta manera, bajo las restricciones (2.47a), (2.47b) y (2.47c), probaremos que el sistema (2.41) exhibe una bifurcación de Bautin con respecto a los parámetros  $\mu$  y  $\rho$ . Para esto, hacemos uso de la expresión dada en [Kuz04] para calcular el segundo coeficiente de Lyapunov (ver Apéndice B). Además, para probar que el mapeo  $\eta = (\mu, \rho) \rightarrow (\zeta, \ell_1)$  es regular cerca de  $\eta_0 = (\mu_0, \rho_0)$ , hacemos uso de la expresión del primer coeficiente de Lyapunov dada en [GK07] y un resultado dado en [Cas+18, Lemma 6, Proposition 5].

##### 2.4.4.1. Segundo coeficiente de Lyapunov

Sabemos que  $\ell_1(\mu_0) = 0$  si y solo si  $\rho = \rho_0$ . Entonces, el cuadrado de la frecuencia crítica en el punto  $(\mu_0, \rho_0)$  es

$$\omega^2(\mu_0, \rho_0) = \frac{\beta^2 k_0^3 (k_0(k_0+1)(k_0+2)-1)(k_0(k_0(2k_0+7)+10)+4)}{2(k_0+1)^4(k_0+2)^2(k_0(k_0^2-2)-2)^2\xi^2}, \quad (2.56)$$

considerando la restricción (2.47a) para garantizar que  $\omega(\eta_0) > 0$  y  $\mu_0(\rho_0) = \mu_0$ . Entonces, calculamos la expansión en Taylor a quinto orden para la función  $H(z, \bar{z})$  en  $(z, \bar{z}) = (0, 0)$ , esto es

$$H(z, \bar{z}) = i\omega z + \sum_{2 \leq j+k \leq 5} \frac{1}{j!k!} g_{jk} z^j \bar{z}^k + O(|z|^6), \quad (2.57)$$

obteniendo las cantidades  $g_{jk}$  involucradas en la fórmula de Kuznetsov para el segundo coeficiente de Lyapunov (ver Apéndice B). Por lo tanto, el segundo coeficiente de Lyapunov en  $p_0$  en el punto  $\eta_0$  es

$$\ell_2(\eta_0) = \frac{8\sqrt{2}\delta_1^4 (k_0 + 1)^7 (k_0 + 2) (k_0 (k_0 (k_0 (3k_0 (2k_0 + 9) + 56) + 68) + 40) + 8) \xi^4}{3\delta_2^{3/2} \delta_3^2 \delta_4^{3/2} k_0^{7/2}}, \quad (2.58)$$

donde

$$\begin{aligned} \delta_1 &= k_0 (k_0^2 - 2) - 2, \\ \delta_2 &= k_0 (k_0 + 1) (k_0 + 2) - 1, \\ \delta_3 &= k_0 (2k_0 (k_0 + 2) + 3) + 2, \\ \delta_4 &= k_0 (k_0 (2k_0 + 7) + 10) + 4. \end{aligned}$$

Nótese que  $\ell_2(\eta_0) \neq 0$  para todas las combinaciones de los valores que pueden tomar los parámetros de los que éste depende.

#### 2.4.4.2. Condición de regularidad

Para probar la regularidad del mapeo  $\eta = (\mu, \rho) \rightarrow (\zeta, \ell_1)$  cerca de  $\eta_0 = (\mu_0, \rho_0)$ , verificamos que el determinante de la matriz Jacobiana de este mapeo en  $\eta_0$  es diferente de cero, esto es

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\partial \mu} & \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\partial \rho} \\ \frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\partial \mu} & \frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\partial \rho} \end{pmatrix} \neq 0. \quad (2.59)$$

Para lograr esto, aplicamos dos veces un útil resultado propuesto como un ejercicio en [Kuz04, p. 189] y usado en [Cas+18] como el siguiente lema:

**Lema 2.4.2** *Sea  $J(\mu)$  una matriz de dimensión  $n \times n$  con entradas reales y dependiente del parámetro  $\mu$ , la cual posee un par de valores propios complejos  $\zeta(\mu) \pm i\omega(\mu)$  tal que  $\zeta(\mu_0) = 0$  y  $\omega(\mu_0) := \omega_0 > 0$ . Entonces, la derivada de la parte real de los valores propios complejos está dada por*

$$\frac{d\zeta(\mu)}{d\mu} \Big|_{\mu=\mu_0} = \operatorname{Re} \left( \bar{p}^T \cdot \left( \frac{\partial J}{\partial \mu}(\mu_0) \cdot q \right) \right)$$

donde  $\bar{p}$  y  $q$  son los vectores propios de  $J(\mu_0)$  y su transpuesta

$$J(\mu_0)q = i\omega q, \quad J^T(\mu_0)p = -i\omega p$$

los cuales satisfacen la condición de normalización  $\langle \bar{p}, q \rangle = 1$ .

Acto seguido, procedemos a calcular el determinante de la ecuación (2.59). Primero, mostramos que se satisface la condición de transversalidad de la bifurcación de Hopf

$$\left. \frac{\partial \zeta(\mu, \rho)}{\partial \mu} \right|_{\mu=\mu_0} = -\frac{(k_0 + 1)(k_0 + 2)\xi\rho}{4\beta}. \quad (2.60)$$

Nótese que  $\left. \frac{\partial \zeta(\mu, \rho)}{\partial \mu} \right|_{\mu=\mu_0} < 0$ , en particular esta condición se cumple cuando  $\rho = \rho_0$ , por lo tanto

$$\left. \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\partial \mu} \right|_{\mu=\mu_0} = -\frac{(k_0 + 1)(k_0 + 2)\xi\rho_0}{4\beta} < 0. \quad (2.61)$$

Por otra parte, tenemos que

$$\left. \frac{\partial J(\mu, \rho)}{\partial \rho} \right|_{\mu=\mu_0} = \begin{pmatrix} \frac{k_0}{2(k_0 + 1)} & 0 \\ \frac{\beta + (k_0 + 2)\xi\rho}{2\beta(k_0 + 1)^2\xi} & \frac{k_0}{2(k_0 + 1)} \end{pmatrix},$$

así, la transversalidad en la dirección de  $\rho$  en  $\mu = \mu_0$  es

$$\left. \frac{\partial \zeta(\mu, \rho)}{\partial \rho} \right|_{\mu=\mu_0} = 0. \quad (2.62)$$

en consecuencia, la transversalidad en la dirección de  $\rho$  en  $\eta_0$  es

$$\left. \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\partial \rho} \right|_{\rho=\rho_0} = 0. \quad (2.63)$$

Por otra parte, calculamos  $\frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\partial \mu}$  y  $\frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\partial \rho}$ . De la fórmula de Kuznetsov y Guckenheimer, el primer coeficiente de Lyapunov en  $p_0$  es

$$\ell_1(\mu, \rho) = \frac{\operatorname{Re}C_1(\mu, \rho)}{\omega(\mu, \rho)} - \zeta(\mu, \rho) \frac{\operatorname{Im}C_1(\mu, \rho)}{\omega^2(\mu, \rho)}, \quad (2.64)$$

donde  $C_1(\mu, \rho)$  es una función de variables complejas y diferenciable respecto a  $\mu$  y  $\rho$ . Aún más, en  $\eta_0$  tenemos que

$$\zeta(\eta_0) = 0, \quad \omega^2(\eta_0) > 0,$$

y además

$$\ell_1(\eta_0) = \frac{\operatorname{Re}C_1(\eta_0)}{\omega(\eta_0)}. \tag{2.65}$$

Usando (2.61), (2.63) y (2.56) la derivada parcial de (2.64) con respecto a  $\rho$  evaluada en  $\eta_0$  está dada por

$$\frac{\partial \ell_1}{\partial \rho}(\eta_0) = \frac{1}{\omega^2(\eta_0)} \left( \omega(\eta_0) \operatorname{Re} \left( \frac{\partial C_1}{\partial \rho}(\eta_0) \right) - \operatorname{Im}C_1(\eta_0) \frac{\partial \zeta}{\partial \rho}(\eta_0) \right) \tag{2.66}$$

$$= \frac{1}{\omega(\eta_0)} \operatorname{Re} \left( \frac{\partial C_1}{\partial \rho}(\eta_0) \right). \tag{2.67}$$

Considerando (2.66) el determinante de la ecuación (2.59) se reduce a la siguiente expresión

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\mu} & \frac{\partial \zeta(\eta_0)}{\rho} \\ \frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\mu} & \frac{\partial \ell_1(\eta_0)}{\rho} \end{pmatrix} = \frac{1}{\omega(\eta_0)} \left( \frac{\partial \zeta}{\partial \rho}(\eta_0) \operatorname{Re} \left( \frac{\partial C_1}{\partial \rho}(\eta_0) \right) \right),$$

donde

$$C_1(\mu_0, \rho) = \frac{i}{2\omega(\mu_0, \rho)} \left( g_{20}g_{11} - 2g_{11}\bar{g}_{11} - \frac{1}{3}g_{02}\bar{g}_{02} \right) + \frac{1}{2}g_{21}.$$

Finalmente, evaluando  $g_{20}$ ,  $g_{11}$ ,  $\bar{g}_{11}$ ,  $g_{02}$ ,  $\bar{g}_{02}$  y  $g_{21}$ , y usando el cálculo simbólico en Mathematica tenemos que

$$\left. \frac{\partial(\zeta, \ell_1)}{\partial(\mu, \rho)} \right|_{\eta=\eta_0} = - \frac{(k_0 + 1)^3 (k_0 + 2) (k_0 (k_0^2 - 2) - 2)^2 \sqrt{k_0 (k_0 (2k_0 + 7) + 10) + 4\xi^3}}{\sqrt{2}\beta k_0^{3/2} \sqrt{k_0 (k_0 + 1) (k_0 + 2) - 1} (k_0 (2k_0 (k_0 + 2) + 3) + 2)} \neq 0.$$

Con los resultados obtenidos, concluimos que el sistema (2.41) en  $p_0$  y en  $\eta_0$  presenta una bifurcación de Hopf supercrítica y el ciclo límite que bifurca de  $p_0$  es localmente asintóticamente estable. Aún más, bajo las restricciones (2.47a), (2.47b) y (2.47c) el sistema (2.41) posee uno o dos ciclos límite. Todos los resultados hasta este punto se resumen en un lema y un teorema, los cuales enunciamos a continuación:

**Lema 2.4.3** *El mapeo  $\eta = (\mu, \rho) \rightarrow (\zeta, \ell_1)$  es regular cerca de  $\eta_0 = (\mu_0, \rho_0)$ .*

**Teorema 2.4.2** *El sistema (2.48) exhibe una bifurcación de Bautin en  $\eta_0 = (\mu_0, \rho_0)$ , alrededor del cual el sistema (2.48) es equivalente a la forma normal*

$$\dot{z} = (\beta_1 + i)z + \beta_2 z|z|^2 - z|z|^4.$$

### 2.4.5. Simulaciones numéricas de las bifurcaciones de Hopf y Bautin

En este apartado proporcionamos algunas simulaciones numéricas para ilustrar los resultados obtenidos previamente. Consideramos los siguientes tres casos:

1. Primer caso: aparición de un ciclo límite estable en el punto de Bautin  $\eta_0$  (donde  $\ell_1(\eta_0) = 0$  y  $\ell_2(\eta_0) < 0$ ).
2. Segundo caso: con la restricción  $\rho < \rho_0$  y  $\ell_1(\mu_0) < 0$ , en el cual se presenta un ciclo límite estable.
3. Tercer caso: con la restricción  $\rho > \rho_0$  y  $\ell_1(\mu_0) > 0$ , en el cual se presentan dos ciclos límite (uno estable rodeando a uno inestable).

#### 2.4.5.1. Simulación numérica del caso $\ell_1(\eta_0) = 0$ y $\ell_2(\eta_0) < 0$

Si para los parámetros libres del sistema (2.41) asignamos los valores  $k_0 = 4$ ,  $\beta = \frac{3}{4}$  y  $\xi = \frac{9}{100}$  obtenemos que

$\alpha$	$k$	$\mu_0$	$\omega(\eta_0)$	$p_0$	$\ell_1(\eta_0)$	$\ell_2(\eta_0)$	Estimación de $\ell_2(\eta_0)$
$\frac{103}{54}$	10	$\frac{2}{9}$	$\frac{2\sqrt{16898}}{243}$	$(4, \frac{1420}{243})$	0	$-\frac{7799936705037}{114733364480\sqrt{16898}}$	$\approx -0.522978$

Además, si tomamos la condición inicial  $p_1 = (4, 4)$ , el equilibrio de coexistencia  $p_0$  es localmente estable para  $\mu > \frac{2}{9}$  tal y como puede verse en la Figura 2.11.

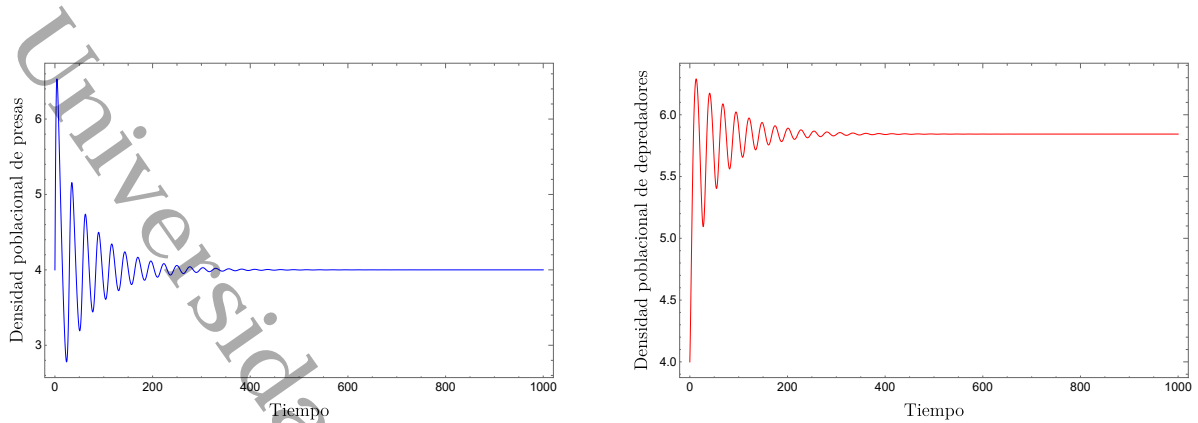


Figura 2.11: Solución con condición inicial  $p_1$  para  $\mu > \frac{2}{9}$ .

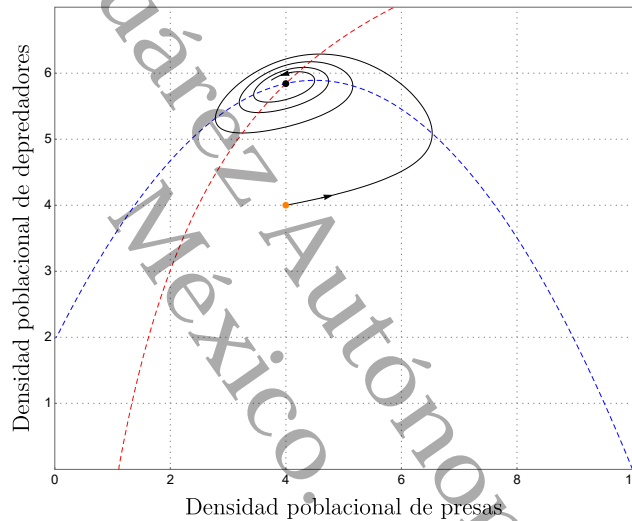


Figura 2.12: Órbita con condición inicial  $p_1$  tendiendo a un equilibrio estable para  $\mu > \frac{2}{9}$ .

Observamos que como  $|\ell_2(\eta_0)| < 1$  el sistema oscila con cierta lentitud antes de estabilizarse y alcanzar el equilibrio  $p_0$ , pero si  $|\ell_2(\eta_0)| > 1$  oscilará poco y alcanzará con mucha rapidez el equilibrio  $p_0$ . El correspondiente retrato fase puede apreciarse en la Figura 2.12.

Ahora, si consideramos las condiciones iniciales  $p_2 = (4, 5.5)$  y  $p_3 = (6, 6.2)$ , el equilibrio de coexistencia  $p_0$  es localmente inestable para  $\mu < \frac{2}{9}$  y aparece un ciclo límite estable rodeando al equilibrio inestable.

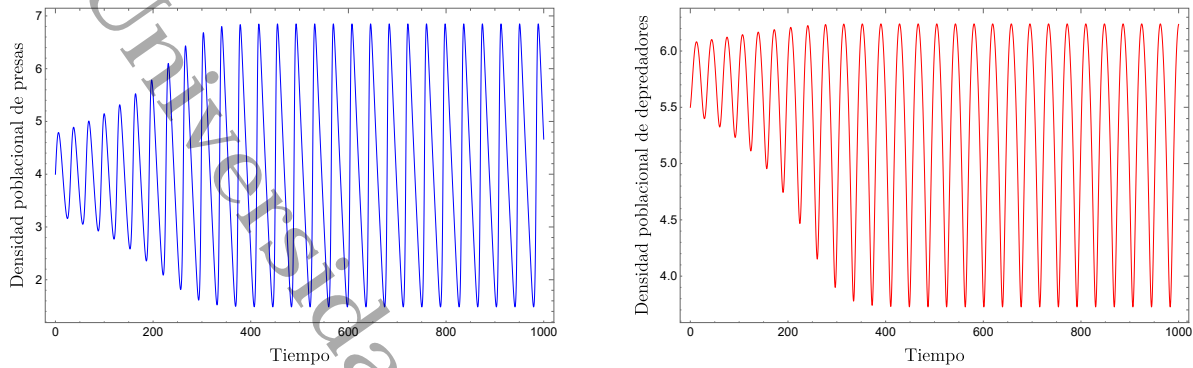


Figura 2.13: Solución con condición inicial  $p_2$  para  $\mu < \frac{2}{9}$ .

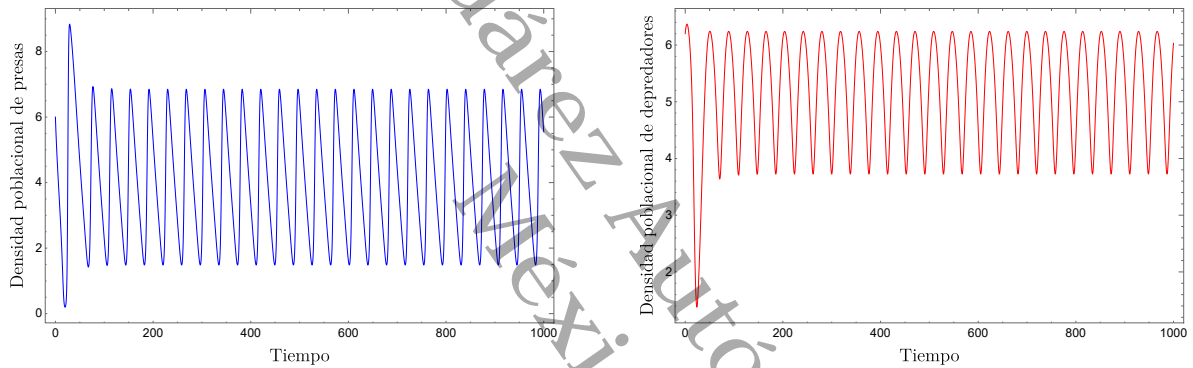


Figura 2.14: Solución con condición inicial  $p_3$  para  $\mu < \frac{2}{9}$ .

En la Figura 2.13 mostramos las series de tiempo correspondientes a las densidades poblacionales de presas y depredadores para la condición inicial  $p_2$ . Aquí las oscilaciones van de una amplitud pequeña a una más grande hasta estabilizarse en un tamaño constante, esto significa que estamos en una condición inicial al interior de un ciclo límite estable. En la Figura 2.14 se muestran las series de tiempo correspondientes a las densidades poblacionales de presas y depredadores para la condición inicial  $p_3$ .

En esta situación, empezamos con una amplitud que decae y se vuelve constante, significando que la condición inicial es al exterior del ciclo límite.

Así, en la Figura 2.15 mostramos el retrato fase del ciclo límite estable que rodea al equilibrio inestable, junto con el par de condiciones iniciales,  $p_2$  al interior del ciclo y  $p_3$  al exterior

7

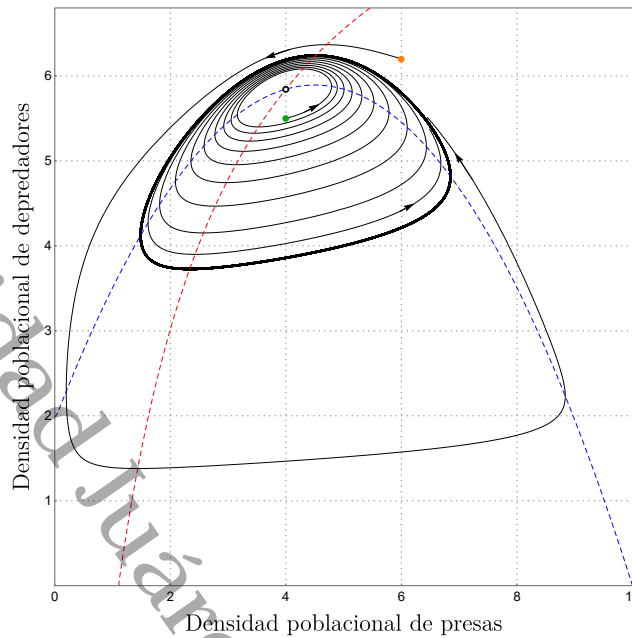


Figura 2.15: Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para  $\mu < \frac{2}{9}$ .

2.4.5.2. Simulación numérica del caso  $\rho < \rho_0$  y  $\ell_1(\mu_0) < 0$

Si para los parámetros libres del sistema (2.41) asignamos los valores  $k_0 = 4$ ,  $\beta = \frac{1}{2}$ ,  $\rho = \frac{1}{5}$  y  $\xi = \frac{1}{30}$  tenemos que

$\alpha$	$k$	$\mu_0$	$\omega(\mu_0)$	$p_0$	$\ell_1(\mu_0)$	Estimación de $\ell_1(\mu_0)$
$\frac{13}{10}$	10	$\frac{2}{5}$	$\frac{2\sqrt{38}}{25}$	$(4, \frac{6}{5})$	$-\frac{5125}{1482\sqrt{38}}$	$\approx -0.560988$

Además, si tomamos la condición inicial  $p_1 = (4.5, 1.4)$ , el equilibrio de coexistencia  $p_0$  es localmente estable para  $\mu > \frac{2}{5}$ , tal y como se observa en la Figura 2.16.

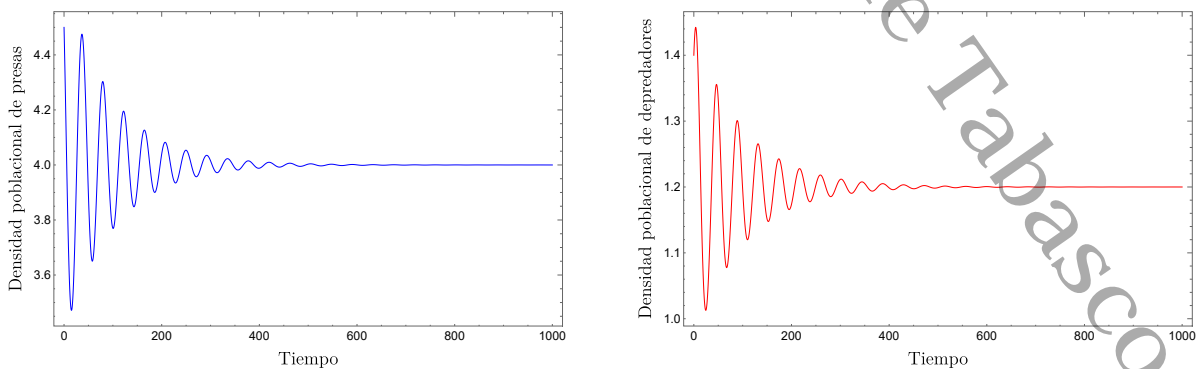


Figura 2.16: Solución con condición inicial  $p_1$  para  $\mu > \frac{2}{5}$ .

y el correspondiente retrato fase puede apreciarse en la Figura 2.17

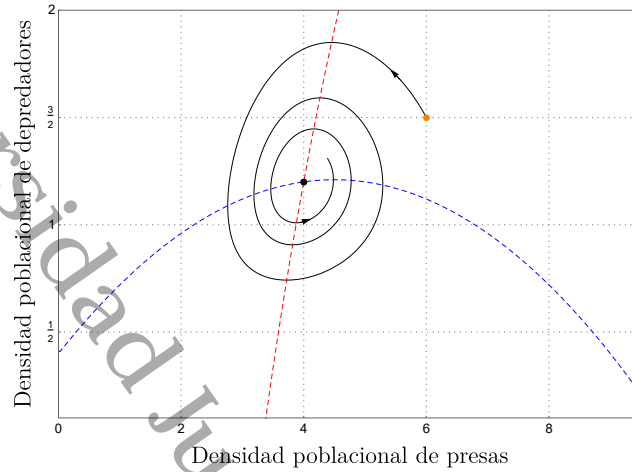


Figura 2.17: Órbita con condición inicial  $p_1$  tendiendo a un equilibrio estable para  $\mu > \frac{2}{3}$ .

Ahora, si consideramos las condiciones iniciales  $p_2 = (6, 1.5)$  y  $p_3 = (4, 1.2)$ , el equilibrio de coexistencia  $p_0$  es localmente inestable para  $\mu < \frac{2}{3}$  y aparece un ciclo límite estable rodeando al equilibrio inestable.

En la Figura 2.18 mostramos las series de tiempo correspondientes a las densidades poblacionales de presas y depredadores para la condición inicial  $p_2$

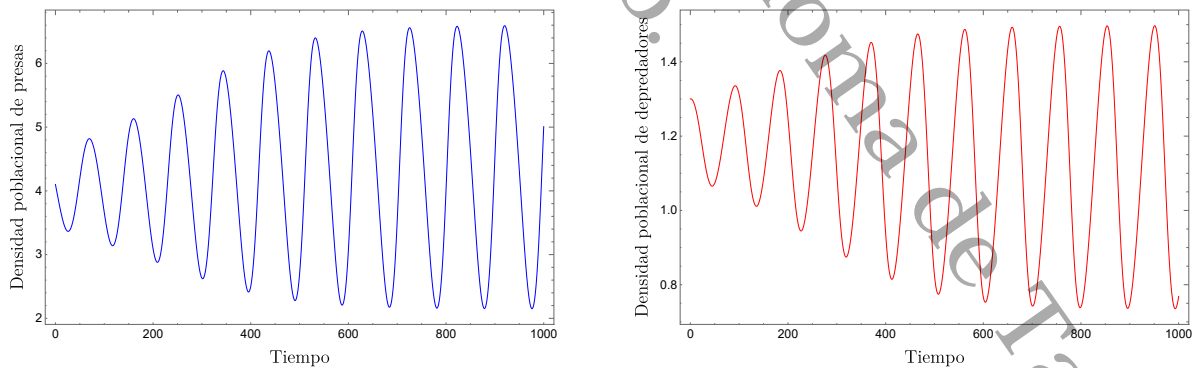


Figura 2.18: Solución con condición inicial  $p_2$  para  $\mu < \frac{2}{3}$ .

7

En la Figura 2.19, se muestran las series de tiempo correspondientes a las densidades poblacionales de presas y depredadores para la condición inicial  $p_3$

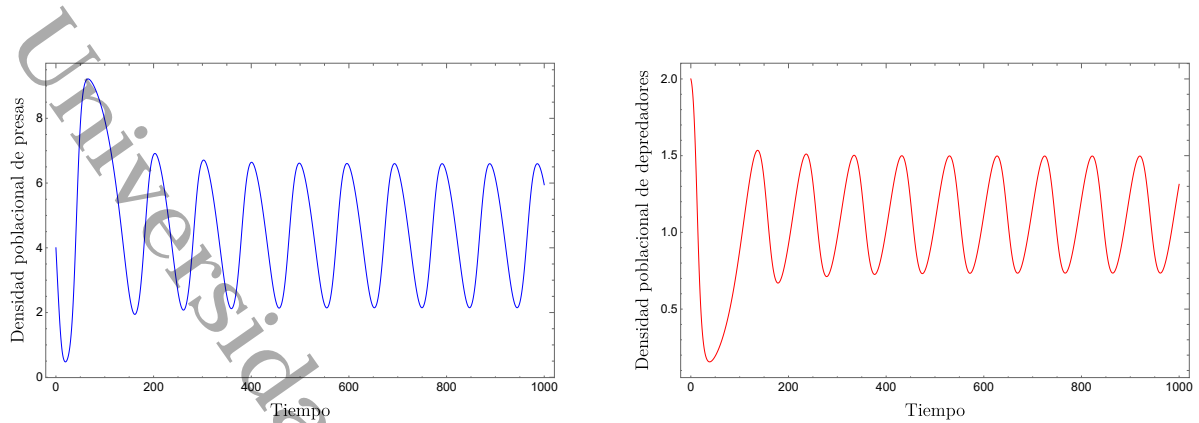


Figura 2.19: Solución con condición inicial  $p_3$  para  $\mu < \frac{2}{5}$ .

En forma análoga a las simulaciones numéricas del primer caso, las primeras series de tiempo corresponden a una condición inicial al interior del ciclo límite y las segundas a una condición inicial al exterior del ciclo límite.

Por último, mostramos el retrato fase del ciclo límite estable que rodea al equilibrio inestable, junto con el par de condiciones iniciales,  $p_2$  al interior del ciclo y  $p_3$  al exterior

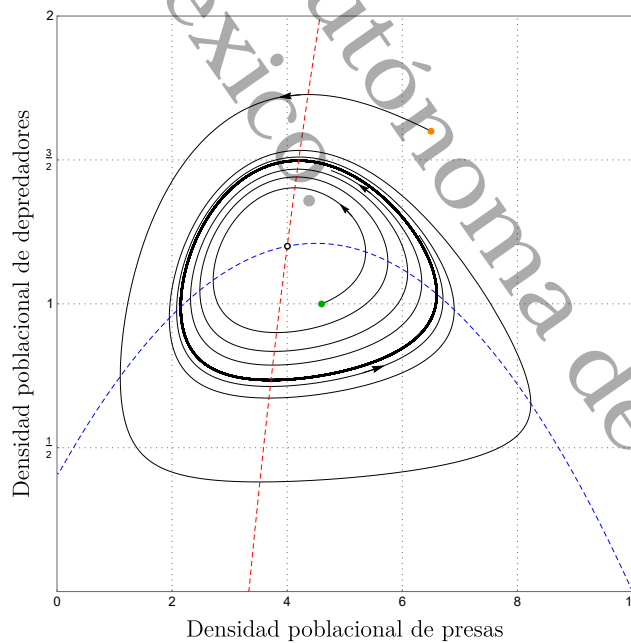


Figura 2.20: Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para  $\mu < \frac{2}{5}$ .

**2.4.5.3. Simulación numérica del caso  $\rho > \rho_0$  y  $\ell_1(\mu_0) > 0$**

Si para los parámetros libres del sistema (2.41) asignamos los valores  $k_0 = 4$ ,  $\beta = \frac{1}{2}$ ,  $\rho = \frac{3}{2}$  y  $\xi = \frac{1}{9}$  tenemos que

$\alpha$	$k$	$\mu_0$	$\omega(\mu_0)$	$p_0$	$\ell_1(\mu_0)$	Estimación de $\ell_1(\mu_0)$
$\frac{5}{2}$	10	$\frac{3}{25}$	$\frac{3\sqrt{2}}{5}$	(4, 9)	$\frac{8\sqrt{2}}{27}$	$\approx 0.419026$

En este caso tenemos dos ciclos límite, uno inestable rodeado de uno estable. Para construir las series de tiempo y el retrato fase consideramos tres condiciones iniciales, la condición inicial  $p_1 = (3.5, 8.2)$  localizada al interior del ciclo límite inestable, la condición inicial  $p_2 = (4, 8)$  fijada entre los dos ciclos límite pero más cercana al inestable, y la condición inicial  $p_3 = (6, 10)$  que se encuentra al exterior del ciclo límite estable.

Para observar los dos ciclos límite en las series de tiempo nos fijamos en la condición inicial  $p_2 = (4, 8)$  y construimos la solución numérica tomando un tiempo simétrico, ya que en este caso sí se podrá construir la historia de esta solución.

En la Figura 2.21 mostramos la evolución del sistema (2.41) desde el ciclo inestable hacia el ciclo estable.

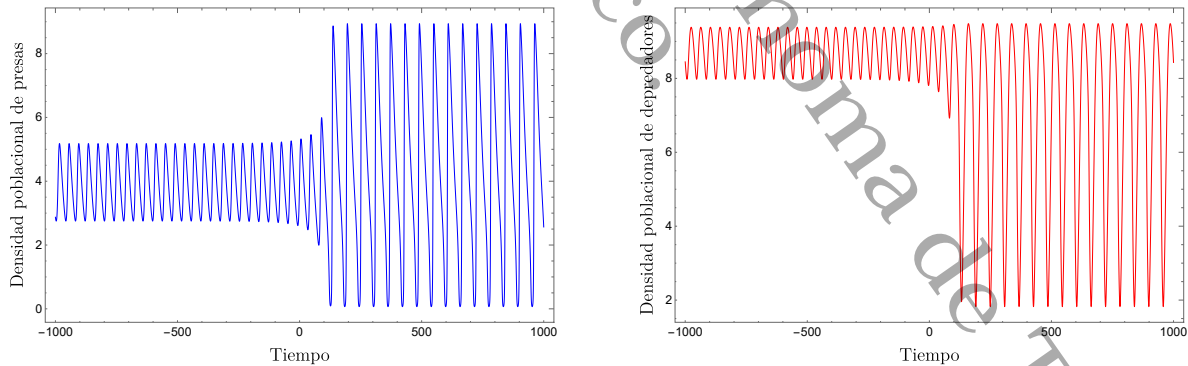


Figura 2.21: Solución con condición inicial  $p_2$  con tiempo simétrico para  $\mu > \frac{3}{25}$ .

Por último, mostramos en la Figura 2.22 el respectivo retrato fase de ambos ciclos límite

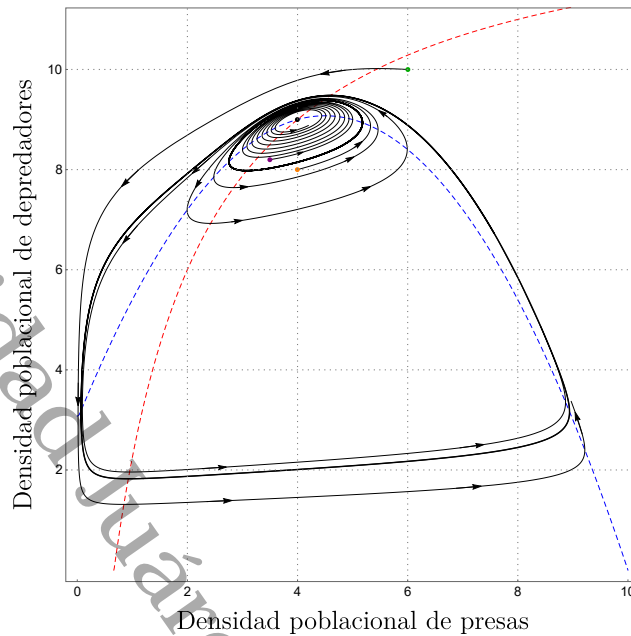


Figura 2.22: Un foco estable rodeado de un ciclo inestable a su vez rodeado de un ciclo estable.

Aquí se presenta la generación abrupta de un ciclo límite estable, es decir, las órbitas con condiciones iniciales entre ambos ciclos caen con mucha rapidez en el ciclo límite estable.

### 2.4.6. Bifurcación de equilibrios de coexistencia

En el análisis cualitativo anterior, hemos trabajado las restricciones dadas en el Lema 2.4.1 y en el Corolario 2.4.1, las cuales nos garantizan que  $p_0$  es único al interior de  $\Omega_s$ . Sin embargo, es pertinente preguntarse cuáles son los escenarios dinámicos cuando existen dos o tres equilibrios de coexistencia, así que estudiamos la bifurcación de los equilibrios en función de  $\xi$ , ya que  $p_0$  no depende de este parámetro.

#### 2.4.6.1. Dos equilibrios de coexistencia

Resumimos la caracterización de dos equilibrios de coexistencia en la siguiente proposición.

**Proposición 2.4.1** Considerando las restricciones dadas en (2.46), si

$$k_0 > 1 + \sqrt{5} \quad y \quad \xi = \frac{8\beta(k_0 + 1)}{(k_0 + 2)(k_0^2 - 2k_0 - 4)\rho}, \tag{2.68}$$

entonces el sistema (2.41) posee dos equilibrios al interior de  $\Omega_s$  dados por

$$p_0 = \left( k_0, \frac{\rho(k_0 + 2)}{2\beta} \right) \quad y \quad p_1 = \left( \frac{k_0}{2}, \frac{\rho(k_0 + 2)(3k_0 + 4)}{8\beta(k_0 + 1)} \right).$$

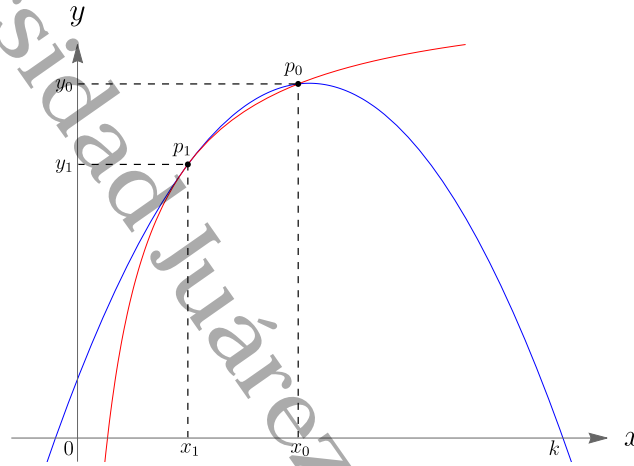


Figura 2.23: Dos equilibrios de coexistencia.

**Demostración.** Sólo se debe verificar que, con la restricción impuesta sobre  $\xi$ ,  $p_0$  y  $p_1$  en efecto son equilibrios de (2.41).  $\square$

En la Figura 2.23 observamos las dos intersecciones de las isoclinas al interior de  $\Omega_s$ , esquema que podemos obtener fijando los parámetros libres en los valores  $k_0 = 10$ ,  $\beta = \frac{1}{5}$  y  $\rho = \frac{3}{2}$ .

### 2.4.6.2. Tres equilibrios de coexistencia

Resumimos la caracterización de tres equilibrios de coexistencia en la siguiente proposición.

**Proposición 2.4.2** Considerando las restricciones dadas en (2.46), si

$$k_0^3 - 24k_0 - 8 > 0 \quad y \quad \xi = \frac{8\beta(k_0 + 1)}{(k_0^3 - 24k_0 - 8)\rho}, \tag{2.69}$$

entonces el sistema (2.41) posee tres equilibrios al interior de  $\Omega_s$  dados por

$$p_0 = \left( k_0, \frac{\rho(k_0 + 2)}{2\beta} \right), \quad p_1 = \left( \frac{k_0 + 4}{2}, \frac{3\rho(k_0 + 6)k_0}{8\beta(k_0 + 1)} \right) \quad y \quad p_2 = \left( \frac{k_0 - 4}{2}, \frac{\rho(k_0 - 2)(3k_0 + 8)}{8\beta(k_0 + 1)} \right).$$

**Demostración.** Sólo se debe verificar que, con la restricción impuesta sobre  $\xi$ ,  $p_0$ ,  $p_1$  y  $p_2$  en efecto son equilibrios de (2.41).  $\square$

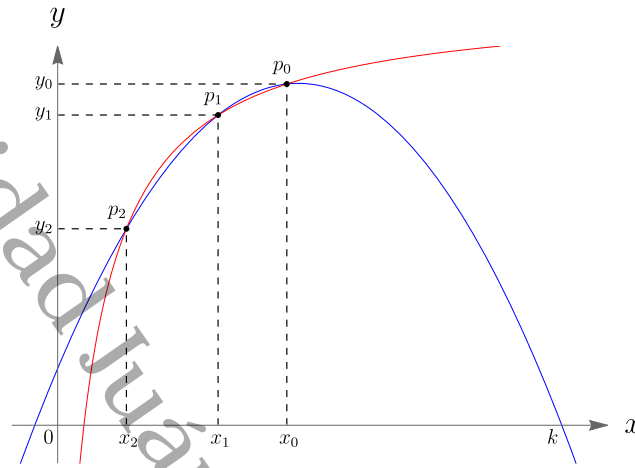


Figura 2.24: Tres equilibrios de coexistencia.

En la Figura 2.24 observamos las tres intersecciones de las isoclinas al interior de  $\Omega_s$ , esquema que podemos obtener fijando los parámetros libres en los valores  $k_0 = 10$ ,  $\beta = 4$  y  $\rho = 6$ .

**Observación 2.4.2** *El valor crítico del parámetro  $\xi$  alrededor del cual ocurre la bifurcación de equilibrios es aquel dado en la Proposición 2.4.1. Si  $\xi < \xi_c$ , entonces existe un único equilibrio de coexistencia, y si  $\xi > \xi_c$ , entonces existen tres equilibrios de coexistencia.*

## 2.5. Restricción geométrica en un modelo huésped–parasitoide

En este apartado hacemos uso de la propiedad geométrica que aparece en el modelo de Bazykin para caracterizar las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov–Takens en un modelo huésped parasitoide, presentando solo los resultados más importantes y dejando al lector la consulta de más detalles sobre este análisis en el trabajo publicado [CC22c].

### 2.5.1. Introducción a las interacciones huésped–parasitoide

La interacción huésped–parasitoide ha sido estudiada a lo largo de los años debido a su gran importancia económica, ya que los parasitoides pueden actuar como agentes de control de plagas en

cultivos. A diferencia de los parásitos que se alimentan de huéspedes vivos sin matarlos, los parasitoides generalmente matan a sus huéspedes antes de que puedan producir descendencia. La dinámica de un sistema huésped-parasitoide se puede describir en términos de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas, cuya dinámica resulta compleja y atractiva para los teóricos de la ecología, debido a la posibilidad de predecir escenarios en los que los parasitoides pueden controlar a los huéspedes.

Un ejemplo bien conocido de interacción huésped-parasitoide es la depredación de minadores de hojas por parte de parasitoides que pertenecen a diferentes familias del orden *Hymenoptera* [HTH93]. Un tipo particularmente interesante de parasitoides, los llamados parasitoides generalistas, son aquellos que no tienen preferencia por un tipo único de minador de hojas. Por otro lado, los minadores son insectos cuyas larvas viven y se alimentan dentro de las hojas de las plantas, consumiendo el tejido mesófilo sin dañar la epidermis de la hoja, y se caracterizan por una homogeneidad ecológica y taxonómica distintiva [CT97].

Varios estudios sugieren que una posible falta de control de plagas por parte de los parasitoides generalistas se debe a su predilección por su fuente alternativa de alimento [Eh198; MTT04; KS05; Van+01], es decir, la erradicación de las poblaciones invasoras depende directamente de la preferencia que el parasitoide tiene al consumirlas, procesos que ya han sido estudiados en su dinámica temporal y espacial (ver [Wa194]). Se sabe que los parasitoides son muy efectivos para matar a sus hospedadores en la etapa larvaria (ver [Mir+98]), estableciendo así una interacción de tipo depredador-presa con sus hospedadores, lo que hace posible analizar la interacción *huésped invasivo-parasitoide generalista* mediante modificaciones del modelo Rosenzweig-MacArthur (ver [Mag+08]).

### 2.5.2. Modelo y sus supuestos ecológicos

El modelo huésped-parasitoide generalista ha sido ampliamente estudiado utilizando la teoría de las bifurcaciones, véanse [SW20] y [Xia+20]. Sin embargo, el enfoque para calcular los puntos de equilibrio no triviales ha sido siempre el habitual, es decir, resolver solo para las variables asociadas a las densidades de población considerando o no las condiciones de singularidad de cada bifurcación, lo que puede resultar muy complicado en general incluso teniendo como apoyo el cálculo simbólico en Mathematica o Maple. Motivados por esta complejidad, abordamos esta dificultad resolviendo para parámetros y no solo para variables asociadas con densidades de población, tal como proceden en [Cas+18], pero considerando las condiciones de singularidad de las bifurcaciones. Este enfoque, además de ser computacionalmente más accesible, nos lleva a encontrar que existe una restricción en una de las poblaciones, la cual caracteriza las condiciones necesarias para que se produzcan las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov-Takens. A continuación, presentamos el sistema de ecuaciones

diferenciales del modelo huésped-parasitoide generalista.

Supongamos que  $x_1(t)$  y  $x_2(t)$  son las densidades de huéspedes y parasitoides, respectivamente, en el tiempo  $t \geq 0$ . El modelo ecológico simple que describe la interacción entre estas poblaciones consiste en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \rho_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1}\right) - \frac{\varepsilon x_1 x_2}{\varepsilon h x_1 + 1}, \\ \dot{x}_2 &= \gamma \frac{\varepsilon x_1 x_2}{\varepsilon h x_1 + 1} + \rho_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2}\right), \end{aligned} \quad (2.70)$$

donde  $\rho_1$  y  $\rho_2$  son los potenciales bióticos de los huéspedes y parasitoides, respectivamente. El parámetro  $k_1$  es la capacidad de carga de los huéspedes, mientras que  $k_2$  es la capacidad de carga de los parasitoides en ausencia de huéspedes. La tasa de encuentro está representada por  $\varepsilon$ ,  $h$  es el tiempo de manipulación (tiempo que tardan los parasitoides en consumir huéspedes) y  $\gamma$  es el factor de eficiencia de conversión. Todos estos parámetros son estrictamente positivos.

### 2.5.3. Población de huéspedes y la geometría de su cero-isoclina

Antes de caracterizar los puntos de equilibrio no triviales de la ecuación (2.70), estudiemos las propiedades geométricas de la cero-isoclina de la población de huéspedes, ya que la simplicidad de la respuesta funcional de Holling II es determinante en la estabilidad local del sistema (ver [Has13]).

De la primera ecuación del sistema (2.70) encontramos que la cero-isoclina de huéspedes está dada por

$$f(x_1) = \frac{\rho_1 (k_1 - x_1) (\varepsilon h x_1 + 1)}{\varepsilon k_1}, \quad (2.71)$$

que corresponde a una parábola que, en la región de interés ecológico, corta el eje horizontal en  $x_1 = k_1$ , y el eje vertical en  $f(0) = \frac{\rho_1}{\varepsilon}$ . Además, la función (2.71) alcanza un máximo en

$$x_1^* = \frac{\varepsilon h k_1 - 1}{2\varepsilon h}.$$

$x_1^*$  es ecológicamente factible cuando  $k_1 > \frac{1}{\varepsilon h}$ , y  $f(x_1^*) = \frac{\rho_1 (\varepsilon h k_1 + 1)^2}{4\varepsilon^2 h k_1}$ . La discusión anterior se ilustra en la Figura 2.25.

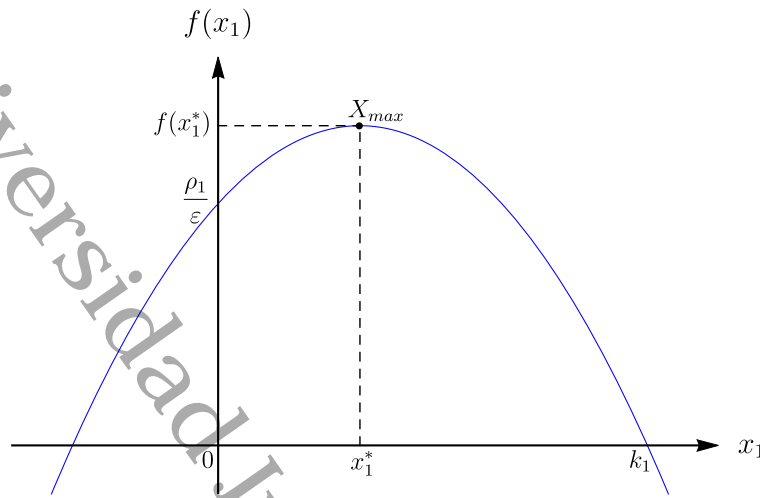


Figura 2.25: Cero-isoclina de huéspedes.

El sistema dinámico (2.70) exhibirá fenómenos interesantes cerca del punto  $X_{max} = (x_1^*, f(x_1^*))$ , como la aparición de múltiples puntos de equilibrio de coexistencia (CEP), y la aparición de ciclos límite cerca de los CEPs que presentan pérdidas de su estabilidad. Estos escenarios dinámicos serán discutidos más adelante en detalle.

### 2.5.4. Equilibrios de coexistencia

Los puntos de equilibrio triviales de (2.70) son: la extinción de ambas poblaciones, el huésped en ausencia del parasitoide generalista y el parasitoide generalista en ausencia del huésped, que identificamos con los puntos  $(0, 0)$ ,  $(k_1, 0)$ ,  $(0, k_2)$  respectivamente.

Los equilibrios de coexistencia ecológicamente viables corresponden a las soluciones positivas del siguiente sistema algebraico de ecuaciones

$$\begin{aligned} \rho_1 \left( 1 - \frac{x_1}{k_1} \right) - \frac{\epsilon x_2}{\epsilon h x_1 + 1} &= 0, \\ \gamma \frac{\epsilon x_1}{\epsilon h x_1 + 1} + \rho_2 \left( 1 - \frac{x_2}{k_2} \right) &= 0. \end{aligned} \tag{2.72}$$

Esto implica que las densidades  $x_1$  y  $x_2$  están determinadas por las raíces positivas de las siguientes dos ecuaciones cúbicas

$$x_1^3 + \left( \frac{2}{\epsilon h} - k_1 \right) x_1^2 + \left( \frac{1}{\epsilon^2 h^2} + \frac{(k_1 k_2)(\gamma + h \rho_2)}{h^2 \rho_1 \rho_2} - \frac{2k_1}{\epsilon h} \right) x_1 + \frac{k_1(\epsilon k_2 - \rho_1)}{\epsilon^2 h^2 \rho_1} = 0, \quad \circ \tag{2.73}$$

$$x_2^3 - \frac{2k_2}{h\rho_2}(\gamma + h\rho_2)x_2^2 + \frac{k_2}{\varepsilon^2 h^2 k_1 \rho_2^2}(\gamma\rho_1\rho_2 + k_2\varepsilon(\gamma + h\rho_2)^2)x_2 - \frac{\gamma\rho_1 k_2^2}{\varepsilon^2 h^2 k_1 \rho_2^2}(k_1\varepsilon(\gamma + h\rho_2) + \rho_2) = 0. \tag{2.74}$$

Según la regla de signos de Descartes, la ecuación (2.73) presenta condiciones en sus coeficientes que nos permiten determinar tres soluciones positivas para  $x_1$ . La ecuación (2.74) tiene máximo cambio de signos, lo que implica que podemos tener tres soluciones positivas para  $x_2$ .

Obtener raíces positivas de (2.73) y (2.74) es una tarea muy compleja desde el punto de vista algebraico. Sin embargo, es posible obtener soluciones positivas simples si restringimos nuestro problema a las condiciones de singularidad de las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov-Takens.

Las restricciones algebraicas anteriores, garantizan la existencia de al menos un equilibrio de coexistencia donde aparece un ciclo límite.

**Teorema 2.5.1** *El sistema de ecuaciones diferenciales (2.70) tiene al menos un punto de equilibrio de coexistencia donde ocurre una bifurcación de Hopf.*

**Demostración.** Para determinar un equilibrio de coexistencia donde ocurre una bifurcación de Hopf seguimos la estrategia de usar las condiciones de singularidad de la bifurcación Bogdanov-Takens, ya que en esta bifurcación de codimensión dos está contenida la bifurcación de Hopf que es de codimensión uno. Una vez encontradas las restricciones paramétricas producto de resolver el sistema extendido de Bogdanov-Takens, buscamos las condiciones de bifurcación de Hopf cuando variamos ligeramente el determinante de la aproximación lineal en la dirección del semieje positivo del determinante en el plano traza-determinante.

En primer lugar, calculamos la matriz Jacobiana de (2.70), que viene dada por

$$J(x_1, x_2) = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon x_2}{(\varepsilon h x_1 + 1)^2} - \frac{2\rho_1 x_1}{k_1} + \rho_1 & -\frac{\varepsilon x_1}{\varepsilon h x_1 + 1} \\ \frac{\gamma \varepsilon x_2}{(\varepsilon h x_1 + 1)^2} & \frac{\gamma \varepsilon x_1}{\varepsilon h x_1 + 1} - \frac{2\rho_2 x_2}{k_2} + \rho_2 \end{pmatrix} \tag{2.75}$$

Posteriormente, en lugar de resolver (2.72) para las densidades  $x_1$  y  $x_2$ , consideramos los parámetros  $\rho_1, \gamma, \rho_2, k_2$  para resolver el siguiente sistema extendido

$$\dot{x}_1 = 0, \quad \dot{x}_2 = 0, \quad \text{tr } J = 0, \quad \det J = 0. \tag{2.76}$$

Entonces, la solución no trivial para (2.76) está dada por

$$\begin{aligned}\rho_1 &= \frac{\varepsilon k_1 x_2}{(k_1 - x_1)(\varepsilon h x_1 + 1)}, \\ \gamma &= \frac{x_1 x_2 (\varepsilon h k_1 - 2\varepsilon h x_1 - 1)^2}{(k_1 - x_1)^2 (\varepsilon h x_1 + 1)}, \\ \rho_{20} &= \frac{\varepsilon x_1 x_2 ((\varepsilon h k_1 - 2\varepsilon h x_1 - 1)(-\varepsilon h k_1 x_1 + 2\varepsilon h x_1^2 + k_1))}{(k_1 - x_1)^2 (\varepsilon h x_1 + 1)^2}, \\ k_{20} &= \frac{x_2 (-\varepsilon h k_1 x_1 + 2\varepsilon h x_1^2 + k_1)}{k_1 - x_1}.\end{aligned}\tag{2.77}$$

donde  $\mu_0 = (\rho_{20}, k_{20})$  es la solución correspondiente a los valores críticos de la bifurcación Bogdanov-Takens y  $\rho_{20}$  es el valor crítico de la bifurcación de Hopf.

Ecológicamente, para valores de equilibrio, a lo sumo puede ocurrir que la población de huéspedes alcance su capacidad de carga, pero bajo el supuesto de que no hay interacción con la población del parasitoides. Por otro lado, para equilibrios de coexistencia siempre se cumple que  $k_1 > x_1$  y, por tanto, la expresión que obtuvimos para  $\rho_1$  es estrictamente positiva y, en consecuencia, consistente con los supuestos iniciales sobre todos los parámetros.

Además, de (2.77) observamos que  $\gamma > 0$ ,  $\rho_{20} > 0$  y  $k_{20} > 0$  cuando

$$-\varepsilon h k_1 + 2\varepsilon h x_1 + 1 < 0 \quad \Leftrightarrow \quad x_1 < x_1^* \text{ y } k_1 > x_1.\tag{2.78}$$

Esto significa que la aparición de órbitas periódicas se produce alrededor de aquellos equilibrios de coexistencia situados por debajo del valor máximo de la cero-isoclima de huéspedes y en la región creciente. Por lo tanto, para determinar un equilibrio de coexistencia para valores suficientemente cercanos al valor de bifurcación  $\mu_0$ , fijamos  $x_1$  tal que  $x_1 < x_1^*$  a través de la siguiente restricción

$$x_1 = \frac{\varepsilon h k_1 - k_3 - 1}{2\varepsilon h},\tag{2.79}$$

donde  $k_3$  es un parámetro estrictamente positivo que controla el tamaño de la densidad  $x_1$  para garantizar que  $x_1 < x_1^*$ . Finalmente, para asegurar que (2.79) sea una cantidad positiva, usamos los siguientes cambios

$$k_1 = \frac{k_3 + k_5 + 1}{\varepsilon h}, \quad k_3 = \frac{k_5 + 2}{k_5},\tag{2.80}$$

donde  $k_5$  es un parámetro estrictamente positivo que ocupa el mismo rol que  $k_3$ . Por tanto, considerando (2.80) tenemos que la coordenada  $x_1$  de un equilibrio de coexistencia está dada por

$$x_{10} = \frac{k_5}{2\varepsilon h}. \tag{2.81}$$

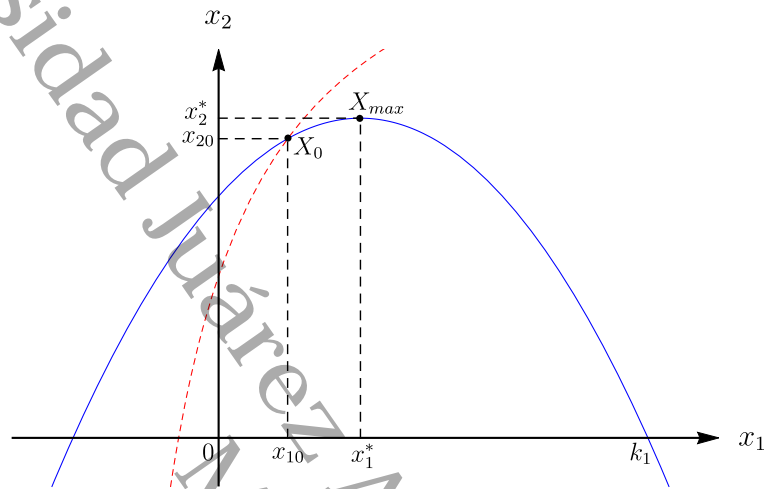


Figura 2.26: Un equilibrio de coexistencia con restricción geométrica  $x_{10} < x_1^*$ .

Desde un punto de vista geométrico, resumimos en la Figura 2.26 la idea principal para el análisis cualitativo del sistema (2.70), es decir, mostramos un equilibrio de coexistencia  $X_0$  que cumple con la restricción de estar situado por debajo del punto máximo  $X_{max}$  de la cero-isoclina  $\dot{x}_1 = 0$ . Tenga en cuenta que, si queremos determinar las coordenadas de  $X_0$  encontrando soluciones positivas para (2.73) y (2.74), solo se deben cumplir ciertas restricciones en los coeficientes de (2.73) según la regla de los signos de Descartes. Por lo tanto, es natural que solo la coordenada  $x_1$  esté restringida para valores lo suficientemente cercanos al valor de bifurcación  $\mu_0$ .

Ahora, determinamos la coordenada  $x_2$  de  $X_0$  para  $\mu \neq \mu_0$  resolviendo (2.72) para  $\rho_1$  y  $x_2$ , pero considerando los cambios (2.80) y (2.81) en  $k_1$  y  $x_1$ , respectivamente. Entonces, obtenemos la solución

$$\rho_1 = \frac{4\varepsilon k_2 ((k_5 + 2) k_5 + 2) (h (k_5 + 2) \rho_2 + \gamma k_5)}{h \rho_2 (k_5 + 2)^4}, \quad x_{20} = k_2 + \frac{\gamma k_5 k_2}{h (k_5 + 2) \rho_2}. \tag{2.82}$$

Con los resultados anteriores determinamos al menos un equilibrio de coexistencia en el que es posible estudiar las bifurcaciones no degeneradas de Hopf y Bogdanov-Takens. Sin embargo, podemos describir la bifurcación de equilibrios de coexistencia cuando el potencial biótico  $\rho_2$  está alrededor del

siguiente valor crítico

$$\rho_{2c} = \frac{\gamma(6 - k_5)k_5}{h(k_5 + 2)^2}, \quad k_5 < 6. \tag{2.83}$$

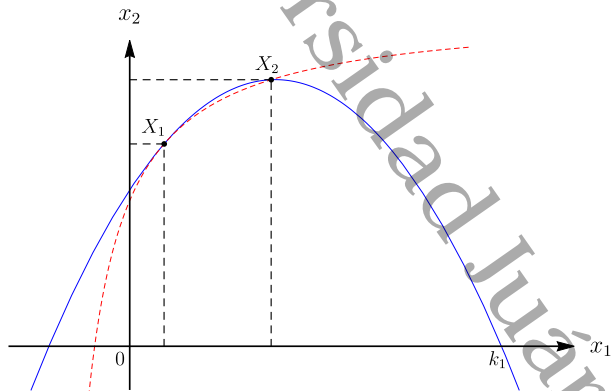


Figura 2.27: Equilibrios para  $\rho_2 = \rho_{2c}$ .

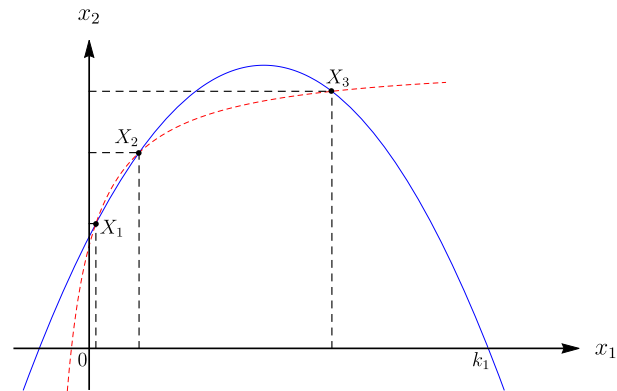


Figura 2.28: Equilibrios para  $\rho_2 > \rho_{2c}$ .

De esta forma, si  $\rho_2 < \rho_{2c}$ , entonces el equilibrio de coexistencia  $X_0$  es el único que posee el sistema (2.70). Por otro lado, si  $\rho_2 = \rho_{2c}$ , entonces (2.70) tiene dos equilibrios de coexistencia (ver Figura 2.23), y finalmente, si  $\rho_2 > \rho_{2c}$ , entonces (2.70) tiene tres equilibrios de coexistencia (ver Figura 2.24).  $\square$

Este último análisis de la bifurcación de los equilibrios de coexistencia revela una gran riqueza dinámica en el sistema de ecuaciones diferenciales (2.70), y en el siguiente apartado planteamos una breve discusión sobre aquellos que consideramos más relevantes.

### 2.5.5. Discusión sobre los hallazgos en el modelo huésped-parasitoide

Desde el punto de vista del modelado matemático, el sistema huésped-parasitoide generalista (2.70) al igual que el sistema tipo Bazykin (2.40), es una modificación del modelo de Rosenzweig-MacArthur, y en este último, la bifurcación de Hopf ocurre exactamente en el máximo de la cero-isoclina de la población de huéspedes [Has13; Kuz04]. Estos modelos tienen en común que la geometría de la cero-isoclina del huésped, determinada por la respuesta funcional de Holling tipo II, es parabólica; mientras que difieren en la ecuación diferencial que rige el crecimiento de la población del parasitoide solo en un término de autointeracción para la población de parasitoides. En el modelo de Rosenzweig-MacArthur los parasitoides se extinguen en ausencia de huéspedes, ya que estos son su única fuente de alimento. En cambio, con el sistema huésped-parasitoide generalista, los parasitoides sobreviven incluso en ausencia de huéspedes, puesto que los parasitoides poseen una fuente alternativa de alimento. Es así que, al cambiar de un parasitoide especialista a uno generalista en el modelo Rosenzweig-MacArthur,

se induce una restricción geométrica que caracteriza a los equilibrios de coexistencia donde pueden ocurrir las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov–Takens, quedando estos localizados por debajo del punto máximo de la cero–isoclina de la población de huéspedes.

El análisis dinámico discutido en el trabajo publicado [CC22c] tiene dos temas relevantes desde el punto de vista ecológico. Por un lado, el control biológico de los huéspedes puede ocurrir mediante la aparición de un ciclo límite inestable que cierra una región al interior del primer cuadrante donde todas las órbitas tienden al equilibrio en el semieje invariante  $x_2 > 0$ , es decir, un control en el que los huéspedes se extinguen y la población de parasitoides se estabiliza en torno al valor medio de su fuente alternativa de alimento, (Sección 4.1 de [CC22c]: *Biological control through an unstable limit cycle*). Por otro lado, el control biológico también se puede lograr a través de una dinámica lenta a través de una bifurcación de Hopf generalizada cuando  $\rho_2 = \rho_{2c}$ . En este caso, hay colapsos y resurgimientos en ambas poblaciones, con períodos cortos en los colapsos y largos en los resurgimientos.

Ecológicamente, los parasitoides generalistas son de fundamental importancia en la estabilidad del sistema huésped–parasitoide, ya que tienen una gran capacidad de supervivencia debido a la no predilección de algún tipo de huésped (ver [KE03]); hecho que ha sido verificado experimentalmente por [NUM99]. Los parasitoides generalistas al no tener preferencia por algún alimento pueden ser ineficientes como control biológico, ya que enfocan sus esfuerzos en atacar individuos de diferentes poblaciones. Sin embargo, teóricamente encontramos que existen condiciones bajo las cuales el parasitoide generalista conduce a la extinción del huésped, independientemente de la fuente alternativa de alimento disponible, que es el escenario donde el control biológico lo induce un ciclo límite inestable y la naturaleza inestable del punto de extinción.

## 2.6. Otros modelos con la misma restricción geométrica

En este apartado presentamos dos modelos depredador–presa que exhiben una restricción geométrica sobre su cero–isoclina de presas, pero que a diferencia de los modelos de Bazykin (2.40) y huésped–parasitoide generalista (2.70), la geometría ya no es parabólica.

### 2.6.1. Modelo con respuesta funcional Crowley–Martin

La respuesta tipo Crowley–Martin (ver [SG01]) considera que el depredador tiene un límite en el que alcanza la saciedad y que además existe interferencia entre miembros de la población depredadora. El sistema depredador–presa tipo Gause que resulta de considerar esta respuesta funcional en el modelo

Rosenzweig–MacArthur es

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \rho x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1}\right) - \frac{ax_1x_2}{(1 + bx_1)(1 + cx_2)} \\ \dot{x}_2 &= \frac{\gamma x_1x_2}{(1 + bx_1)(1 + cx_2)} - dx_2, \end{aligned} \tag{2.84}$$

donde  $x_1$  y  $x_2$  son las densidades de presas y depredadores, respectivamente. Aquí  $\rho$  y  $k$  representan el potencial biótico y la capacidad de carga de la población de presas,  $a$  y  $b$  miden los efectos de la tasa de captura y el tiempo de manejo sobre la tasa de consumo,  $c$  es la tasa de interferencia entre depredadores, y  $\gamma$  es la tasa de efectividad de conversión de biomasa de presas en biomasa de depredadores.

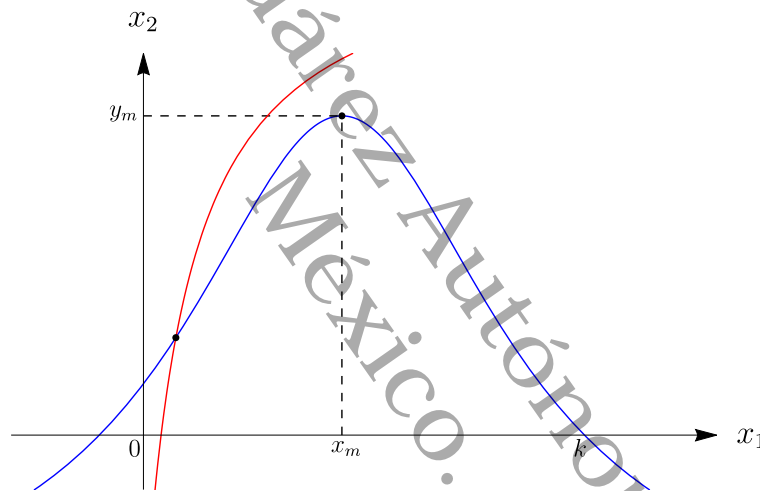


Figura 2.29: Un equilibrio de coexistencia con restricción geométrica  $x_{10} < x_m$ .

Desde el punto de vista de la modelación matemática, la razón por la cual este modelo está conectado con los modelos de Bazykin (2.40) y huésped–parasitoide generalista (2.70) es sencilla, pues solo basta observar que cuando la tasa de interferencia es cero se recupera la respuesta funcional Holling tipo II. Además, también puede admitir tres equilibrios de coexistencia (ver Figura 2.30), algo que hasta el momento parece una simple coincidencia por el tipo de geometría que está en el caso límite de interferencia nula. Entonces, es natural pensar que, la restricción geométrica que caracteriza a los equilibrios de coexistencia en este modelo, están acotados por el crítico de la cero–isoclina de presas. En este caso, tal como se observa en la Figura 2.29, el crítico es un máximo.

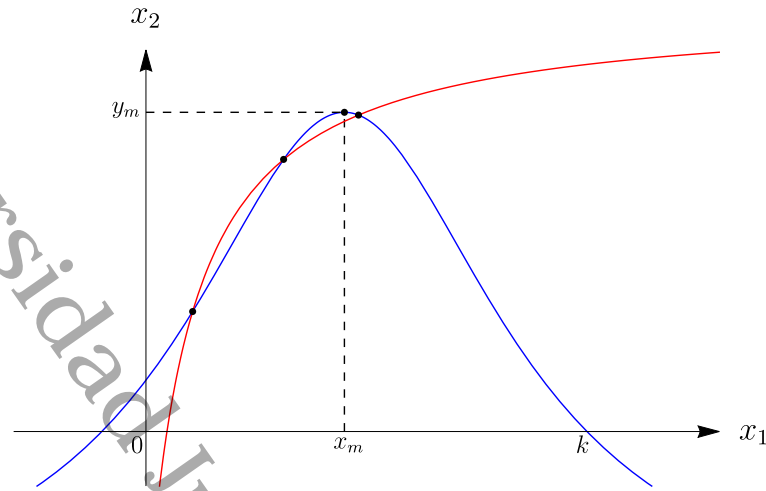


Figura 2.30: Tres equilibrios de coexistencia.

Por último, cabe destacar que la dinámica local del modelo depredador–presa (2.84) ha sido muy revisada, por ejemplo, en [PG12] los autores Kathy Erika Peralta y Gamaliel Blé realizan un análisis exploratorio de los equilibrios no triviales. De igual forma, existe una gran variedad de publicaciones que abordan el análisis cualitativo de la dinámica local y global a modificaciones de sistemas depredador–presa con este tipo de respuesta funcional, así como también el análisis de modelos espacio–temporales con términos de reacción y difusión (ver [Don+15; CWY18; Tiw+19; Tri+20; Hos+21; LX22]).

### 2.6.2. Modelo depredador–presa con cosecha de esfuerzo constante

Existe una respuesta funcional no monótona que ha sido ampliamente usada en la modelación de sistemas ecológicos y es la Holling tipo IV. En este caso, los autores Lifang Cheng y Litao Zhang estudian las bifurcaciones de Hopf, Bautin, Bogdanov–Takens, y cúspide en un sistema depredador–presa que considera una cosecha de esfuerzo constante en un esquema Leslie–Gower (ver [CZ21]). El sistema de ecuaciones diferenciales no lineales es el siguiente

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r_1x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{mxy}{b + x^2} - c_1x \\ \dot{y} &= r_2y \left(1 - \frac{y}{sx}\right) - c_2y, \end{aligned} \tag{2.85}$$

donde  $x$  y  $y$  representan las densidades de presas y depredadores, respectivamente. La tasa  $K$  es la capacidad de carga medio ambiental de la presa,  $m$  denota la tasa máxima de depredación,  $b$  es la bien

conocida constante de saturación media,  $s$  es una medida de la calidad del alimento que proporciona la presa para que el depredador lo traduzca en el nacimiento de un nuevo individuo de su población. Las tasas  $r_1$  y  $r_2$  representan el crecimiento de la presa y el depredador, respectivamente. Las tasas  $c_1$  y  $c_2$  miden los esfuerzos de recolección.

Después de un cambio de escala propuesto por los autores, el sistema orbitalmente equivalente que obtienen es

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(1-x) - \frac{xy}{a+x^2} - h_1x \\ \dot{y} &= y\left(\delta - \beta\frac{y}{x}\right) - h_2y,\end{aligned}\tag{2.86}$$

donde  $a$ ,  $\delta$ ,  $\beta$ ,  $h_1$  y  $h_2$  son parámetros positivos. Aquí los parámetros  $h_1$  y  $h_2$  son los llamados esfuerzos de cosecha reescalados. Si además, en los parámetros  $a$  y  $h_1$  aplicamos los siguientes cambios

$$a = \frac{9}{4(h_{10} + 3)^2}, \quad h_1 = \frac{h_{10}}{h_{10} + 3},$$

donde  $h_{10}$  es un parámetro positivo que controla el tamaño de  $h_1$ , tenemos que al resolver el sistema extendido

$$\dot{x} = 0, \quad \dot{y} = 0, \quad \text{tr } J = 0, \quad \det J > 0,\tag{2.87}$$

para las variables  $y$ ,  $\delta$  y  $\beta$ , encontramos que la densidad de presas  $x$  satisface que

$$\frac{1}{2(h_{10} + 3)} < x < \frac{3}{2(h_{10} + 3)}.$$

y se puede probar sin tanto esfuerzo que, los extremos del intervalo donde vive  $x$ , resultan ser los valores críticos de la cero-isoclina de presas del sistema (2.86), tal como se ve en la Figura 2.31 a continuación

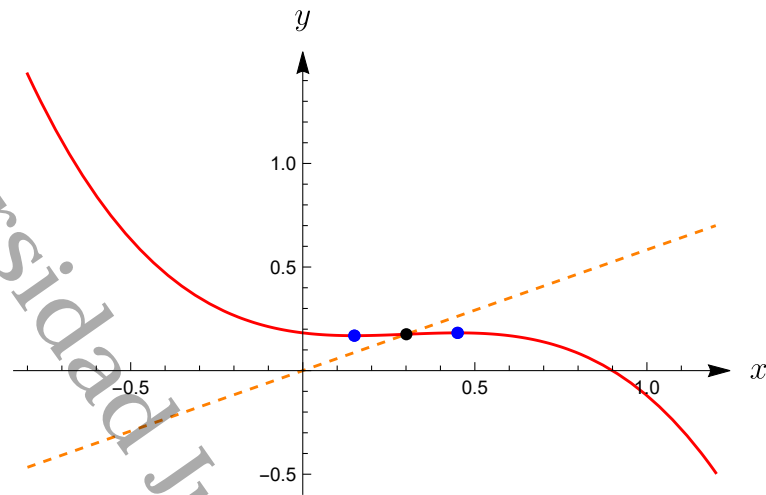


Figura 2.31: Equilibrio de coexistencia donde ocurre bifurcación de Hopf.

Esto significa que la bifurcación de Hopf queda acotada entre el punto máximo y el punto mínimo de la cero-isoclina de presas, pero también la bifurcación Bogdanov–Takens corre con la misma suerte y es algo que no es complicado de probar. En este sentido, un primer bosquejo de demostración para un modelo en particular en el que esto aparezca, es elegir alguno de los críticos y suponer que es equilibrio de coexistencia resolviendo el sistema para parámetros. Verificamos si se satisfacen las condiciones de singularidad de la bifurcación de Hopf y encontraremos que no se cumplen. Lo mismo si desplazamos las coordenadas de alguno de los críticos, por ejemplo, si elegimos el máximo, cuando estamos por debajo del mismo solo que en la región decreciente. De igual manera, si elegimos el mínimo, desplazamos las coordenadas del mínimo para estar antes del mismo y ahí encontraremos que no se satisfacen las condiciones de singularidad de la bifurcación de Hopf.

Observamos la aparición recurrente de una restricción en la población de presas que caracteriza a los equilibrios de coexistencia donde pueden ocurrir las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov–Takens, manifestándose en modelos que no están necesariamente conectados desde el punto de vista de la modelación matemática. Lo que sí es evidente es que poseen una característica en común, y es que en los cuatro sistemas depredador–presa el número de equilibrios de coexistencia que admiten es tres. Esta reflexión nos motiva a plantear la siguiente conjetura:

**Conjetura 2.6.1** *Si un sistema depredador–presa admite exactamente tres equilibrios al interior del primer cuadrante de  $\mathbb{R}^2$ , entonces los equilibrios no triviales donde ocurren las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov–Takens satisfacen que su coordenada de presas queda acotada entre los valores críticos de su cero-isoclina.*

# Capítulo 3

## Dos presas en competencia y un depredador

En este capítulo abordamos el análisis de la bifurcación de Hopf del sistema de dos presas en competencia y un depredador. Primero hacemos una revisión del criterio de suma bialterna y el de Liu para establecer el teorema de la bifurcación simple de Hopf que usamos para presentar este análisis en el modelo bajo estudio. Finalmente, establecemos los resultados principales con sus respectivas pruebas, así como también simulaciones numéricas que ejemplifican nuestros hallazgos teóricos. Para mayores detalles, lo expuesto aquí sobre criterios tipo determinante para bifurcación simple de Hopf se puede consultar en los trabajos [MD95; GS99].

### 3.1. Suma bialterna y bifurcación simple de Hopf

Dado un sistema de ecuaciones diferenciales lineales, el sistema es asintóticamente estable si y solo si todas las raíces de la ecuación característica tienen partes reales negativas. En este sentido, el criterio de estabilidad de Routh–Hurwitz es bien conocido [Gan59]. Dado un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales que depende de al menos un parámetro, el sistema exhibe una bifurcación simple de Hopf cuando un par de raíces complejas conjugadas de la ecuación característica atraviesan el eje imaginario, mientras que las otras raíces tienen parte real negativa. Liu [Liu94] mostró un criterio de bifurcación simple de Hopf basado en el criterio de Routh–Hurwitz. Fuller [Ful68] dio un criterio alternativo para la estabilidad. El criterio de Fuller tiene una ventaja sobre el criterio de Routh–Hurwitz en el sentido de que, mientras que los determinantes de Hurwitz involucrados en este último tienen elementos que son en sí mismos sumas de determinantes, los elementos de los determinantes involucrados en el primero son más simples. En este apartado se mostrará un criterio para la bifurcación de Hopf simple basado en el criterio de Fuller, para luego ser aplicado a nuestro sistema de dos presas en competencia y un depredador.

20

35

### 3.1.1. Criterios de Routh–Hurwitz y Fuller

Considere un sistema

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j, \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (3.1)$$

donde  $a_{ij}$  son coeficientes constantes reales. En notación matricial, el sistema anterior es

$$\frac{dx}{dt} = Ax. \quad (3.2)$$

Para que este sistema sea asintóticamente estable, es necesario y suficiente que todos los valores propios de la ecuación característica de  $A$ , esto es,

$$|\lambda I_n - A| = 0 \quad (3.3)$$

tengan parte real negativa. Ahora denotemos (3.3) como la siguiente ecuación polinomial

$$p_n \lambda^n + p_{n-1} \lambda^{n-1} + \dots + p_0 = 0, \quad p_n > 0 \quad (3.4)$$

Routh [Rou77] dio el siguiente criterio de estabilidad:

**Teorema 3.1.1 (Routh 1877)** *Considere la ecuación (3.4). Sea*

$$q_m \mu^m + q_{m-1} \mu^{m-1} + \dots + q_0 = 0 \quad (3.5)$$

la ecuación de sumas de pares de raíces de la Ec. (3.4), esto es, deja que las raíces de la Ec. (3.5) sean  $n(n-1)/2 (= m)$  valores

$$\mu = \lambda_i + \lambda_j, \quad (i = 2, 3, \dots, n; j = 1, 2, \dots, i-1) \quad (3.6)$$

donde  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  son las raíces de la Ec. (3.4). Sea  $q_m > 0$ , entonces, para que todas las raíces de la Ec. (3.4) tengan parte real negativa es necesario y suficiente que  $p_0, p_1, \dots, p_{n-1} > 0$  y  $q_0, q_1, \dots, q_{m-1} > 0$ .

Las condiciones involucradas en el teorema anterior tienen un par de desventajas importantes. Primero, no todas son independientes, siendo  $n(n+1)/2$  el número de condiciones, cuando solo  $n$  son las necesarias. En segundo lugar, es complicado realizar estos cálculos en el caso general. El teorema 3.1.1 se mejora con el criterio de Routh-Hurwitz, ya que este último solo requiere de  $n$  condiciones.

**Teorema 3.1.2 (Gantmacher 1959)** *Todas las raíces de la Ec. (3.4) tienen parte real negativa si y solo si*

$$H_1, H_2, \dots, H_n > 0, \tag{3.7}$$

donde  $H_i$  son los determinantes de Hurwitz:

$$\begin{aligned}
 H_1 &= p_{n-1}, \\
 H_2 &= \begin{vmatrix} p_{n-1} & p_{n-3} \\ p_n & p_{n-2} \end{vmatrix}, \\
 H_3 &= \begin{vmatrix} p_{n-1} & p_{n-3} & p_{n-5} \\ p_n & p_{n-2} & p_{n-4} \\ 0 & p_{n-1} & p_{n-3} \end{vmatrix}, \\
 H_n &= \begin{vmatrix} p_{n-1} & p_{n-3} & p_{n-5} & \dots & 0 \\ p_n & p_{n-2} & p_{n-4} & \dots & 0 \\ 0 & p_{n-1} & p_{n-3} & \dots & 0 \\ 0 & p_n & p_{n-2} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & p_0 \end{vmatrix}.
 \end{aligned} \tag{3.8}$$

Sin embargo, como señaló Fuller (1968), los determinantes de la matriz Hurwitz tienen elementos que son en sí mismos sumas de determinantes, y para  $n > 2$ ,  $H_i$  se vuelve extremadamente complicado.

Luego, Fuller planteó la pregunta de si se pueden obtener criterios alternativos de estabilidad usando determinantes en los que los elementos de esos determinantes sean funciones más simples de  $a_{ij}$  de la matriz  $A$ , y presentó dicho criterio basado en el teorema 3.1.1. En lo que sigue, el criterio de estabilidad se establecerá de acuerdo con el trabajo de Fuller.

Comenzamos introduciendo el producto bialterno de matrices estudiado por Stéphanos (1900) [Sté00], y consideramos una matriz cuya ecuación característica es la ecuación (3.5).

**Definición 3.1.1 (Stéphanos 1900)** *Sea  $A$  una matriz  $n$ -dimensional  $(a_{ij})$  y sea  $B$  una matriz  $n$ -dimensional  $(b_{ij})$ . Sea  $F$  una matriz  $m = n(n-1)/2$ -dimensional  $(f_{pq,rs})$  cuyas filas están etiquetadas por los índices  $pq$  ( $p = 2, 3, \dots, n; q = 1, 2, \dots, p-1$ ), cuyas columnas están etiquetadas por*

43

los índices  $rs$  ( $r = 2, 3, \dots, n; s = 1, 2, \dots, r - 1$ ), y cuyos elementos son

$$f_{pq,rs} = \frac{1}{2} \left[ \begin{array}{cc|cc} a_{pr} & a_{ps} & b_{pr} & b_{ps} \\ b_{qr} & b_{qs} & a_{qr} & a_{qs} \end{array} \right]. \quad (3.9)$$

Entonces,  $F$  es el producto bialterno de las matrices  $A$  y  $B$ , y se escribe como  $A \odot B$ .

**Teorema 3.1.3 (Stéphanos 1900)** Las raíces características de la matriz

$$G = 2A \odot I_n, \quad (3.10)$$

donde  $A$  es una matriz  $n$ -dimensional ( $a_{ij}$ ) y  $I_n$  es la matriz identidad de dimensión  $n \times n$ , son los  $n(n-1)/2$  valores

$$\lambda_i + \lambda_j, \quad (i = 2, 3, \dots, n; j = 1, 2, \dots, i - 1), \quad (3.11)$$

donde  $\lambda_i$  son los valores propios de  $A$ .

Los elementos de matriz de  $G$  están dados por

$$g_{pq,rs} = \begin{array}{cc|cc} a_{pr} & a_{ps} & \delta_{pr} & \delta_{ps} \\ \delta_{qr} & \delta_{qs} & a_{qr} & a_{qs} \end{array} \quad (3.12)$$

donde  $\delta_{ij}$  es la delta de Kronecker,  $\delta_{ij} = 0$  para  $i \neq j$ , y  $\delta_{ij} = 1$  para  $i = j$ . Aquí  $p > q$  y  $r > s$ , de esta forma, la Ec. (3.12) se expresa mediante la siguiente función a trozos

$$g_{pq,rs} = \begin{cases} -a_{ps} & \text{si } r = q \\ a_{pr} & \text{si } r \neq p \text{ y } s = q \\ a_{pp} + a_{qq} & \text{si } r = p \text{ y } s = q \\ a_{qs} & \text{si } r = p \text{ y } s \neq q \\ -a_{qr} & \text{si } s = p \\ 0 & \text{en otro caso} \end{cases} \quad (3.13)$$

El producto bialterno de matrices (3.10) es conocido como la suma bialterna de la matriz  $A$  y para calcularla podemos usar la implementación del Repositorio de Funciones Wolfram que lleva por nombre BialternateSum [CC22b]. En el Apéndice A se encuentran dos implementaciones Wolfram Mathematica para calcular las matrices Hurwitz y de suma bialterna.

**Teorema 3.1.4 (Fuller 1968)** Sea  $A = (a_{ij})$  una matriz cuadrada de dimensión  $n > 1$ . Sea  $G = (g_{ij})$  una matriz cuadrada de dimensión  $m = n(n-1)/2$  definida por la Ec. (3.10), con elementos dados por la Ec. (3.12), o equivalentemente por la Ec. (3.13). Entonces, para que las raíces características de  $A$  tengan todas sus partes reales negativas, es necesario y suficiente que en el polinomio característico de  $A$ , esto es,

$$|\lambda I_n - A| \quad (3.14)$$

y en el polinomio característico de  $G$ , esto es

$$|\mu I_m - G|, \quad (3.15)$$

los coeficientes de  $\lambda^i$  ( $i = 0, 1, \dots, n-1$ ) y  $\mu^i$  ( $i = 0, 1, \dots, m-1$ ) deben ser todos positivos.

El criterio de Fuller se puede considerar como una solución alternativa a la segunda desventaja del Teorema 3.1.1. Jury (1982) [ver JP75, pág. 109] menciona que es recomendable, para efectos computacionales, utilizar el criterio de Fuller aunque pueda existir alguna redundancia en las condiciones.

Con respecto a la primera desventaja del Teorema 3.1.1, Araposthathis y Jury (1979) [AJ79] demostraron que las condiciones del Teorema 3.1.1 se pueden reducir a  $1 + n(n-1)/2$  condiciones.

**Teorema 3.1.5 (Araposthathis y Jury 1979)** Considere las ecuaciones (3.4), (3.5) y (3.6). Entonces, para que las raíces de la Ec. (3.4) tengan sus partes reales negativas, es necesario y suficiente que  $p_0 > 0$  y  $q_0, q_1, \dots, q_{m-1} > 0$ .

**Observación 3.1.1 (Jury 1982)** El problema de obtener el número mínimo de condiciones en función de  $n$  sigue siendo un problema abierto.

### 3.1.2. Criterio de Liu para la bifurcación simple de Hopf

Siguiendo los trabajos de Guckenheimer y Holmes (1983) [GH13] y Liu (1994) [Liu94], podemos establecer las condiciones de la bifurcación de Hopf simple y el criterio de Liu.

Considere el sistema

$$\frac{dx}{dt} = f_\mu(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad \mu \in \mathbb{R}^1, \quad (3.16)$$

con un punto de equilibrio  $(x^*, \mu^*)$ , y  $f \in C^\infty$ . Asuma que

- (i) La aproximación lineal  $D_x f_{\mu^*}(x^*)$  tiene un par simple de valores propios imaginarios puros, y todos los otros valores propios tienen parte real negativa.

Entonces, existe una curva suave de equilibrios  $(x(\mu), \mu)$  con  $x(\mu^*) = x^*$ . Los valores propios complejos conjugados  $\lambda(\mu), \bar{\lambda}(\mu)$  de  $J(\mu) = D_x f_{\mu^*}(x^*)$  son imaginarios puros en  $\mu = \mu^*$ , con  $\mu$  variando suavemente. Aún más, si

$$(ii) \frac{d}{d\mu} (\operatorname{Re} \lambda(\mu^*)) \neq 0$$

entonces existe una bifurcación simple de Hopf. El término “simple” se utiliza para distinguir esta bifurcación de Hopf de las bifurcaciones de Hopf con otros valores propios con partes reales distintas de cero.

Denotamos la ecuación característica de la matriz Jacobiana  $J(\mu)$  como el siguiente polinomio univariado en  $\lambda$  con coeficientes dependiendo de  $\mu$ :

$$|\lambda I_n - J(\mu)| = 0, \quad (3.17)$$

$$p(\lambda; \mu) = p_n(\mu)\lambda^n + p_{n-1}(\mu)\lambda^{n-1} + \dots + p_0(\mu) = 0, \quad p_n(\mu) > 0. \quad (3.18)$$

**Teorema 3.1.6 (Liu 1994)** *Asumiendo que existe una curva suave de equilibrios  $(x(\mu), \mu)$  con  $x(\mu^*) = x^*$  para el sistema (3.16). Las condiciones (i) e (ii) para una bifurcación simple de Hopf son equivalentes a las siguientes condiciones sobre los coeficientes del polinomio característico  $p(\lambda; \mu)$*

$$(i^*) \quad p_0(\mu^*) > 0, H_1(\mu^*) > 0, H_2(\mu^*) > 0, \dots, H_{n-2}(\mu^*) > 0, H_{n-1}(\mu^*) = 0,$$

$$(ii^*) \quad \frac{d}{d\mu} (H_{n-1}(\mu^*)) \neq 0,$$

donde  $H_i$  son los subdeterminantes de la matriz Hurwitz.

El criterio de Liénard–Chipard es bien conocido como otro criterio de estabilidad (ver por ejemplo, [Gan59] 1959). Como afirmó Gantmacher [ver Vol. II Gan59, pág. 173], el criterio de Liénard–Chipard tiene una ventaja sobre el criterio de Routh–Hurwitz en el sentido de que el número de desigualdades sobre los determinantes en el primero es aproximadamente la mitad que en el segundo. Desde el punto de vista computacional, Manfredi y Fanti (2004) [MF04] reformularon el criterio de Liu reemplazando las condiciones basado en el criterio de Routh–Hurwitz con las correspondientes condiciones de Liénard–Chipard.

Es importante señalar que este criterio sobre los coeficientes para las bifurcaciones de Hopf con algunos otros valores propios con partes reales distintas de cero se ha establecido para sistemas de dimensión

pequeña, esto es, para  $n$  ( $= 2, 3, 4$ ) (ver Asada y Yoshida (2003) [AY03] para  $n = 4$ ).

### 3.1.3. Criterio de Fuller y la suma bialterna

A continuación se dará un criterio alternativo para analizar la bifurcación simple de Hopf basado en el criterio de Fuller. El siguiente teorema es una consecuencia inmediata del Teorema 3.1.1, y la idea de la prueba se debe a la prueba del Teorema 3.1.1 de Routh (1877) y la prueba del Teorema 3.1.6 de Liu (1994).

**Teorema 3.1.7** Dadas las ecuaciones (3.4), (3.5) y (3.6)  $q_m > 0$ , la Ec. (3.4) tiene un par simple de raíces imaginarias puras, y las otras raíces tienen parte real negativa si y solo si  $p_0, p_1, \dots, p_{n-2} > 0$ ,  $p_{n-1} \geq 0$ ,  $q_0 = 0$ , y  $q_1, q_2, \dots, q_{m-1} > 0$ . Aquí,  $p_{n-1} = 0$  cuando  $n = 2$  y  $p_{n-1} > 0$  cuando  $n \geq 3$ .

**Demostración.** Condición necesaria: Si la ecuación (3.4) tiene un par simple de raíces imaginarias puras, y todas las demás raíces tienen partes reales negativas, entonces el lado izquierdo de la ecuación (3.4) se puede escribir como

$$p(\lambda) = r(\lambda)(\lambda^2 + s_1\lambda + s_0), \quad (3.19)$$

donde  $s_0 > 0$  y  $s_1 = 0$ , y entonces  $s_1^2 - 4s_0 < 0$ ,

$$r(\lambda) = r_{n-2}\lambda^{n-2} + r_{n-3}\lambda^{n-3} + \dots + r_0, \quad r_{n-2} > 0 \quad (3.20)$$

y todas las  $n - 2$  raíces de  $r(\lambda)$  tienen parte real negativa. Entonces, por el teorema 3.1.1, los coeficientes del polinomio  $r(\lambda)$ ,  $r_0, r_1, \dots, r_{n-2}$ , son todos positivos, excepto para  $p_1 = 0$  cuando  $n = 2$ . Por otro lado, el lado izquierdo de la Ec. (3.5) puede ser expresado como

$$q(\zeta) = t(\zeta)(\zeta + u_0), \quad (3.21)$$

donde  $u_0 = 0$ ,

$$t(\zeta) = t_{m-1}\zeta^{m-1} + t_{m-2}\zeta^{m-2} + \dots + t_0, \quad t_{m-1} > 0 \quad (3.22)$$

y todas las  $m - 1$  raíces del polinomio  $t(\zeta)$  tienen partes reales negativas. Mediante el mismo razonamiento, los coeficientes de  $t(\zeta)$ ,  $t_0, t_1, \dots, t_{m-1}$ , son todos positivos. Por lo tanto, tenemos que  $q_0 = 0$ ,  $q_1, q_2, \dots, q_{m-1} > 0$ . Condición de suficiencia: El caso  $n = 2$  es claro. Sea  $n \geq 3$  asumiendo que  $p_0, p_1, \dots, p_{n-1} > 0$ . Entonces  $p(\lambda) > 0$  para  $\lambda \geq 0$ , esto es, la Ec. (3.4) no tiene raíces reales positivas ni raíces cero. Por otro lado, si  $q_0 = 0$  y  $q_1, q_2, \dots, q_{m-1} > 0$ , de la factorización de la Ec.

(3.21), la Ec. (3.5) tiene todas sus raíces reales en el semiplano izquierdo abierto excepto una raíz real cero, pero de la Ec. (3.6), las raíces reales de la Ec. (3.5) incluye el doble de las partes reales de la raíces complejas de la Ec. (3.4). Por lo tanto, la Ec. (3.4) tiene un par simple de raíces imaginarias puras y todas las demás raíces tienen parte reales negativas.  $\square$

Suponiendo que las raíces de la Ec. (3.17) son  $\lambda_1(\mu), \lambda_2(\mu), \dots, \lambda_n(\mu)$ . Luego, está la ecuación

$$q(\zeta; \mu) = q_m(\mu)\zeta^m + q_{m-1}(\mu)\zeta^{m-1} + \dots + q_0 = 0, \quad q_m(\mu) > 0, \quad (3.23)$$

cuyas raíces están dadas por

$$\xi(\mu) = \lambda_i(\mu) + \lambda_j(\mu), \quad (i = 2, 3, \dots, n; j = 1, 2, \dots, i - 1), \quad (3.24)$$

donde cualquier  $q_i$  es una función suave del parámetro  $\mu$  y  $m = n(n - 1)/2$ . Definamos

$$G(\mu) = 2J(\mu) \odot I_n, \quad (3.25)$$

donde  $J(\mu)$  es la matriz Jacobiana del sistema (3.16),  $I_n$  es la matriz identidad de dimensión  $n \times n$ , y  $\odot$  denota el producto bialterno de matrices. Entonces,  $G(\mu)$  es la matriz cuya ecuación característica está dada por la Ec. (3.23).

**Teorema 3.1.8** *Asumiendo que existe una curva suave de equilibrios  $(x(\mu), \mu)$  con  $x(\mu^*) = x^*$  para el sistema (3.16). Las condiciones (i) y (ii) para la bifurcación simple de Hopf, son equivalentes a las siguientes condiciones en el polinomio característico  $P(\lambda; \mu)$  y su polinomio asociado  $q(\zeta; \mu)$ :*

$$(i') \quad p_0(\mu^*), p_1(\mu^*), \dots, p_{n-2}(\mu^*) > 0, p_{n-1}(\mu^*) \geq 0, q_0(\mu^*) = 0 \text{ y } q_1(\mu^*), q_2(\mu^*), \dots, q_{m-1}(\mu^*) > 0. \text{ Aquí } p_{n-1}(\mu^*) = 0 \text{ cuando } n = 2 \text{ y } p_{n-1}(\mu^*) > 0 \text{ cuando } n \geq 3$$

$$(ii') \quad \frac{d}{d\mu}(q_0(\mu^*)) \neq 0.$$

**Demostración.** La equivalencia de las condiciones (i) y (i') se sigue del teorema 3.1.7. Por lo tanto, dado (i), el cual es equivalente a (ii'), en una vecindad suficientemente pequeña de  $\mu^*$ ,  $q(\zeta; \mu)$  puede ser expresado como

$$q(\zeta; \mu) = t(\zeta; \mu)(\zeta + u_0(\mu)) \quad (3.26)$$

donde  $u_0(\mu^*) = 0$ ,

$$t(\zeta; \mu) = t_{m-1}(\mu)\zeta^{m-1} + t_{m-2}(\mu)\zeta^{m-2} + \dots + t_0(\mu), \quad t_{m-1}(\mu) > 0, t_0(\mu) > 0. \quad (3.27)$$

Aquí  $u_0(\mu)$ ,  $t_0(\mu)$  son funciones suaves de  $\mu$ . Sean los valores propios de  $J(\mu)$  que son imaginarios puros en  $\mu = \mu^*$   $\lambda^0(\mu)$  y  $\bar{\lambda}^0(\mu)$ . Entonces, de las Ecs. (3.24) y (3.26)  $\text{Re } \lambda^0(\mu) = (\lambda^0(\mu) + \bar{\lambda}^0(\mu)) / 2 = u_0(\mu) / 2$ . Por lo tanto

$$\begin{aligned} \frac{d}{d\mu} (\text{Re } \lambda^0(\mu^*)) \geq 0 &\Leftrightarrow -\frac{1}{2} \left[ \frac{d}{d\mu} (u_0(\mu^*)) \right] \geq 0 \Leftrightarrow \\ -\frac{1}{2} \left[ \frac{d}{d\mu} (t_0(\mu^*) u_0(\mu^*)) \right] \geq 0 &\Leftrightarrow -\frac{1}{2} \left[ \frac{d}{d\mu} (q_0(\mu^*)) \right] \geq 0 \end{aligned} \quad (3.28)$$

□

Este teorema es una consecuencia inmediata de los teoremas 3.1.2, 3.1.4 y 3.1.6. Adicionalmente, Fuller mencionó la condición necesaria para que la Ec. (3.14) tenga al menos un par de raíces imaginarias puras, las cuales se obtienen cuando  $|G| = 0$ . En el trabajo [GMS97] (Guckenheimer y otros 1997), esta condición es usada para la detección numérica de candidatos de puntos de bifurcación simple de Hopf. Para mayores detalles se puede consultar Kuznetsov (2004) [Kuz04] o también Govaerts (2000) [Gov00].

**Observación 3.1.2** *El teorema 3.1.7 involucra condiciones que son redundantes.*

El siguiente teorema es una consecuencia inmediata del teorema 3.1.5 y la idea de su demostración se debe a la demostración del Teorema 3.1.5 de Araposthathis y Jury (1979) [AJ79].

**Teorema 3.1.9** *Dadas las Ecs. (3.4), (3.5) y (3.6) con  $q_m > 0$ , la Ec. (3.4) tiene un par simple de raíces imaginarias puras, y todas las restantes tienen parte real negativa si y solo si  $p_0 > 0$ ,  $q_0 = 0$ , y  $q_1, q_2, \dots, q_{m-1} > 0$ .*

**Demostración.** La condición necesaria se sigue del Teorema 3.1.7.

Suficiencia: Si  $p_0 > 0$ , la Ec. (3.4) no tiene raíces cero. Entonces se deduce que la Ec. (3.4) puede tener un número par de raíces reales positivas o ninguna raíz real positiva. Sin embargo, si  $q_0 = 0$  y  $q_1, q_2, \dots, q_{m-1} > 0$ , la Ec. (3.5) tiene todas sus raíces reales en el semiplano izquierdo abierto, excepto una raíz real cero. Así, de la Ec. (3.6), las raíces reales de la Ec. (3.4) deben ser negativas. Además, las raíces reales de la Ec. (3.5) incluyen el doble de las partes reales de las raíces complejas de la Ec. (3.4). Por lo tanto, la Ec. (3.4) tiene un par simple de raíces imaginarias puras y todas las demás raíces tienen partes reales negativas. □

Del Teorema 3.1.9,  $(i'')$  en el Teorema 3.1.8 también se puede reemplazar con  $(i''')$  a continuación.

**Teorema 3.1.10** *Asumiendo que existe una curva de equilibrios  $(x(\mu), \mu)$  con  $x(\mu^*) = x^*$  para*

el sistema diferencial (3.16). Las condiciones (i) y (ii) para una bifurcación simple de Hopf son equivalentes a las siguientes condiciones en el polinomio característico  $P(\lambda; \mu)$  y su polinomio asociado  $q(\zeta; \mu)$ :

$$(i''') \quad p_0(\mu^*) > 0, q_0(\mu^*) = 0, q_1(\mu^*), q_2(\mu^*), \dots, q_{m-1}(\mu^*) > 0$$

$$(ii'') \quad \frac{d}{d\mu}(q_0(\mu^*)) \neq 0$$

**Observación 3.1.3** El problema de obtener criterios similares para la bifurcación simple de Hopf sin condiciones redundantes sigue siendo un problema abierto.

### 3.1.4. Criterio de suma bialterna para $n = 2$ y $n = 3$

Si  $n = 2$  la matriz Jacobiana del sistema diferencial (3.16) es

$$J(\mu) = \begin{pmatrix} j_{1,1}(\mu) & j_{1,2}(\mu) \\ j_{2,1}(\mu) & j_{2,2}(\mu) \end{pmatrix} \quad (3.29)$$

y la matriz de suma bialterna definida por la Ec. (3.22) es

$$G(\mu) = [j_{1,1} + j_{2,2}]. \quad (3.30)$$

En este caso, la condición (i''') en el Teorema 3.1.10 es  $p_0(\mu^*) \equiv |J(\cdot)| > 0$  y  $q_0(\mu^*) = -G(\mu) = 0$ . Por lo tanto, las condiciones para una bifurcación simple de Hopf cuando  $n = 2$  son

$$|J(\mu^*)| > 0, \quad -G(\mu^*) = 0. \quad (3.31)$$

y la condición de transversalidad

$$\frac{d}{d\mu}(-G(\mu^*)) \neq 0 \quad (3.32)$$

Si  $n = 3$  la matriz Jacobiana del sistema diferencial (3.16) es

$$J(\mu) = \begin{pmatrix} j_{1,1}(\mu) & j_{1,2}(\mu) & j_{1,3}(\mu) \\ j_{2,1}(\mu) & j_{2,2}(\mu) & j_{2,3}(\mu) \\ j_{3,1}(\mu) & j_{3,2}(\mu) & j_{3,3}(\mu) \end{pmatrix} \quad (3.33)$$

y la matriz de suma bialterna definida por la Ec. (3.22) es

$$G(\mu) = \begin{pmatrix} j_{1,1}(\mu) + j_{2,2}(\mu) & j_{2,3}(\mu) & -j_{1,3}(\mu) \\ j_{3,2}(\mu) & j_{1,1}(\mu) + j_{3,3}(\mu) & j_{1,2}(\mu) \\ -j_{3,1}(\mu) & j_{2,1}(\mu) & j_{2,2}(\mu) + j_{3,3}(\mu) \end{pmatrix}.$$

En este caso, la condición (i''') en el Teorema 3.1.10 es  $p_0(\mu^*) \equiv -|J(\mu^*)| > 0$ ,  $q_0(\mu^*) \equiv -|G(\mu^*)| = 0$ ,  $q_1(\mu^*) = |G(\mu^*)|_1 + |G(\mu^*)|_2 + |G(\mu^*)|_3 > 0$ , y  $q_2(\mu^*) \equiv -\text{tr} G(\mu^*) > 0$ , donde  $|G(\mu^*)|_i$  representa la submatriz de  $|G(\mu^*)|$  después de borrar la  $i$ -ésima fila y la  $i$ -ésima columna. Entonces,  $q_1(\mu^*)$  es redundante, puesto que  $q_1(\mu^*) = (p_2(\mu^*))^2 + p_1(\mu^*)$ . Por lo tanto, las condiciones para una bifurcación simple de Hopf cuando  $n = 3$  son

$$-|J(\mu^*)| > 0, \quad -|G(\mu^*)| = 0, \quad -\text{tr} G(\mu^*) > 0 \quad (3.34)$$

y la condición de transversalidad

$$\frac{d}{d\mu}(-|G(\mu^*)|) \neq 0. \quad (3.35)$$

En los siguientes apartados haremos uso de este último resultado para analizar la bifurcación simple de Hopf en el modelo (1.1).

## 3.2. Análisis del modelo de las tres poblaciones

En la presente sección, iniciamos el estudio de la bifurcación simple de Hopf del modelo ecológico (1.1), el cual consiste de un depredador y dos presas que compiten. Como primer asunto, establecemos un resultado para garantizar la existencia de al menos dos equilibrios de coexistencia. Finalmente, presentamos el análisis de la bifurcación Hopf en cada equilibrio de coexistencia y en el plano invariante  $x = 0$ , discutiendo al final el significado de nuestros hallazgos.

### 3.2.1. Equilibrios triviales ecológicamente viables

El primer equilibrio trivial es el punto de extinción dado por  $(0, 0, 0)$ . Los otros equilibrios, son los puntos  $(k_1, 0, 0)$  y  $(0, k_2, 0)$  ubicados en los semiejes invariantes  $x > 0$  y  $y > 0$ , y aquellos que están en el plano invariante  $z = 0$  dados por  $(x^*, y^*, 0)$ . Existen otros equilibrios que no son tan triviales como los anteriores y que son importantes, los cuales corresponden a la dinámica local de dos sistemas

depredador-presa tipo Bazykin que resultan de considerar ausente a una de las presas, es decir, estos equilibrios son los que están localizados en los planos invariantes  $x = 0$  y  $y = 0$  dados por  $(0, y^*, z^*)$  y  $(x^*, 0, z^*)$ , respectivamente.

Para más detalles sobre los equilibrios triviales del modelo (1.1), N. Ali y S. Chakravarty proporcionan un excelente análisis en [AC15] sobre la estabilidad de cada uno, determinando las condiciones en un espacio de parámetros reescalado adecuado.

### 3.2.2. Equilibrios de Coexistencia

Los equilibrios de coexistencia del sistema (1.1) están caracterizados por el siguiente Lema:

**Lema 3.2.1** *Empezando desde el supuesto de que todos los parámetros del sistema (1.1) son estrictamente positivos. Los puntos  $X_1 = (1, 1, 1)$  and  $X_2 = (4, 1/2, 1/2)$  son equilibrios de coexistencia del sistema (1.1) si y solamente si las siguientes condiciones se cumplen*

$$a_1 = a_{10}, a_2 = a_{20}, b_1 = b_{10}, c_1 = c_{10}, e_1 = e_{10}, e_2 = e_{20}, \quad (3.36)$$

$$k_1 = k_{10}, k_2 = k_{20}, r_1 = r_{10}, r_2 = r_{20}, \sigma = \sigma_0,$$

donde  $a_{10}, a_{20}, b_{10}, c_{10}, e_{10}, e_{20}, k_{10}, k_{20}, r_{10}, r_{20}$  y  $\sigma_0$  son cantidades estrictamente positivas dependientes de los parámetros libres  $b_2, c_2$  y  $d$ .

**Demostración.** Determinar los equilibrios de coexistencia del sistema (1.1) implica encontrar las soluciones en el interior del octante positivo de  $\mathbb{R}^3$  para el siguiente sistema de ecuaciones

$$x \left( 1 - \frac{x}{k_1} \right) - c_1 xy - \frac{a_1 xz}{x + b_1} = 0, \quad (3.37a)$$

$$y \left( 1 - \frac{y}{k_2} \right) - c_2 xy - \frac{a_2 yz}{y + b_2} = 0, \quad (3.37b)$$

$$\frac{e_1 a_1 xz}{x + b_1} + \frac{e_2 a_2 yz}{y + b_2} - dz - \sigma z^2 = 0.$$

Entonces, considerando todas las condiciones dadas en el Lema 3.2.1, las cuales están dadas en el apéndice B porque tienen expresiones muy largas, podemos verificar que en efecto  $X_1$  y  $X_2$  son equilibrios de coexistencia del sistema (1.1).  $\square$

### 3.2.3. La bifurcación de Hopf no tiene lugar en $X_1$

Todas las condiciones dadas en el Lema 3.2.1 garantizan la existencia de familias paramétricas para las cuales los equilibrios  $X_1$  y  $X_2$  están en el primer octante de  $\mathbb{R}^3$ . Ahora, para mostrar que la bifurcación de Hopf no tiene lugar en  $X_1$  primero determinamos su aproximación lineal, que está dada por

$$A_1 = \begin{pmatrix} j_{1,1} & j_{1,2} & j_{1,3} \\ j_{2,1} & j_{2,2} & j_{2,3} \\ j_{3,1} & j_{3,2} & j_{3,3} \end{pmatrix}, \quad (3.38)$$

cuyos elementos de matriz se presentan en el apéndice B. Para buscar una posible bifurcación de Hopf usamos el Teorema 3.1.10 considerando que  $n = 3$ . Como se requiere la estabilidad local, primero observamos en este caso que

$$p_0 = -|A_1(b_2, c_2, d)| < 0 \quad (3.39)$$

para todas las combinaciones de los parámetros libres  $b_2$ ,  $c_2$  y  $d$ . Por lo tanto, el equilibrio de coexistencia  $X_1$  es localmente inestable y la bifurcación de Hopf no tiene lugar en el mismo.

### 3.2.4. La bifurcación de Hopf sí tiene lugar en $X_2$

Por el Lema 3.2.1 sabemos que el punto  $X_2$  es un equilibrio de coexistencia del sistema (1.1). Luego, caracterizamos la emergencia de un ciclo límite estable mediante el siguiente teorema:

**Teorema 3.2.1** *Tomando la tasa natural de mortalidad de la población depredadora como parámetro de bifurcación, el punto de equilibrio  $X_2$  es localmente estable para  $d > d_0$  y exhibe una bifurcación de Hopf supercrítica para  $d < d_0$ , donde  $d_0$  es el valor crítico de bifurcación de Hopf como función de los parámetros libres  $b_2$  y  $c_2$  ( $d_0$  está dado en el apéndice B, ya que su expresión es muy grande).*

**Demostración.** Primero, la aproximación lineal en el punto  $X_2$  es

$$A_2 = \begin{pmatrix} j_{1,1}^* & j_{1,2}^* & j_{1,3}^* \\ j_{2,1}^* & j_{2,2}^* & j_{2,3}^* \\ j_{3,1}^* & j_{3,2}^* & j_{3,3}^* \end{pmatrix}, \quad (3.40)$$

cuyos elementos de matriz se presentan en el apéndice B. De acuerdo con el teorema 3.1.10, las

condiciones para una bifurcación simple de Hopf en este caso son

$$p_0(d_0) = \frac{s_3}{s_4} > 0, \quad q_0(d_0) = -|G(d_0)| = 0, \quad -\text{tr } G(d_0) > 0, \tag{3.41}$$

donde  $d_0$  es el valor crítico de bifurcación de Hopf. Aquí,  $G$  es la matriz de suma bialterna asociada con la matriz  $A_2$ .

$$G(d) = 2A_2(d) \odot I_3 = \begin{pmatrix} j_{1,1}^* + j_{2,2}^* & j_{2,3}^* & -j_{1,3}^* \\ j_{3,2}^* & j_{1,1}^* + j_{3,3}^* & j_{1,2}^* \\ -j_{3,1}^* & j_{2,1}^* & j_{2,2}^* + j_{3,3}^* \end{pmatrix}. \tag{3.42}$$

Finalmente, verificamos la condición de transversalidad

$$-D_d(|G(d_0)|) \neq 0.$$

Por lo tanto, un ciclo límite estable emerge del punto  $X_2$  para  $d < d_0$ . Todas las cantidades en esta demostración se presentan en el apéndice B. □

### 3.2.5. Una bifurcación de Hopf tiene lugar en el plano invariante $x = 0$

Sin pérdida de generalidad, tomemos  $b_2 = 4, b_5 = 4/3, c_2 = 1/5$  para mostrar que una bifurcación de Hopf ocurre en el plano invariante  $x = 0$ . Con estas consideraciones, el correspondiente sistema depredador-presa tipo Bazykin es

$$\frac{dy}{dt} = \frac{434}{285} \left(1 - \frac{y}{7}\right) y - \frac{105yz}{19(y+4)} \tag{3.43}$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{14895dyz}{1721(y+4)} - dz - \frac{1628dz^2}{1721}, \tag{3.44}$$

donde  $d$  es nuestro parámetro de bifurcación. Si resolvemos para determinar las condiciones bajo las cuales ocurre una bifurcación de Hopf, tenemos que

$$z_* = \frac{\gamma_1}{85470 \sqrt[3]{439102601739935 - 23832\gamma_2}}, \quad y_* = \frac{14245z_*^2}{20522} - \frac{230545z_*}{41044} + 7,$$

$$d_* = -\frac{929628355271z_*^2}{23980899029310} + \frac{3694595933728z_*}{11990449514655} - \frac{2286110195874995}{7808180723943336},$$

11

donde  $\gamma_1$  y  $\gamma_2$  son

$$\begin{aligned}\gamma_1 &= 461090 \sqrt[3]{439102601739935 - 23832\gamma} \\ &\quad - \sqrt[3]{35(439102601739935 - 23832\gamma)^{2/3}} \\ &\quad - 416075987 \cdot 35^{2/3}, \\ \gamma_2 &= \sqrt{335038740911780872505}.\end{aligned}$$

La condición de transversalidad para esta bifurcación de Hopf es

$$-\frac{1}{2} D_d \operatorname{tr} J(y_*, z_*, d_*) > 0.$$

Entonces, el sistema depredador–presa 3.43 es localmente estable en  $(y_*, z_*)$  para  $d > d_*$  y un ciclo límite estable aparece para  $d < d_*$ , y adicionalmente se cumple que  $d_* < d_0$ . La última condición mencionada sugiere que, existe un valor para la tasa natural de mortalidad de la población depredadora en la que la coexistencia del sistema (1.1) transita de un ciclo límite en tres dimensiones a un ciclo límite en el plano invariante  $x = 0$ , esto cuando  $d$  varía suavemente para  $d < d_0$ . En otras palabras, existe un valor de esta tasa donde la población  $x$  alcanza la extinción y el sistema (3.43) coexiste en un ciclo límite estable. Esta transición continua puede visualizarse con facilidad con el siguiente diagrama del determinante de la suma bialterna de  $A_2$  contra  $d$

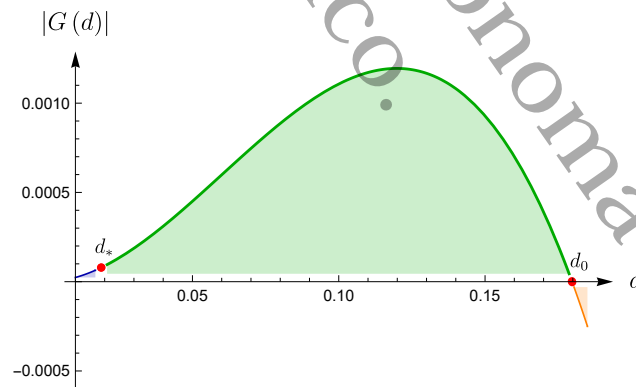


Figura 3.1: Regiones de estabilidad en términos del parámetro  $d$ .

Para observar la estabilidad local de  $(y_*, z_*)$  y la pérdida de la misma, consideramos los valores de tasa de mortalidad natural de la población depredadora  $d = d_0 - 1/7$  y  $d = d_0 - 1/6$ , así como la

condición inicial  $X_0 = (41/10, 3/5, 3/5)$ .

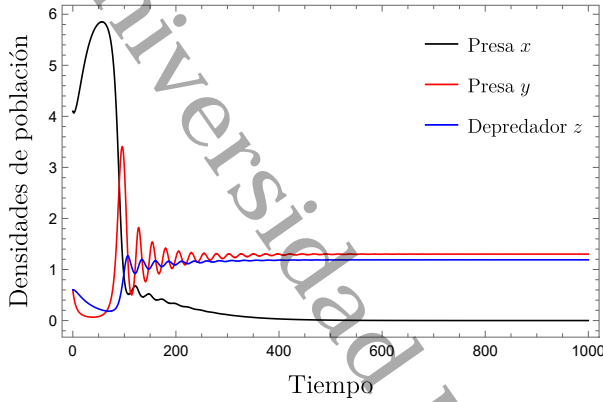


Figura 3.2: Comportamiento local para  $d > d_*$ .

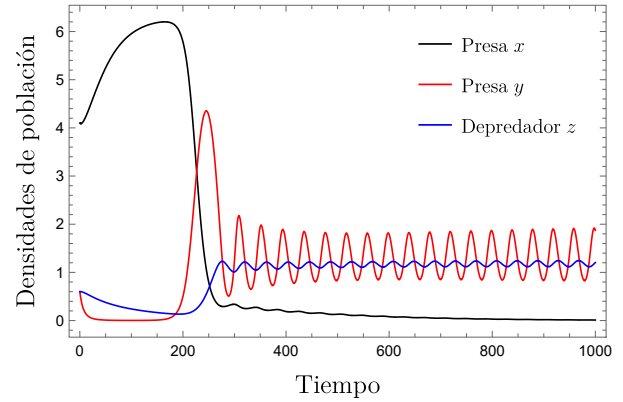


Figura 3.3: Comportamiento local para  $d < d_*$ .

Para visualizar de manera clara el ciclo límite estable en el sistema (3.43), usamos la condición inicial

$$X_{03} = \left( \frac{13}{3}, \frac{5}{6}, \frac{5}{6} \right).$$

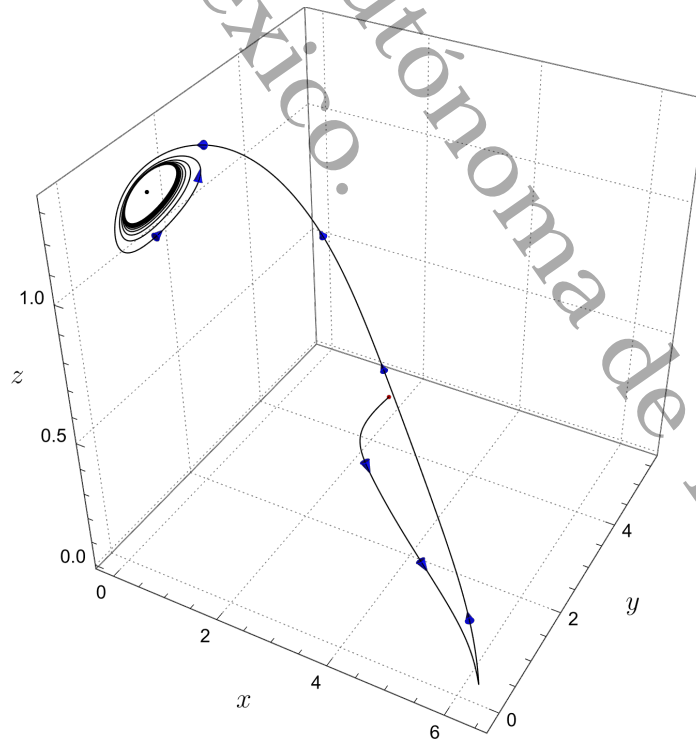


Figura 3.4: Una órbita tendiendo al ciclo límite estable para  $d < d_*$ .

Considerando todas las condiciones dadas en el Lema 3.2.1, los máximos de las cero-isoclinas de las poblaciones de presas ocurren para los siguientes valores

$$x_m = \frac{3}{2} \text{ y } y_m = \frac{3}{2}. \quad (3.45)$$

Esto significa que, en el equilibrio de coexistencia  $X_2$  donde ocurre la bifurcación de Hopf, la población de presas  $x$  no puede coexistir en un ciclo límite estable con el depredador y además puede extinguirse, ya que la bifurcación de Hopf en los planos invariantes  $x = 0$  y  $y = 0$  solo ocurre para valores de las poblaciones de presas que satisfacen  $x < x_m$  y  $y < y_m$ , tal y como vimos en el Capítulo 2 que se cumple para el sistema de Bazykin. Es por esta razón que la transición entre ciclos límite en tres dimensiones y en dos, se da hacia el plano invariante  $x = 0$  y no hacia el plano invariante  $y = 0$ . En otras palabras, cuando se cumple el principio de exclusión en la competencia (o ley de Gause [Gau32]), la población de presas que se extingue es aquella para la cual la restricción geométrica de su cero isoclina se cumple. Entonces, si deseamos que esta transición ocurra con el plano invariante  $y = 0$ , solo debemos buscar condiciones sobre los parámetros donde las coordenadas  $x$  y  $y$  del equilibrio de coexistencia satisfacen las restricciones  $x < x_m$  y  $y > y_m$ .

### 3.3. Simulaciones numéricas

Este apartado está dedicado a las simulaciones numéricas del análisis de bifurcación de Hopf en el modelo (1.1). Primero abordamos las simulaciones para el ciclo límite en el que coexisten las tres poblaciones, luego la evidencia de que aparece un atractor caótico mostrando sus respectivas series de tiempo y también su retrato fase, y finalmente, presentamos el gráfico de la convergencia de los exponentes de Lyapunov para mostrar que, en efecto, el modelo (1.1) exhibe un atractor caótico cuando la tasa de saturación media  $b_2$  se incrementa.

#### 3.3.1. Ciclo límite de coexistencia de las tres poblaciones

Tomando  $b_2 = 4$ ,  $b_5 = 4/3$ ,  $c_2 = 1/5$  y  $d = d_0 + 1/10$  obtenemos que los valores de  $a_1, a_2, b_1, c_1, e_1, e_2, k_1, k_2, r_1, r_2, \sigma$  y  $d_0$  son

$$a_1 = \frac{96977758331172460929791}{138506105847711703991750}, a_2 = \frac{105}{19}, b_1 = \frac{17}{5}, c_1 = \frac{18347143468059654770501}{43530490409280821254550},$$

$$e_1 = \frac{1399315}{3702553}, e_2 = \frac{702940201522850283}{1604539988309889400}, k_1 = \frac{32}{5}, k_2 = 7,$$

$$r_1 = \frac{20968163963496748309144}{30471343286496574878185}, r_2 = \frac{434}{285}, \sigma = \frac{26192132383026647}{98981362915220450}, d_0 = \frac{454834460615151}{2530610091963800}.$$

En el mismo sentido, si tomamos  $b_2 = 4, b_5 = 4/3, c_2 = 1/5$  y  $d = d_0 - 1/10$  obtenemos que los valores de  $a_1, a_2, b_1, c_1, e_1, e_2, k_1, k_2, r_1, r_2$  y  $\sigma$  son

$$a_1 = \frac{27641845221224218427431}{138506105847711703991750}, a_2 = \frac{105}{19}, b_1 = \frac{17}{5}, c_1 = \frac{5229538285096473756541}{43530490409280821254550},$$

$$e_1 = \frac{1399315}{3702553}, e_2 = \frac{200361037258839603}{1604539988309889400}, k_1 = \frac{32}{5}, k_2 = 7,$$

$$r_1 = \frac{5976615182967398578904}{30471343286496574878185}, r_2 = \frac{434}{285}, \sigma = \frac{7465617702494527}{98981362915220450}.$$

Entonces, con los valores de parámetros anteriores y la condición inicial  $X_0 = (41/10, 3/5, 3/5)$ , las tres poblaciones alcanzan el equilibrio de coexistencia  $X_2$  (estando en la cuenca de atracción de  $X_2$ ) para  $d > d_0$ , y al perder su estabilidad el punto  $X_2$  emerge un ciclo límite estable que lo rodea cuando  $d < d_0$ , tal como se muestra en las siguientes series de tiempo

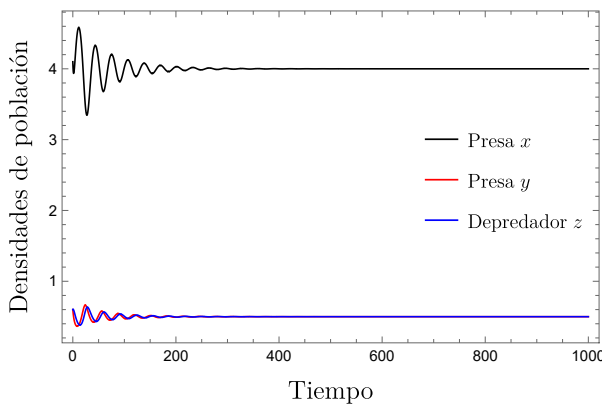


Figura 3.5: Comportamiento local para  $d > d_0$ .

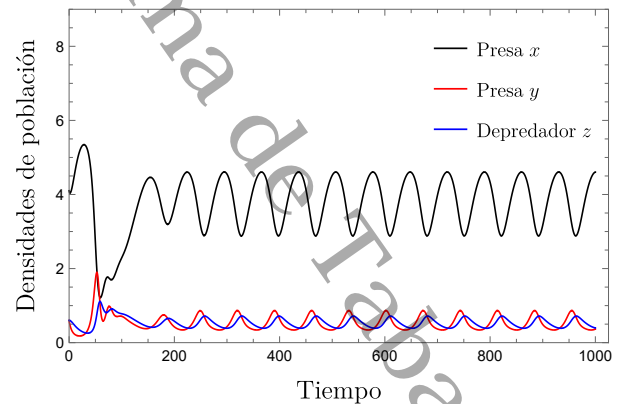


Figura 3.6: Comportamiento local para  $d < d_0$ .

A continuación, mostramos el retrato fase del ciclo límite estable usando la condición inicial

$$X_{01} = \left( \frac{4}{3}, \frac{4}{3}, \frac{4}{3} \right), \quad X_{02} = \left( \frac{201}{50}, \frac{13}{25}, \frac{29}{60} \right)$$

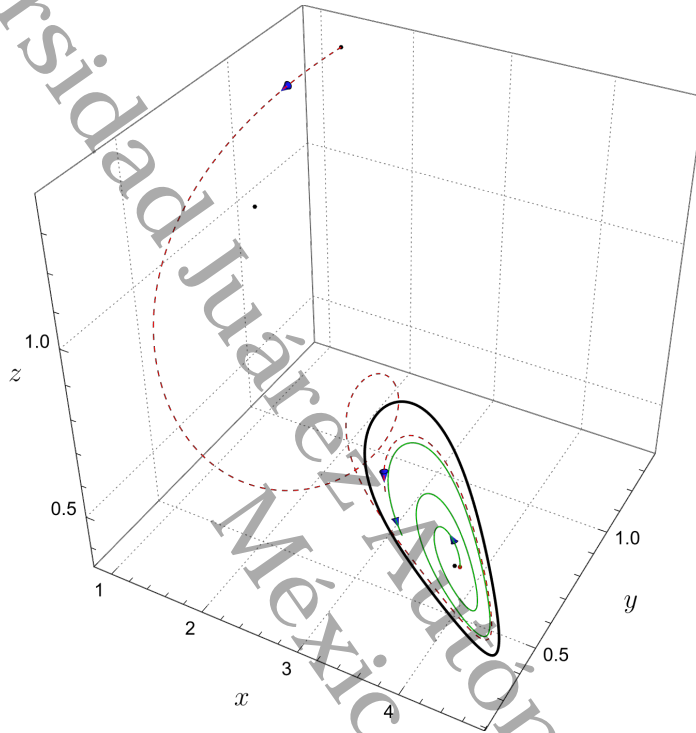


Figura 3.7: Dos órbitas tendiendo a un ciclo límite estable para  $d < d_0$ .

### 3.3.2. Caos con el incremento de la tasa de saturación media $b_2$

En la presente sección, mostramos numéricamente la evidencia de un régimen caótico cuando la tasa de saturación media  $b_2$  (la disponibilidad de recursos en la que se alcanza la mitad de la ingesta máxima), se incrementa de manera considerable.

Si tomamos  $b_2 = 20$ ,  $c_2 = 1/5$ ,  $b_5 = 4/3$  y  $d = d_0 - 1105/10000$ , observamos la aparición de un atractor caótico alrededor del equilibrio de coexistencia  $X_2$  usando la siguiente condición inicial

$$X_{04} = \left( \frac{401}{100}, \frac{51}{100}, \frac{51}{100} \right).$$

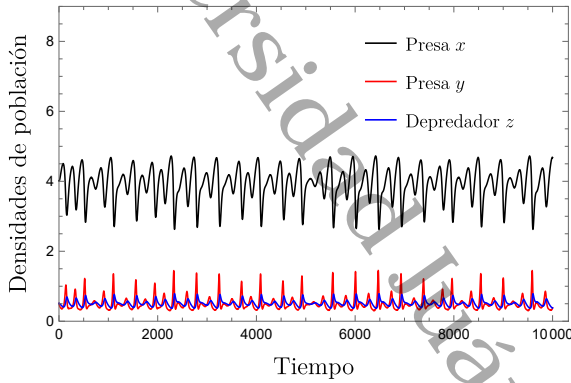


Figura 3.8: Series del atractor caótico.

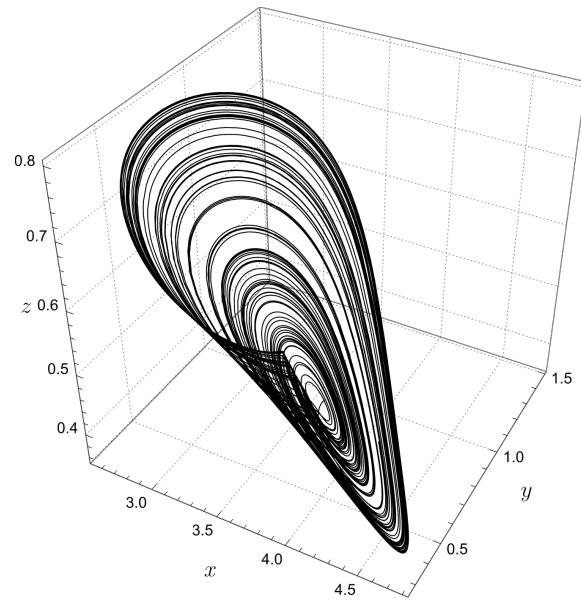


Figura 3.9: Retrato fase del atractor caótico.

Usando los exponentes críticos de Lyapunov, podemos mostrar que, de hecho, tenemos un atractor caótico (ver [San96]). El gráfico de convergencia de los exponentes luce así

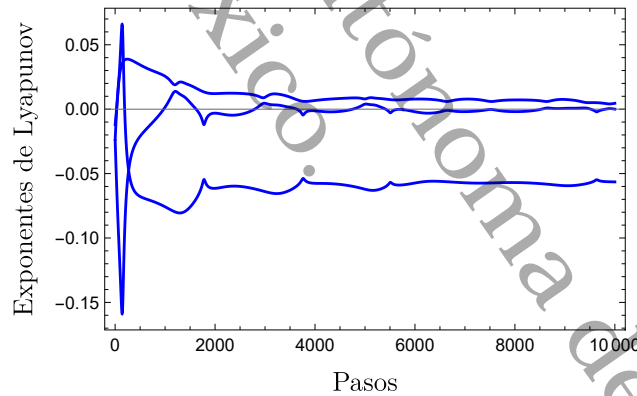


Figura 3.10: Convergencia de los exponentes de Lyapunov.

De acuerdo a la clasificación dada por Klein y Baier en [BK91] respecto al espectro de los exponentes críticos de Lyapunov de atractores en tiempo continuo, se confirma que hay evidencia de la existencia de un régimen caótico en el sistema ecológico (1.1) cuando la tasa de saturación media  $b_2$  se incrementa, por ejemplo, cuando su valor es cinco veces el que toma en la bifurcación de Hopf en  $X_2$ .

En ecología matemática se sabe que las constantes de saturación media determinan en gran medida el comportamiento dinámico en los diferentes modelos de redes alimentarias (ver [Mul14]), y el modelo

(1.1) no es la excepción, por lo que no debería sorprender que las inestabilidades más fuertes surjan al mover el valor de  $b_2$ . Por ejemplo, en el trabajo de Castellanos y Chan [CC17], aparece un atractor caótico justamente cuando la tasa de saturación media es variada a partir del valor que esta toma en la bifurcación de Hopf. En este orden de ideas, aunque se espera que la competencia intraespecífica entre depredadores estabilice con facilidad al sistema de las dos presas que compiten, esto no ocurre precisamente si la tasa de saturación media  $b_2$  varía, pues el caos empieza a aparecer. Es así que, bajo estas condiciones dinámicas, ocurre una transición entre el ciclo límite estable donde coexisten las tres poblaciones a un atractor caótico.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## Conclusiones

Desde el primer capítulo de esta obra, hemos señalado antecedentes del análisis del modelo de dos presas y un depredador dado por las ecuaciones (1.1), buscando con ello resaltar las diferencias con nuestro análisis. Por ejemplo, la diferencia con el trabajo de los autores Nijamuddin Ali y Santabrata Chakravarty es bastante clara (ver [AC15]), dado que ellos lidian con la estabilidad de los equilibrios ecológicamente viables mediante una función de Lyapunov y nosotros usamos el biproducto de matrices o suma bialterna que desarrollamos en Wolfram Mathematica [CC22b], algo que también nos destaca en parte de lo que el autor Álvaro Reyes García hizo en su tesis doctoral, pues él analiza estabilidad de los equilibrios de coexistencia mediante el criterio Routh–Hurwitz (ver [Rey22]). En este sentido, estimamos importante mencionar que existe una función en Maple para el producto bialterno de matrices con la que podemos comparar nuestro trabajo computacional, la cual fue desarrollada por la autora Veronika Hajnová, pero se puede observar que su implementación tiene un error en el orden de los pares de índices, pues no coincide con el orden lexicográfico reportado en el trabajo de Stéphanos [Sté00] y en la obra [ver § 10 Kuz04, págs. 568–571]; error de índices que nuestra implementación no tiene y que puede corroborarse a partir de las matrices de dimensión  $4 \times 4$ . El trabajo de la autora Veronika Hajnová puede consultarse en el siguiente enlace: [Bialternate matrix products and its application in bifurcation theory](#).

Determinamos una condición geométrica que caracteriza a los puntos de equilibrio donde ocurren las bifurcaciones de Hopf y Bogdanov–Takens en el modelo que encontramos en los planos invariantes  $x = 0$  y  $y = 0$ , conocido comúnmente en la literatura como de Bazykin [ver § 3 Baz98, págs. 67–81]. Esta condición geométrica es la que usamos en nuestra aportación principal, que es el análisis de un sistema huésped–parasitoide generalista, pues este posee geoméricamente el mismo tipo de cerosocline de presas, esto es, una parábola. Además, revisamos brevemente otro par de modelos, uno con respuesta funcional Crowley–Martin y otro en un esquema Leslie–Gower, remarcando que en ellos también aparece la misma condición geométrica. Es así que, motivados por la recurrente aparición de esta restricción para la población de presas en los modelos antes mencionados, planteamos una conjetura al respecto.

Para realizar los cálculos simbólicos de la aportación principal, los que corresponden al análisis del sistema huésped–parasitoide generalista, desarrollamos un par de funciones en Wolfram Mathematica, [DVectorField](#) y [TensorPureFunction](#). La primera de ellas permite realizar el cálculo de las funciones

multilineales asociadas con las aproximaciones de Taylor de campos vectoriales y la segunda permite trabajar con las funciones multilineales en formato de **funciones puras**. Nuestras aportaciones computacionales ofrecen una ventaja, pues son de uso libre y se pueden usar con el Engine que Wolfram ofrece de manera gratuita para cualquier usuario, aunque se indica que principalmente para desarrolladores porque no se incluye el editor amigable (notebook) de la versión de paga. La construcción de la función **DVectorField** permitió dar un salto importante en cuanto implementaciones simbólicas se refiere, ya que si uno revisa el trabajo realizado por los autores Govaerts, Kuznetsov y Bart Sautois en **MATCONT**, encontramos que los códigos de las funciones multilineales solo están definidas para el quinto orden de derivadas, y en nuestro caso, la función que desarrollamos en Wolfram está definida para el orden  $n$  de derivadas.

Por otro lado, es importante señalar que en sistemas ecológicos de tres o más poblaciones, caracterizar la bifurcación de Hopf en forma analítica siempre es, algebraicamente, una tarea compleja. Sin embargo, el modelo que abordamos en el tercer capítulo del presente trabajo tiene sistemas depredador–presa tipo Bazykin en los planos invariantes  $x = 0$  y  $y = 0$ , los cuales poseen una restricción geométrica que caracteriza equilibrios de coexistencia en los que la bifurcación de Hopf ocurre. Siendo precisos en el orden de ideas, lo que hicimos para lograr el análisis de bifurcación en el modelo de las tres poblaciones es fijar las primeras dos coordenadas del equilibrio de coexistencia al suponer que la restricción del modelo tipo Bazykin se satisface para una de las poblaciones de presas y para la otra no; determinando con ello un equilibrio de coexistencia para el cual una bifurcación Hopf supercrítica sí ocurre. De esta manera, aunque el autor Álvaro Reyes García en su tesis doctoral también procede a fijar las coordenadas del equilibrio no trivial, la idea que hemos seguido es esencialmente distinta a la suya, pues en nuestro caso, existe una justificación desde lo que sucede en los planos invariantes donde se hace presente el modelo depredador–presa tipo Bazykin, que es el resultado que ocupamos en el artículo que publicamos con el nombre **Biological control in a simple ecological model via subcritical Hopf and Bogdanov-Takens bifurcations**. Con las observaciones anteriores, marcamos con claridad cuál es la diferencia respecto al antecedente más reciente del que tenemos conocimiento. En resumen, la peculiar condición que aparece en el sistema tipo Bazykin nos permitió determinar, con cierta facilidad, condiciones sobre los parámetros para obtener al menos un equilibrio de coexistencia  $(x^*, y^*, z^*)$  donde una bifurcación de Hopf supercrítica tiene lugar. Sin dudas, esto plantea ciertas interrogantes sobre los modelos ecológicos de dos poblaciones que comparten la misma característica con el sistema Bazykin y la influencia que esto tiene para la dinámica local en los modelos de niveles tróficos más altos. Esto último sugiere que hay mucho por analizar, antes que realizar cálculos simbólicos en Mathematica a fuerza bruta. Además, esto nos permitió reportar algo que desde el punto de vista ecológico es posible, esto es, ir de la coexistencia de las tres poblaciones en un ciclo límite estable a un escenario donde una de las poblaciones de presas se extingue y las poblaciones restantes

coexisten en un nuevo ciclo límite estable, pero con la ventaja de solo tener que variar suavemente el parámetro de bifurcación de Hopf en la dirección en que aparece la inestabilidad del equilibrio de coexistencia de las tres poblaciones.

Por el lado del régimen caótico, seguimos la ruta de la sensibilidad de esta clase de sistemas frente a variaciones de las tasas de saturación media (ver [Mul14]), y una vez que detectamos la bifurcación de Hopf supercrítica, solo variamos una de las tasas de saturación media para encontrar evidencias de que existe un régimen caótico con una dinámica lenta, tal como se puede observar en la Figura 3.8 que corresponde a las series de tiempo de este escenario dinámico.

Finalmente, para cerrar las conclusiones, hacemos énfasis en que nuestras aportaciones teóricas y la metodología que seguimos, motivaron el desarrollo de herramientas computacionales de uso libre que serán de mucha utilidad para aquellas personas interesadas en abordar estos temas; logrando con ello la apropiación social del conocimiento generado en este trabajo de investigación.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

# Apéndice A

## Implementaciones Wolfram Mathematica

Las funciones multilineales para el análisis de formas normales las calculamos usando el siguiente código Mathematica:

```
DVectorField[vfield_ ? VectorQ, vars_ ? VectorQ, eqp_ ? VectorQ, n_Integer ? Positive,
Optional[type : Alternatives[Automatic, "MultilinearFunction"], Automatic]] /;
SameQ[Length @ vfield, Length @ vars, Length @ eqp] := Block[
{nsv, vecvars, terms, multfunction},
nsv = ReplaceAll[Part[Solve[Equal[vars, eqp], vars], 1]][D[vfield, {vars, n}]];
vecvars = ToExpression[
MapAt[Function @ StringJoin @ Map[ToString, Level[#, {-1}]],
Array[Function @ Thread @ Subscript[vars, SlotSequence @ 1],
TensorRank[nsv] - 1
],
Array[All &,
TensorRank[
Array[
Function @ Thread @ Subscript[vars, SlotSequence @ 1],
TensorRank[nsv] - 1
]
]
]
];
terms = Sort[Flatten[Outer[Times, Evaluate @@ vecvars]]];
multfunction = Map[Simplify,
Collect[Expand[Factor[Fold[Dot[#, #2] &, nsv, vecvars]]],
terms, FullSimplify
]
];
Switch[
type, Automatic,
nsv, "MultilinearFunction",
multfunction
]
];
```

Los códigos para la aplicación del Teorema 2.2.1 sobre la bifurcación Bogdanov–Takens se detallan a continuación:

Definimos el sistema de ecuaciones diferenciales

```
PreyPredator[{x_, y_}][{α_, γ_, δ_}] := {x - x*y / (α*x + 1), x*y / (α*x + 1) - γ*y - δ*y^2}
X = {x, y};
μ = {α, γ, δ};
```

La matriz Jacobiana del sistema diferencial

```
J[{x_, y_}][{α_, γ_, δ_}] := Evaluate[Simplify[D[PreyPredator[X][μ], {X}]]]
MatrixForm@J[X][μ]
```

El punto Bogdanov–Takens es

```
BTPoint = First@Factor@
Normal[SolveValues[PreyPredator[X][μ] == 0 && Tr[J[X][μ]] == 0 && Det[J[X][μ]] == 0 &&
(And@@ Thread[Variables[PreyPredator[X][μ]] > 0]), {x, y, γ, δ}]]];
```

```
X0 = BTPoint[[1 ;; 2]];
μ0 = Join[Variables[X0], BTPoint[[3 ;; 4]]];
TableForm@{MatrixForm /@ {X0, μ0}}
```

La aproximación lineal y su transpuesta en el punto Bogdanov-Takens

```
A0 = Simplify@J[X0][μ0];
A0T = Transpose[A0];
MatrixForm@A0
MatrixForm@A0T
```

Los valores propios de la aproximación lineal  $A_0$

```
λ = Eigenvalues[A0];
MatrixForm@λ
```

Los vectores propios derechos generalizados de la aproximación lineal  $A_0$

```
p1 = First@(-1 * NullSpace[A0])
p2 = {Last@
Simplify@(First@@ Solve[(A0 - λ[[1]] * IdentityMatrix[2]).{x1, x2} == p1, x1] /. x2 -> 0), 0}
MatrixForm@p1
MatrixForm@p2
```

Verificamos que los vectores derechos satisfacen las condiciones  $\langle A_0, p_1 \rangle = 0$  y  $\langle A_0, p_2 \rangle = p_1$

```
MatrixForm@Simplify@(A0.p1)
MatrixForm@Simplify@(A0.p2 - p1.IdentityMatrix[2])
```

La inversa de la matriz de transición  $Q$  para obtener los vectores izquierdos de  $A_0$

```
Q = Transpose[{p1, p2}];
QI = Simplify@Inverse[Q];
q1 = QI[[1]];
q2 = QI[[2]];
MatrixForm@QI
MatrixForm@q1
MatrixForm@q2
```

Verificamos que los vectores izquierdos satisfacen las condiciones

$$\langle A_0^T, q_2 \rangle = \langle q_2, A_0 \rangle = 0$$

$$\langle A_0^T, q_1 \rangle = \langle q_1, A_0 \rangle = q_2$$

```
TableForm@Map[Composition[MatrixForm, Factor], {A0T.q2, q2.A0, A0T.q1 - q2, q1.A0 - q2}]
```

Verificamos que se satisfacen las condiciones entre los vectores propios derechos e izquierdos

$$\langle p_1, q_1 \rangle = \langle p_2, q_2 \rangle = 1$$

$$\langle p_1, q_2 \rangle = \langle p_2, q_1 \rangle = 0$$

```
Column[Simplify@{p1.q1, p2.q2, p1.q2, p2.q1}]
```

Verificamos que la matriz  $A_0$  es similar al bloque de Jordan simple

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

```
MatrixForm[Factor[QI.A0.Q]]
```

Calculamos  $D_X F(X_0, \mu_0)$  para obtener la forma bilineal

```
B[{x1_, y1_}, {x2_, y2_}] :=
Evaluate[DVectorField[PreyPredator[X][μ0], X, X0, 2, "MultilinearFunction"]]
MatrixForm@B[{x1, y1}, {x2, y2}]
```

Los coeficientes cuadráticos involucrados en la condición de no degeneracidad son

```
a = Factor@(B[p1, p1].q2 / 2)
b = Factor@(B[p1, p1].q1 + B[p1, p2].q2)
```

Calculamos la derivada  $D_{\mu} F(X_0, \mu_0)$

```
Fμ[{x_, y_}][{α_, γ_, δ_}] := Evaluate[Simplify[D[PreyPredator[X][μ], {μ}]]]
Fμ0[{x1_, y1_}] := Evaluate[Simplify@(Transpose[Fμ[X0][μ0]].{x1, y1})]
MatrixForm@Fμ0[{x1, y1}]
```

El vector  $S_1^T$  de la condición de transversalidad está determinado por

$$S_1 = F_{\mu}^T(x_0, \mu_0) q_2$$

```
S1T = Factor@(Fμ0[q2]);
MatrixForm@S1T
```

Calculamos la derivada  $D_{\mu X} F(X_0, \mu_0)$

```
FμX[{x_, y_}][{α_, γ_, δ_}] :=
Evaluate[Simplify[D[DVectorField[PreyPredator[X][μ], X, X, 1], {μ}]]]
Fμ0X0[{x1_, y1_}, {x2_, y2_}] := Evaluate[Simplify@({x2, y2}.({x1, y1}.FμX[X0][μ0]))]
MatrixForm@Fμ0X0[{x1, y1}, {x2, y2}]
```

El vector  $S_2^T$  de la condición de transversalidad está determinado por

$$S_2 = \frac{2a}{b} [\zeta_1 + \zeta_2 - \zeta_3] F_{\mu}^T(x_0, \mu_0) q_1 - \frac{2a}{b} \sum_{i=1}^2 (q_i \cdot F_{\mu x}(x_0, \mu_0)) p_i + (q_2 \cdot F_{\mu x}(x_0, \mu_0)) p_1,$$

$$\zeta_1 = p_1^T (q_1 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2$$

$$\zeta_2 = p_2^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2$$

$$\zeta_3 = p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2$$

```
S2T = Factor@(((2 a) (B[p1, p2].q1 + B[p2, p2].q2) / b - B[p1, p2].q2) *
(Transpose@Fμ0[q1]) - (2 a) (Fμ0X0[q1, p1] + Fμ0X0[q2, p2]) / b + Fμ0X0[q1, p1]);
MatrixForm@S2T
```

Finalmente, para probar la transversalidad debemos verificar que los vectores  $S_1^T$  y  $S_2^T$  son linealmente independientes

```
Reduce[ξ1 * S1T + ξ2 * S2T == 0 && 0 < α < 1, {ξ1, ξ2}]
```

La matriz Hurwitz la calculamos usando el siguiente código Mathematica:

```
HurwitzMatrix[poly_, x_Symbol] /;
And[PolynomialQ[poly, x], UnsameQ[D[poly, x], 0]] := Module[
  {coeff, n, p},
  coeff = CoefficientList[poly, x];
  n = Length[coeff] - 1;
  p = Map[Function @ Reverse @ Extract[coeff, #],
    {
      Outer[List, Range[2, n + 1, 2]],
      Complement[Outer[List, Range[n + 1]],
        Outer[List, Range[2, n + 1, 2]]
      ]
    }
  ];
  Part[
    Flatten[
      FixedPointList[Function[s, RotateRight[s, {0, 1}]],
        PadRight[If[Not[OddQ[n + 1]], Reverse @ p, p],
          {2, n}
        ],
      ],
      Quotient[n - 1, 2]
    ],
    1
  ],
  Span[1, n], All
];
```

La submatriz de Liu la calculamos usando el siguiente código Mathematica:

```
LiuSubmatrix[poly_, x_] /; And[PolynomialQ[poly, x], UnsameQ[D[poly, x], 0]] := Module[
  {hurwitzmat, dim, lminor},
  hurwitzmat = HurwitzMatrix[poly, x];
  dim = Length @ hurwitzmat;
  lminor = Take[hurwitzmat, dim - 1, dim - 1];
  Which[
    Unequal[dim, 1],
      lminor,
    Equal[dim, 1],
      HoldForm @ LiuSubmatrix[poly, x]
  ]
];
```

La matriz de suma bialterna la calculamos usando el siguiente código Mathematica:

```
BialternateSum[mat_?SquareMatrixQ] := Module[
  {n = Length @ mat, emptyarray, pairs, p, q, r, s},
  emptyarray = {};
  Do[AppendTo[emptyarray, {j, i}],
    {i, 1, n - 1},
    {j, i + 1, n}
  ];
  pairs = Sort @ emptyarray;
  Table[
    {p, q} = a1;
    {r, s} = be;
    Which[
      Equal[q, r],
        -Part[mat, p, s],
      Unequal[p, r] && Equal[q, s],
        mat[[p, r]],
      Equal[p, r] && Equal[q, s],
        Part[mat, p, p] + Part[mat, q, q],
      Equal[p, r] && Unequal[q, s],
        mat[[q, s]],
      Equal[p, s],
        -Part[mat, q, r],
      True,
        0
    ],
    {a1, pairs},
    {be, pairs}
  ]
];
```

# Apéndice B

## Resultados algebraicos extensos

Esta sección contiene todos los cálculos explícitos de los resultados principales en el análisis de la bifurcación de Hopf del modelo de Bazykin (2.41), los cuales obtuvimos de manera simbólica haciendo uso de Wolfram Mathematica.

Los coeficientes de la función  $H(z, \bar{z})$  (2.53) son

$$\begin{aligned}
 h_{03} &= \frac{\beta^2 \rho (k_0^4 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 13) + 6) \rho^2 - 4k_0^2 (k_0 + 1)^2 (k_0 (k_0 (k_0 + 4) + 7) + 2) \omega^2)}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)^2} \\
 &\quad + \frac{i\beta^2 k_0^2 (k_0^3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) \rho^4 - 12k_0 (k_0 + 1)^4 (k_0 + 2) \rho^2 \omega^2 + 16(k_0 + 1)^4 \omega^4)}{2(k_0 + 2) \omega (k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4(k_0 + 1)^3 \omega^2)^2}, \\
 h_{12} &= \frac{\beta^2 k_0^2 (k_0 + 3) (3k_0 (k_0 + 1) + 2) \rho}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)} + \frac{i\beta^2 (3(k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) k_0^3 \rho^2 + 4(k_0^2 + k_0)^2 \omega^2)}{2(k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \omega (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)}, \\
 h_{02} &= \frac{\beta (k_0 (k_0 + 2) (2k_0 - 1) - 2) k_0^2 \rho^2 + 4\beta (k_0 + 1)^2 (k_0 (k_0 + 4) + 2) \omega^2}{2(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)} \\
 &\quad + i \left( \frac{2\beta (-k_0^2 + k_0 + 1) k_0 \rho \omega}{k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2} + \frac{\beta k_0^3 \rho}{4(k_0 + 1)^2 \omega} - \frac{\beta \omega}{(k_0 + 2) \rho} \right), \\
 h_{21} &= -\frac{\beta^2 k_0^2 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 17) + 6) \rho}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)} + \frac{i\beta^2 (3k_0^3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) \rho^2 - 4(k_0^2 + k_0)^2 \omega^2)}{2(k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \omega (k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)}, \\
 h_{11} &= -\frac{\beta k_0^3 \rho^2}{k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4(k_0 + 1)^3 \omega^2} + \frac{i(\beta k_0^5 \rho^3 + 4\beta (k_0 + 1)^3 k_0^2 \rho \omega^2)}{2k_0^2 (k_0 + 1)^2 \rho^2 \omega + 8(k_0 + 1)^4 \omega^3}, \\
 h_{30} &= \frac{s_1 i - s_2}{2(k_0 + 2) \omega (k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4(k_0 + 1)^3 \omega^2)^2} + \frac{\beta^2 k_0^2 (k_0 + 1) \rho (4(k_0 + 1)^2 \omega^2 - 3k_0^2 \rho^2)}{(k_0^2 \rho^2 + 4(k_0 + 1)^2 \omega^2)^2}, \\
 h_{20} &= -s_3 + is_4, \quad h_{10} = i\omega
 \end{aligned}$$

donde  $s_1, s_2, s_3,$  y  $s_4$  están dados por

$$\begin{aligned}
 s_1 &= i\beta^2 k_0^2 \left( k_0^3 \left( k_0 (k_0 + 2)^2 + 2 \right) \rho^4 \right), \\
 s_2 &= 4k_0 (k_0 + 1)^2 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 17) + 6) \rho^2 \omega^2 - 16 (k_0 + 1)^4 \omega^4, \\
 s_3 &= \frac{\beta (k_0 - 1) k_0^2 \rho^2}{k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2} + \frac{\beta (k_0 (k_0 + 4) + 2)}{2 (k_0 + 1) (k_0 + 2)}, \\
 s_4 &= \frac{2\beta (k_0^2 - 1) k_0 \rho \omega}{k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2} + \frac{\beta k_0^3 \rho}{4 (k_0 + 1)^2 \omega} + \frac{\beta \omega}{(k_0 + 2) \rho}
 \end{aligned}$$

A continuación, presentamos las cantidades  $g_{jk}$  involucradas en las fórmulas de Kuznetsov para los coeficientes primero y segundo de Lyapunov.

El primer coeficiente de Lyapunov en  $\mu_0$  es

$$\ell_1(\mu_0) = \frac{1}{2\omega_0^2} \text{Re}(ig_{20}g_{11} + \omega_0 g_{21}),$$

donde las cantidades  $g_{20}, g_{11}$  y  $g_{21}$  son

$$\begin{aligned}
 g_{20} &= -\frac{\beta (k_0 (k_0 + 2) (2k_0 + 1) - 2) k_0^2 \rho^2 + 4\beta (k_0 + 1)^2 (k_0 (k_0 + 4) + 2) \omega^2}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)} \\
 &\quad + i \left( -\frac{4\beta (k_0^2 - 1) k_0 \rho \omega}{k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2} + \frac{\beta k_0^3 \rho}{2 (k_0 + 1)^2 \omega} + \frac{2\beta \omega}{(k_0 + 2) \rho} \right), \\
 g_{11} &= -\frac{\beta k_0^3 \rho^2}{k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^3 \omega^2} \\
 &\quad + \frac{i (\beta k_0^5 \rho^3 + 4\beta (k_0 + 1)^3 k_0^2 \rho \omega^2)}{2k_0^2 (k_0 + 1)^2 \rho^2 \omega + 8 (k_0 + 1)^4 \omega^3}, \\
 g_{21} &= -\frac{2\beta^2 k_0^2 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 17) + 6) \rho}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)} \\
 &\quad + \frac{i\beta^2 (3k_0^3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) \rho^2 - 4 (k_0^2 + k_0)^2 \omega^2)}{(k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \omega (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)}.
 \end{aligned}$$

El segundo coeficiente de Lyapunov en  $\eta_0$  es

$$\begin{aligned}
 12\ell_2(\eta_0) = & \frac{1}{\omega_0} \operatorname{Re} g_{32} + \frac{1}{\omega_0^2} \operatorname{Im} \left[ g_{20} \bar{g}_{31} - g_{11} (3\bar{g}_{22} + 4g_{31}) - \frac{1}{3} g_2 (\bar{g}_{13} + g_{40}) - g_{30} g_{12} \right] \\
 & + \frac{1}{\omega_0^3} \left\{ \operatorname{Re} \left[ g_{20} \left( g_{11} (3g_{12} - \bar{g}_{30}) + g_{02} \left( \bar{g}_{12} - \frac{1}{3} g_{30} \right) + \frac{1}{3} \bar{g}_{02} g_{03} \right) \right. \right. \\
 & \left. \left. + g_{11} \left( g_{02} \left( \frac{5}{3} \bar{g}_{30} + 3g_{12} \right) + \frac{1}{3} g_{02} \bar{g}_{03} - 4g_{11} g_{30} \right) \right] + 3 \operatorname{Im} (g_{20} g_{11}) \operatorname{Im} (g_{21}) \right\} \\
 & + \frac{1}{\omega_0^4} \left\{ \operatorname{Im} \left[ g_{11} \bar{g}_{02} \left( \bar{g}_{20}^2 - 3 \left( \bar{g}_{20} g_{11} - \frac{4}{3} g_{11}^2 \right) \right) \right] \right. \\
 & \left. + \operatorname{Im} (g_{20} g_{11}) \left[ 3 \left( \operatorname{Re} (g_{20} g_{11}) - \frac{2}{3} |g_{02}|^2 \right) \right] \right\},
 \end{aligned}$$

Aquí las cantidades  $g_{jk}$  distintas cero son

$$\begin{aligned}
 g_{02} = & \frac{\beta (k_0 (k_0 + 2) (2k_0 - 1) - 2) k_0^2 \rho^2 + 4\beta (k_0 + 1)^2 (k_0 (k_0 + 4) + 2) \omega^2}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)} \\
 & + i \left( \frac{4\beta (-k_0^2 + k_0 + 1) k_0 \rho \omega}{k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2} + \frac{\beta k_0^3 \rho}{2 (k_0 + 1)^2 \omega} - \frac{2\beta \omega}{(k_0 + 2) \rho} \right), \\
 g_{30} = & \frac{3i\beta^2 k_0^2 (s_5 + s_6)}{(k_0 + 2) \omega (k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^3 \omega^2)^2} + \frac{6\beta^2 k_0^2 (k_0 + 1) \rho (4 (k_0 + 1)^2 \omega^2 - 3k_0^2 \rho^2)}{(k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)^2}, \\
 g_{12} = & \frac{2\beta^2 k_0^2 (k_0 + 3) (3k_0 (k_0 + 1) + 2) \rho}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)} + \frac{i\beta^2 (3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) k_0^3 \rho^2 + 4 (k_0^2 + k_0)^2 \omega^2)}{(k_0 + 1)^2 (k_0 + 2) \omega (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)}, \\
 g_{03} = & \frac{6\beta^2 \rho (k_0^4 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 13) + 6) \rho^2 - 4k_0^2 (k_0 + 1)^2 (k_0 (k_0 (k_0 + 4) + 7) + 2) \omega^2)}{(k_0 + 1) (k_0 + 2) (k_0^2 \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^2 \omega^2)^2} \\
 & + \frac{3i\beta^2 k_0^2 (k_0^3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) \rho^4 - 12k_0 (k_0 + 1)^4 (k_0 + 2) \rho^2 \omega^2 + 16 (k_0 + 1)^4 \omega^4)}{(k_0 + 2) \omega (k_0^2 (k_0 + 1) \rho^2 + 4 (k_0 + 1)^3 \omega^2)^2}
 \end{aligned}$$

donde  $s_5$  y  $s_6$  están dados por

$$\begin{aligned}
 s_5 = & -4k_0 (k_0 + 1)^2 (k_0 (3k_0 (k_0 + 4) + 17) + 6) \rho^2 \omega^2 - 16 (k_0 + 1)^4 \omega^4, \\
 s_6 = & k_0^3 (k_0 (k_0 + 2)^2 + 2) \rho^4
 \end{aligned}$$

Esta sección contiene todos los cálculos explícitos de los resultados principales en el análisis de la bifurcación de Hopf del modelo de dos presas en competencia y un depredador (1.1), los cuales obtuvimos de manera simbólica haciendo uso de los códigos presentados en el apéndice A.

La cantidad  $a_{10}$  está dada por la expresión

$$a_{10} = \frac{\alpha_1}{\alpha_2},$$

donde  $\alpha_1$  y  $\alpha_2$  son las expresiones

$$\begin{aligned} \alpha_1 = & b_2^4 (30720b_5^5 + 261312b_5^4 + 888096b_5^3 + 1507404b_5^2 + 1277808b_5 + 432768) d + \\ & b_2^3 (130560b_5^5 + 1109856b_5^4 + 3769776b_5^3 + 6395334b_5^2 + 5418840b_5 + 1834560) d + \\ & b_2^2 (136960b_5^5 + 1165376b_5^4 + 3961744b_5^3 + 6726076b_5^2 + 5702816b_5 + 1931776) d + \\ & b_2 (43520b_5^5 + 370912b_5^4 + 1262768b_5^3 + 2146622b_5^2 + 1822072b_5 + 617792) d, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \alpha_2 = & b_2^4 (4608b_5^6 + 46496b_5^5 + 193880b_5^4 + 427160b_5^3 + 523712b_5^2 + 338144b_5 + 89600) + \\ & b_2^3 (17664b_5^6 + 174400b_5^5 + 708936b_5^4 + 1515096b_5^3 + 1789448b_5^2 + 1102064b_5 + 274432) + \\ & b_2^2 (23808b_5^6 + 236632b_5^5 + 971410b_5^4 + 2105390b_5^3 + 2536412b_5^2 + 1606608b_5 + 416640) + \\ & b_2 (14976b_5^6 + 154104b_5^5 + 658840b_5^4 + 1497910b_5^3 + 1910024b_5^2 + 1295096b_5 + 364800) + \\ & 4224b_5^6 + 45076b_5^5 + 200291b_5^4 + 474357b_5^3 + 631570b_5^2 + 448232b_5 + 132480 \end{aligned}$$

Las cantidades  $a_{20}$  y  $b_{10}$  están dadas por

$$a_{20} = \frac{(b_2 + 1)(2b_2 + 1)(6b_2 + 11)c_2}{2b_2(b_2 + 3) + 1}, \quad b_{10} = \frac{2(2(b_5 + 1) + 1)}{b_5 + 2},$$

La cantidad  $c_{10}$  está dada por

$$c_{10} = \frac{\alpha_3}{\alpha_4},$$

donde  $\alpha_3$  y  $\alpha_4$  son

$$\begin{aligned}\alpha_3 = & b_2^4 (6912b_5^5 + 54840b_5^4 + 172362b_5^3 + 267786b_5^2 + 205176b_5 + 61824) d + \\ & b_2^3 (29376b_5^5 + 232908b_5^4 + 731589b_5^3 + 1136037b_5^2 + 870060b_5 + 262080) d + \\ & b_2^2 (30816b_5^5 + 244576b_5^4 + 768922b_5^3 + 1194906b_5^2 + 915712b_5 + 275968) d + \\ & b_2 (9792b_5^5 + 77852b_5^4 + 245129b_5^3 + 381417b_5^2 + 292604b_5 + 88256) d,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\alpha_4 = & b_2^4 (4608b_5^5 + 37280b_5^4 + 119320b_5^3 + 188520b_5^2 + 146672b_5 + 44800) + \\ & b_2^3 (17664b_5^5 + 139072b_5^4 + 430792b_5^3 + 653512b_5^2 + 482424b_5 + 137216) + \\ & b_2^2 (23808b_5^5 + 189016b_5^4 + 593378b_5^3 + 918634b_5^2 + 699144b_5 + 208320) + \\ & b_2 (14976b_5^5 + 124152b_5^4 + 410536b_5^3 + 676838b_5^2 + 556348b_5 + 182400) + \\ & 4224b_5^5 + 36628b_5^4 + 127035b_5^3 + 220287b_5^2 + 190996b_5 + 66240\end{aligned}$$

La cantidad  $r_{10}$  está dada por

$$r_{10} = \frac{\alpha_5 \alpha_6}{\alpha_7 \alpha_8},$$

donde  $\alpha_5$ ,  $\alpha_6$ ,  $\alpha_7$  y  $\alpha_8$  son

$$\alpha_5 = 3b_2 (b_5 + 2) (4b_5 + 7) (7b_5 + 12) d,$$

$$\begin{aligned}\alpha_6 = & 8 (b_2 (6b_2 (4b_2 + 17) + 107) + 34) b_5^2 + \\ & (b_2 (3b_2 (218b_2 + 925) + 2918) + 931) b_5 + \\ & 4b_2 (3b_2 (46b_2 + 195) + 616) + 788,\end{aligned}$$

$$\alpha_7 = 2 (2b_2 (b_5 + 2) (16b_5 + 25) + b_5 (32b_5 + 109) + 92),$$

$$\begin{aligned}\alpha_8 = & 2b_2^2 (b_5 (b_5 (204b_5 + 875) + 1181) + 480) + b_5 (b_5 (132b_5 + 695) + 1223) \\ & 2b_2 (7b_5 + 12) (b_5 (24b_5 + 71) + 50) + 4 (b_5 + 1) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) b_2^3 + 720\end{aligned}$$

Las cantidades  $r_{20}$ ,  $k_{10}$ ,  $k_{20}$  están dadas por

$$r_{20} = \frac{2 (b_2 + 3) (7b_2 + 3) c_2}{2b_2 (b_2 + 3) + 1}, \quad k_{10} = \frac{7b_5 + 12}{b_5 + 2}, \quad k_{20} = b_2 + 3.$$

La cantidad  $e_{10}$  está dada por

$$e_{10} = \frac{\alpha_9}{\alpha_{10}},$$

donde  $\alpha_9$  y  $\alpha_{10}$  son

$$\begin{aligned} \alpha_9 = & b_2^3 (144b_5^4 + 940b_5^3 + 2260b_5^2 + 2360b_5 + 896) + \\ & b_2^2 (408b_5^4 + 2566b_5^3 + 5862b_5^2 + 5684b_5 + 1920) + \\ & b_2 (336b_5^4 + 2242b_5^3 + 5544b_5^2 + 6008b_5 + 2400) + \\ & 132b_5^4 + 959b_5^3 + 2613b_5^2 + 3166b_5 + 1440, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \alpha_{10} = & b_2^3 (768b_5^3 + 3960b_5^2 + 6786b_5 + 3864) + \\ & b_2^2 (3264b_5^3 + 16812b_5^2 + 28785b_5 + 16380) + \\ & b_2 (3424b_5^3 + 17664b_5^2 + 30282b_5 + 17248) + \\ & 1088b_5^3 + 5628b_5^2 + 9669b_5 + 5516 \end{aligned}$$

Las cantidades  $e_{20}$  y  $\sigma_0$  están dadas por

$$e_{20} = \frac{(2b_2(b_2 + 3) + 1)(b_5(32b_5 + 109) + 92)d}{(6b_2 + 11)(2b_2(b_5 + 2)(16b_5 + 25) + b_5(32b_5 + 109) + 92)c_2},$$

$$\sigma_0 = \frac{2b_2(4(b_5 + 1) + 3)(5(b_5 + 1) + 3)d}{2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15}$$

En todas las cantidades anteriores y en las siguientes,  $b_5$  es un parámetro libre estrictamente positivo.

Los elementos de matriz  $j_{1,1}$ ,  $j_{1,2}$  y  $j_{1,3}$  de la aproximación lineal  $A_1$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{1,1} = \frac{\beta_1}{\beta_2}, \quad j_{1,2} = \frac{\beta_3}{\beta_4}, \quad j_{1,3} = \frac{\beta_5}{\beta_6},$$

donde  $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5$  y  $\beta_6$  están dados por:

$$\begin{aligned} \beta_1 = & -d(b_2^4(b_5+2)(4b_5+7)(192b_5^2+654b_5+552)(b_5(15b_5+38)+20) + \\ & b_2^3(b_5+2)(4b_5+7)(816b_5^2+2775b_5+2340)(b_5(15b_5+38)+20) + \\ & b_2^2(b_5+2)(4b_5+7)(856b_5^2+2918b_5+2464)(b_5(15b_5+38)+20) + \\ & b_2(b_5+2)(4b_5+7)(272b_5^2+931b_5+788)(b_5(15b_5+38)+20), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_2 = & 16b_2^4(b_5+1)(b_5+2)(4b_5+7)(5b_5+8)(9b_5+16)(16b_5+25) + \\ & 16b_2^3(5b_5+8)(2208b_5^5+17384b_5^4+53849b_5^3+81689b_5^2+60303b_5+17152) + \\ & 4b_2^2(5b_5+8)(11904b_5^5+94508b_5^4+296689b_5^3+459317b_5^2+349572b_5+104160) + \\ & 4b_2(5b_5+8)(7488b_5^5+62076b_5^4+205268b_5^3+338419b_5^2+278174b_5+91200) + \\ & (5b_5+8)(4224b_5^5+36628b_5^4+127035b_5^3+220287b_5^2+190996b_5+66240), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_3 = & -d(b_2^4(b_5+1)(4b_5+7)(9b_5+16)(192b_5^2+654b_5+552) + \\ & b_2^3(b_5+1)(4b_5+7)(9b_5+16)(816b_5^2+2775b_5+2340) + \\ & b_2^2(b_5+1)(4b_5+7)(9b_5+16)(856b_5^2+2918b_5+2464) + \\ & b_2(b_5+1)(4b_5+7)(9b_5+16)(272b_5^2+931b_5+788)), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_4 = & 8b_2^4(b_5+1)(b_5+2)(4b_5+7)(9b_5+16)(16b_5+25) + \\ & 8b_2^3(2208b_5^5+17384b_5^4+53849b_5^3+81689b_5^2+60303b_5+17152) + \\ & b_2^2(23808b_5^5+189016b_5^4+593378b_5^3+918634b_5^2+699144b_5+208320) + \\ & 2b_2(7488b_5^5+62076b_5^4+205268b_5^3+338419b_5^2+278174b_5+91200) + \\ & 4224b_5^5+36628b_5^4+127035b_5^3+220287b_5^2+190996b_5+66240, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_5 = & -d(2b_2^4(4b_5+7)^2(192b_5^2+654b_5+552) + \\ & 2b_2^3(4b_5+7)^2(816b_5^2+2775b_5+2340) + \\ & 2b_2^2(4b_5+7)^2(856b_5^2+2918b_5+2464) + \\ & b_2(4b_5+7)^2(272b_5^2+931b_5+788)), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_6 = & 8b_2^4 (b_5 + 1) (b_5 + 2) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (16b_5 + 25) \\ & 8b_2^3 (2208b_5^5 + 17384b_5^4 + 53849b_5^3 + 81689b_5^2 + 60303b_5 + 17152) + \\ & b_2^2 (23808b_5^5 + 189016b_5^4 + 593378b_5^3 + 918634b_5^2 + 699144b_5 + 208320) + \\ & 2b_2 (7488b_5^5 + 62076b_5^4 + 205268b_5^3 + 338419b_5^2 + 278174b_5 + 91200) + \\ & 4224b_5^5 + 36628b_5^4 + 127035b_5^3 + 220287b_5^2 + 190996b_5 + 66240 \end{aligned}$$

Los elementos de matriz  $j_{2,1}$ ,  $j_{2,2}$  y  $j_{2,3}$  de la aproximación lineal  $A_1$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{2,1} = -c_2, \quad j_{2,2} = \frac{(5 - 2(b_2 - 4)b_2)c_2}{(b_2 + 1)(2b_2(b_2 + 3) + 1)}, \quad j_{2,3} = -\frac{(2b_2 + 1)(6b_2 + 11)c_2}{2b_2(b_2 + 3) + 1}$$

Los elementos de matriz  $j_{3,1}$ ,  $j_{3,2}$  y  $j_{3,3}$  de la aproximación lineal  $A_1$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{3,1} = \frac{4b_2(b_5 + 2)(2(b_5 + 1) + 1)(4(b_5 + 1) + 3)d}{(5(b_5 + 1) + 3)(2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)},$$

$$j_{3,2} = \frac{b_2(2b_2 + 1)((b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)d}{(b_2 + 1)(2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)},$$

$$j_{3,3} = -\frac{2b_2(4(b_5 + 1) + 3)(5(b_5 + 1) + 3)d}{2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15}$$

La cantidad  $p_0$  asociada con  $A_1$  está dada por la siguiente expresión:

$$p_0 = \frac{\beta_7}{\beta_8},$$

que al igual que todas las cantidades anteriores, depende de los parámetros libres y estrictamente positivos  $b_2$ ,  $c_2$ ,  $b_5$  y  $d$ . Además, puede observarse con facilidad que  $p_0$  es una cantidad estrictamente negativa.

Aquí, las cantidades con las que hemos renombrado a  $p_0$ ,  $\beta_7$  y  $\beta_8$ , están dadas por

$$\begin{aligned} \beta_7 = & -c_2 d^2 (16700061952b_2^5 + 12441364992b_2^4 + 4527095552b_2^3 + \\ & 628029696b_2^2 + 448100352b_2^8 + 3693688320b_2^7 + \\ & 11401393920b_2^6 + 2926934432b_5b_2^2 + 50090848320b_5b_2^6 + \\ & 74888632192b_5b_2^5 + 56768683104b_5b_2^4 + 20931869760b_5b_2^3 + \\ & 1894597632b_5b_2^8 + 15906062208b_5b_2^7 + 42360337552b_5^2b_2^3 + \\ & 5967705528b_5^2b_2^2 + 29830562496b_5^2b_2^7 + 96088779936b_5^2b_2^6 + \\ & 146888179632b_5^2b_2^5 + 113377436216b_5^2b_2^4 + 3477807360b_5^2b_2^8 + \\ & 129466715932b_5^3b_2^4 + 49009722336b_5^3b_2^3 + 6952764852b_5^3b_2^2 + \\ & 3616011360b_5^3b_2^8 + 31810976448b_5^3b_2^7 + 105123958680b_5^3b_2^6 + \\ & 164621001152b_5^3b_2^5 + 115319646140b_5^4b_2^5 + 92463798200b_5^4b_2^4 + \\ & 35458067164b_5^4b_2^3 + 5062777168b_5^4b_2^2 + 115319646140b_5^4b_2^5 + \\ & 92463798200b_5^4b_2^4 + 35458067164b_5^4b_2^3 + 5062777168b_5^4b_2^2 + \\ & 2325745584b_5^4b_2^8 + 21087792312b_5^4b_2^7 + 71743895592b_5^4b_2^6 + \\ & 2359421121b_5^5b_2^2 + 31278731292b_5^5b_2^6 + 51715235160b_5^5b_2^5 + \\ & 42297488969b_5^5b_2^4 + 16427596936b_5^5b_2^3 + 945669600b_5^5b_2^8 + \\ & 8893760688b_5^5b_2^7 + 4759606792b_5^6b_2^3 + 687240852b_5^6b_2^2 + \\ & 2328880512b_5^6b_2^7 + 8507999616b_5^6b_2^6 + 14501442880b_5^6b_2^5 + \\ & 12104034004b_5^6b_2^4 + 236740032b_5^6b_2^8 + 1981249952b_5^7b_2^4 + \\ & 788488864b_5^7b_2^3 + 114387872b_5^7b_2^2 + 33230592b_5^7b_2^8 + \\ & 345886464b_5^7b_2^7 + 1320209472b_5^7b_2^6 + 2325122560b_5^7b_2^5 + \\ & 163238400b_5^8b_2^8 + 142033920b_5^8b_2^4 + 57182976b_5^8b_2^3 + \\ & 8329728b_5^8b_2^2 + 1990656b_5^8b_2^8 + 22284288b_5^7b_2^8 + \\ & 89487360b_5^6b_2^8), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\beta_8 = & 7915528192b_2^3 + 3999866880b_2^2 + 1057013760b_2 + 97505280 + \\
& 1144422400b_2^7 + 3856277504b_2^6 + 7549444096b_2^5 + 9569398784b_2^4 + \\
& 143360000b_2^8 + 19232827136b_5b_2^2 + 5000779520b_5b_2 + 457609472b_5 + \\
& 20050526208b_5b_2^6 + 39063062528b_5b_2^5 + 48482705408b_5b_2^4 + 39003434240b_5b_2^3 + \\
& 722380800b_5b_2^8 + 5878772736b_5b_2^7 + 10346227808b_5^2b_2 + 939192288b_5^2 + \\
& 87462749056b_5^2b_2^5 + 106736555584b_5^2b_2^4 + 83835836832b_5^2b_2^3 + 40420580704b_5^2b_2^2 + \\
& 1579686656b_5^2b_2^8 + 13068087936b_5^2b_2^7 + 45036886400b_5^2b_2^6 + 1101012480b_5^3 + \\
& 133465510272b_5^3b_2^4 + 102683639840b_5^3b_2^3 + 48494968528b_5^3b_2^2 + 12226198960b_5^3b_2 + \\
& 1959861248b_5^3b_2^8 + 16445084032b_5^3b_2^7 + 57196289856b_5^3b_2^6 + 110862719552b_5^3b_2^5 + \\
& 78394562584b_5^3b_2^4 + 36327291868b_5^4b_2 + 9025623018b_5^4b_2 + 806356150b_5^4 + \\
& 12829298144b_5^4b_2^7 + 44988909168b_5^4b_2^6 + 87119852136b_5^4b_2^5 + 103736823176b_5^4b_2^4 + \\
& 1509955520b_5^4b_2^8 + 17398085704b_5^5b_2^2 + 4262178374b_5^5b_2 + 377796630b_5^5 + \\
& 22469283344b_5^5b_2^6 + 43505380888b_5^5b_2^5 + 51347437264b_5^5b_2^4 + 38205740544b_5^5b_2^3 + \\
& 740189120b_5^5b_2^8 + 6359492256b_5^5b_2^7 + 1257322264b_5^6b_2 + 110581992b_5^6 + \\
& 13492758112b_5^6b_2^6 + 15812646496b_5^6b_2^5 + 11608327072b_5^6b_2^4 + 5202266128b_5^6b_2^3 + \\
& 225563904b_5^6b_2^8 + 1957584000b_5^6b_2^7 + 6964932928b_5^6b_2^6 + 18487808b_5^7 + \\
& 2770907136b_5^7b_2^5 + 2010607616b_5^7b_2^4 + 887931392b_5^7b_2^3 + 211833856b_5^7b_2^2 + \\
& 39084032b_5^7b_2^8 + 342327296b_5^7b_2^7 + 1225992192b_5^7b_2^6 + 2377633792b_5^7b_2^5 + \\
& 152002560b_5^8b_2^3 + 66232320b_5^8b_2^2 + 15605760b_5^8b_2 + 1351680b_5^8 + \\
& 26050560b_5^8b_2^7 + 93880320b_5^8b_2^6 + 182353920b_5^8b_2^5 + 211599360b_5^8b_2^4 + \\
& 2949120b_5^8b_2^8
\end{aligned}$$

Los elementos de matriz  $j_{1,1}^*$ ,  $j_{1,2}^*$  y  $j_{1,3}^*$  de la aproximación lineal  $A_2$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{1,1}^* = \frac{\beta_9}{\beta_{10}}, \quad j_{1,2}^* = \frac{\beta_{11}}{\beta_{12}}, \quad j_{1,3}^* = \frac{\beta_{13}}{\beta_{14}},$$

donde  $\beta_9, \beta_{10}, \beta_{11}, \beta_{12}, \beta_{13}$  y  $\beta_{14}$  están dados por:

$$\begin{aligned} \beta_9 = & -d (b_2^4 (b_5 + 2) (192b_5^2 + 654b_5 + 552) (b_5 (24b_5 + 85) + 76) + \\ & b_2^3 (b_5 + 2) (816b_5^2 + 2775b_5 + 2340) (b_5 (24b_5 + 85) + 76) + \\ & b_2^2 (b_5 + 2) (856b_5^2 + 2918b_5 + 2464) (b_5 (24b_5 + 85) + 76) + \\ & b_2 (b_5 + 2) (272b_5^2 + 931b_5 + 788) (b_5 (24b_5 + 85) + 76) , \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_{10} = & 8b_2^4 (b_5 + 1) (b_5 + 2) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (16b_5 + 25) + \\ & 8b_2^3 (2208b_5^5 + 17384b_5^4 + 53849b_5^3 + 81689b_5^2 + 60303b_5 + 17152) + \\ & b_2^2 (23808b_5^5 + 189016b_5^4 + 593378b_5^3 + 918634b_5^2 + 699144b_5 + 208320) + \\ & 2b_2 (7488b_5^5 + 62076b_5^4 + 205268b_5^3 + 338419b_5^2 + 278174b_5 + 91200) + \\ & 4224b_5^5 + 36628b_5^4 + 127035b_5^3 + 220287b_5^2 + 190996b_5 + 66240, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_{11} = & -d (4b_2^4 (b_5 + 1) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (192b_5^2 + 654b_5 + 552) + \\ & 4b_2^3 (b_5 + 1) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (816b_5^2 + 2775b_5 + 2340) + \\ & 4b_2^2 (b_5 + 1) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (856b_5^2 + 2918b_5 + 2464) + \\ & 4b_2 (b_5 + 1) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (272b_5^2 + 931b_5 + 788) ) , \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_{12} = & 8b_2^4 (b_5 + 1) (b_5 + 2) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (16b_5 + 25) + \\ & 8b_2^3 (2208b_5^5 + 17384b_5^4 + 53849b_5^3 + 81689b_5^2 + 60303b_5 + 17152) + \\ & b_2^2 (23808b_5^5 + 189016b_5^4 + 593378b_5^3 + 918634b_5^2 + 699144b_5 + 208320) + \\ & 2b_2 (7488b_5^5 + 62076b_5^4 + 205268b_5^3 + 338419b_5^2 + 278174b_5 + 91200) + \\ & 4224b_5^5 + 36628b_5^4 + 127035b_5^3 + 220287b_5^2 + 190996b_5 + 66240, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_{13} = & -d (4b_2^4 (4b_5 + 7) (5b_5 + 8) (192b_5^2 + 654b_5 + 552) + \\ & 4b_2^3 (4b_5 + 7) (5b_5 + 8) (816b_5^2 + 2775b_5 + 2340) + \\ & 4b_2^2 (4b_5 + 7) (5b_5 + 8) (856b_5^2 + 2918b_5 + 2464) + \\ & 4b_2 (4b_5 + 7) (5b_5 + 8) (272b_5^2 + 931b_5 + 788) ) , \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \beta_{14} = & 8b_2^4 (b_5 + 1) (b_5 + 2) (4b_5 + 7) (9b_5 + 16) (16b_5 + 25) + \\ & 8b_2^3 (2208b_5^5 + 17384b_5^4 + 53849b_5^3 + 81689b_5^2 + 60303b_5 + 17152) + \\ & b_2^2 (23808b_5^5 + 189016b_5^4 + 593378b_5^3 + 918634b_5^2 + 699144b_5 + 208320) + \\ & 2b_2 (7488b_5^5 + 62076b_5^4 + 205268b_5^3 + 338419b_5^2 + 278174b_5 + 91200) + \\ & 4224b_5^5 + 36628b_5^4 + 127035b_5^3 + 220287b_5^2 + 190996b_5 + 66240 \end{aligned}$$

Los elementos de matriz  $j_{2,1}^*$ ,  $j_{2,2}^*$  y  $j_{2,3}^*$  de la aproximación lineal  $A_2$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{2,1}^* = -\frac{c_2}{2}, \quad j_{2,2}^* = \frac{4(-2b_2^2 + b_2 + 2)c_2}{(2b_2 + 1)(2b_2(b_2 + 3) + 1)}, \quad j_{2,3}^* = -\frac{(b_2 + 1)(6b_2 + 11)c_2}{2b_2(b_2 + 3) + 1}$$

Los elementos de matriz  $j_{3,1}^*$ ,  $j_{3,2}^*$  y  $j_{3,3}^*$  de la aproximación lineal  $A_2$  están dados por las siguientes cantidades:

$$j_{3,1}^* = \frac{b_2(b_5 + 2)(2(b_5 + 1) + 1)(5(b_5 + 1) + 3)d}{2(4(b_5 + 1) + 3)(2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)},$$

$$j_{3,2}^* = \frac{2b_2(b_2 + 1)((b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)d}{(2b_2 + 1)(2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15)},$$

$$j_{3,3}^* = -\frac{b_2(4(b_5 + 1) + 3)(5(b_5 + 1) + 3)d}{2b_2(b_5 + 2)(16(b_5 + 1) + 9) + (b_5 + 1)(32(b_5 + 1) + 45) + 15}$$

La expresión  $q_0(d)$  está dada por el siguiente polinomio univariado en el parámetro  $d$

$$q_0(d) = -|G(d)| = d^3 s_2 - d^2 s_1 = d^2 (s_2 d - s_1),$$

El valor crítico de bifurcación de Hopf  $d_0$  corresponde al valor del parámetro  $d$  donde  $q_0(d)$  se anula, esto es

$$d_0(b_2, b_5, c_2) = \frac{s_1}{s_2},$$

donde  $s_1$  y  $s_2$  están dados por

$$s_1 = 2c_2 (48b_2^7\xi_1 (b_5 + 2) + 8b_2^6\xi_2 + 4b_2^5\xi_3 + 2b_2^4\xi_4 + 2b_2^3\xi_5 + b_2^2\xi_6 + b_2\xi_7 + \xi_8),$$

$$s_2 = b_2^7\xi_9 + b_2^6\xi_{10} + b_2^5\xi_{11} + b_2^4\xi_{12} + b_2^3\xi_{13} + b_2^2\xi_{14} + b_2\xi_{15}$$

Aquí, todos los  $\xi_i$  con  $i = 1, \dots, 15$  son las siguientes cantidades en función del parámetro positivo  $b_5$

$$\begin{aligned} \xi_1 = & 62208b_5^8 + 972144b_5^7 + 6427612b_5^6 + \\ & 23663610b_5^5 + 53302233b_5^4 + 75436799b_5^3 + \\ & 65619972b_5^2 + 32104272b_5 + 6764800, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \xi_2 = & 3725568b_5^{10} + 69404928b_5^9 + 575283160b_5^8 + \\ & 2796118336b_5^7 + 8829608957b_5^6 + 18933092811b_5^5 + \\ & 27919023868b_5^4 + 27950931068b_5^3 + 18173752208b_5^2 \\ & + 6924989952b_5 + 1173033984, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \xi_3 = & 35543808b_5^{10} + 631720512b_5^9 + 5025839456b_5^8 + \\ & 23562612988b_5^7 + 72064218959b_5^6 + 150166424825b_5^5 \\ & 215790936800b_5^4 + 211009828608b_5^3 + 134253027264b_5^2 + \\ & + 50129417152b_5 + 8329550848, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \xi_4 = & 175852800b_5^{10} + 3041243136b_5^9 + 23597030992b_5^8 + \\ & 108127417596b_5^7 + 323894768181b_5^6 + 662390544663b_5^5 + \\ & 936064503244b_5^4 + 901956372576b_5^3 + 566658850400b_5^2 + \\ & 209393737984b_5 + 34516005888, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \xi_5 = & 236344320b_5^{10} + 4051485960b_5^9 + 31193642946b_5^8 + \\ & 142013473737b_5^7 + 423245686481b_5^6 + 862563011451b_5^5 + \\ & 1216928019704b_5^4 + 1173132597396b_5^3 + 739206664224b_5^2 + \\ & 274776385856b_5 + 45727283200, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_6 = & 360463104b_5^{10} + 6209841312b_5^9 + 48094708244b_5^8 + \\ & 220501086974b_5^7 + 662656206265b_5^6 + 1363818380569b_5^5 + \\ & 1946529004890b_5^4 + 1902199610680b_5^3 + 1217910126272b_5^2 + \\ & 461285441920b_5 + 78472519680,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_7 = & 152584704b_5^{10} + 2662250040b_5^9 + 20897107802b_5^8 + \\ & 97175772101b_5^7 + 296462115568b_5^6 + 619991979281b_5^5 + \\ & 900110715874b_5^4 + 895773366532b_5^3 + 584807824032b_5^2 + \\ & 226163724416b_5 + 39344087040,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_8 = & 28461312b_5^{10} + 503791848b_5^9 + 4012386970b_5^8 + \\ & 18934278365b_5^7 + 58626923780b_5^6 + 124456235172b_5^5 + \\ & 183441032883b_5^4 + 185368884500b_5^3 + 122901767840b_5^2 + \\ & 48277110400b_5 + 8531712000,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_9 = & 14376960b_5^{10} + 253556736b_5^9 + 2010593280b_5^8 + \\ & 9440091712b_5^7 + 29064405128b_5^6 + 61315460784b_5^5 + \\ & 89765898176b_5^4 + 90054499840b_5^3 + 59250402816b_5^2 + \\ & 23087024128b_5 + 4045783040,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{10} = & 103587840b_5^{10} + 1828122624b_5^9 + 14506015488b_5^8 + \\ & 68155186176b_5^7 + 209984731232b_5^6 + 443306806160b_5^5 + \\ & 649468635616b_5^4 + 652031563392b_5^3 + 429313577984b_5^2 + \\ & 167407464448b_5 + 29358653440,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{11} = & 267540480b_5^{10} + 4732389888b_5^9 + 3763859872b_5^8 + \\ & 177258748528b_5^7 + 547436379694b_5^6 + 1158509915468b_5^5 + \\ & 1701430351776b_5^4 + 1712361364288b_5^3 + 1130267765888b_5^2 + \\ & 441844540928b_5 + 77682954240,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{12} = & 310947840b_5^{10} + 5526157824b_5^9 + 44160825408b_5^8 + \\ & 208971740496b_5^7 + 648486737282b_5^6 + 1378999859720b_5^5 + \\ & 2035085879896b_5^4 + 2058129989472b_5^3 + 1365117190784b_5^2 + \\ & 536252620288b_5 + 94740336640,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{13} = & 179619840b_5^{10} + 3207738624b_5^9 + 25758391968b_5^8 + \\ & 122481167656b_5^7 + 381922138657b_5^6 + 816054739100b_5^5 + \\ & 1210057992636b_5^4 + 1229559244912b_5^3 + 819374744384b_5^2 + \\ & 323369355008b_5 + 57393162240,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{14} = & 48291840b_5^{10} + 865649664b_5^9 + 6977012352b_5^8 + \\ & 33297349920b_5^7 + 104204201492b_5^6 + 223449138512b_5^5 + \\ & 332500404592b_5^4 + 339030241728b_5^3 + 226699122944b_5^2 + \\ & 89767422976b_5 + 15984762880,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{15} = & 4400640b_5^{10} + 79052544b_5^9 + 638498832b_5^8 + \\ & 3053526960b_5^7 + 9575526032b_5^6 + 20574280847b_5^5 + \\ & 30675344842b_5^4 + 31337857848b_5^3 + 20994050624b_5^2 + \\ & 8328414976b_5 + 1485690880.\end{aligned}$$

La cantidad  $p_0(d_0)$  asociada con la aproximación lineal en el punto  $X_2$  es

$$p_0(d_0) = \frac{s_3}{s_4},$$

donde  $s_3$  y  $s_4$  están dados por

$$s_3 = (b_2^8\xi_{16} + b_2^7\xi_{17} + b_2^6\xi_{18} + b_2^5\xi_{19} + b_2^4\xi_{20} + b_2^3\xi_{21} + b_2^2\xi_{22}) cd_0^2,$$

$$s_4 = b_2^8\xi_{23} + b_2^7\xi_{24} + b_2^6\xi_{25} + b_2^5\xi_{26} + b_2^4\xi_{27} + b_2^3\xi_{28} + b_2^2\xi_{29} + b_2\xi_{30} + \xi_{31}$$

Here, all  $\xi_i$  with  $i = 16, \dots, 31$  are the following functions of the free positive parameter  $b_5$

$$\begin{aligned}\xi_{16} = & 248832b_5^7 + 3718368b_5^6 + 23085360b_5^5 + \\ & 77809320b_5^4 + 154551888b_5^3 + 181535616b_5^2 + \\ & 117038592b_5 + 32007168,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{17} = & 3324672b_5^7 + 45607344b_5^6 + 265450392b_5^5 + \\ & 850851648b_5^4 + 1623679896b_5^3 + 1846132992b_5^2 + \\ & 1158751872b_5 + 309884928\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{18} = & 15073920b_5^7 + 197016984b_5^6 + 1100664540b_5^5 + \\ & 3406761666b_5^4 + 6308922744b_5^3 + 6989896512b_5^2 + \\ & 4289891904b_5 + 1125031680,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{19} = & 30709440b_5^7 + 389692820b_5^6 + 2119325802b_5^5 + \\ & 6401436054b_5^4 + 11594955676b_5^3 + 12591152928b_5^2 + \\ & 7588301376b_5 + 1957549568,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{20} = & 30375840b_5^7 + 379695716b_5^6 + 2035217402b_5^5 + \\ & 6062594060b_5^4 + 10836850366b_5^3 + 11621078408b_5^2 + \\ & 6921004928b_5 + 1765529600,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{21} = & 14381472b_5^7 + 178678756b_5^6 + 951770906b_5^5 + \\ & 2817178926b_5^4 + 5003432532b_5^3 + 5331099344b_5^2 + \\ & 3154711488b_5 + 799678976,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{22} = & 2620992b_5^7 + 32563852b_5^6 + 173375078b_5^5 + \\ & 512707234b_5^4 + 909393214b_5^3 + 967331048b_5^2 + \\ & 571289536b_5 + 144487680,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{23} = & 589824b_5^7 + 6873088b_5^6 + 34115840b_5^5 + \\ & 93452480b_5^4 + 152467136b_5^3 + 148024832b_5^2 + \\ & 79097600b_5 + 17920000,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{24} = & 4915200b_5^7 + 56692736b_5^6 + 278252032b_5^5 + \\ & 752676288b_5^4 + 1210582016b_5^3 + 1156099456b_5^2 + \\ & 605889792b_5 + 134092800,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{25} = & 16465920b_5^7 + 188528640b_5^6 + 918138752b_5^5 + \\ & 2462904352b_5^4 + 3925200608b_5^3 + 3710414720b_5^2 + \\ & 1921873600b_5 + 419468288,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{26} = & 29392896b_5^7 + 336223232b_5^6 + 1637303168b_5^5 + \\ & 4396393088b_5^4 + 7022784832b_5^3 + 6664981472b_5^2 + \\ & 3473730944b_5 + 765229568,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{27} = & 31162368b_5^7 + 358833152b_5^6 + 1762411728b_5^5 + \\ & 4784088620b_5^4 + 7747794284b_5^3 + 7481465952b_5^2 + \\ & 3985539200b_5 + 902785536,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{28} = & 20398080b_5^7 + 237882368b_5^6 + 1185773504b_5^5 + \\ & 3274706844b_5^4 + 5410727808b_5^3 + 5348177696b_5^2 + \\ & 2927853888b_5 + 684742912,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{29} = & 8048640b_5^7 + 95249920b_5^6 + 482500768b_5^5 + \\ & 1356245516b_5^4 + 2284663048b_5^3 + 2306554624b_5^2 + \\ & 1292274224b_5 + 309960960,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{30} = & 1695744b_5^7 + 20318976b_5^6 + 104280064b_5^5 + \\ & 297149398b_5^4 + 507758880b_5^3 + 520306936b_5^2 + \\ & 296050912b_5 + 72157440,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{31} = & 135168b_5^7 + 1632512b_5^6 + 8446180b_5^5 + \\ & 24265775b_5^4 + 41810375b_5^3 + 43204648b_5^2 + \\ & 24791792b_5 + 6094080\end{aligned}$$

La cantidad  $-\text{tr } G(d_0)$  asociada con  $A_2$  está dada por la siguiente expresión:

$$-\text{tr } G(d_0) = \frac{\xi_{32}}{\xi_{33}},$$

donde  $\xi_{32}$  y  $\xi_{33}$  están dados por

$$\begin{aligned}\xi_{32} = & b_2^3 (2592b_5^5c_2 + 29904b_5^4c_2 + 131160b_5^3c_2 + 277776b_5^2c_2 + 286656b_5c_2 + 115968c_2) + \\ & b_2^2 (23616b_5^5c_2 + 230080b_5^4c_2 + 892276b_5^3c_2 + 1721568b_5^2c_2 + 1652416b_5c_2 + 631168c_2) + \\ & b_2 (45096b_5^5c_2 + 406772b_5^4c_2 + 1472172b_5^3c_2 + 2670560b_5^2c_2 + 2426592b_5c_2 + 882944c_2) + \\ & 19272b_5^5c_2 + 173476b_5^4c_2 + 625212b_5^3c_2 + 1127364b_5^2c_2 + 1016704b_5c_2 + 366720c_2,\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\xi_{33} = & b_2^3 (1920b_5^5 + 17472b_5^4 + 63380b_5^3 + 114584b_5^2 + 103264b_5 + 37120) + \\ & b_2^2 (6720b_5^5 + 61152b_5^4 + 221830b_5^3 + 401044b_5^2 + 361424b_5 + 129920) + \\ & b_2 (3840b_5^5 + 34944b_5^4 + 126760b_5^3 + 229168b_5^2 + 206528b_5 + 74240) + \\ & 480b_5^5 + 4368b_5^4 + 15845b_5^3 + 28646b_5^2 + 25816b_5 + 9280\end{aligned}$$

La condición de transversalidad que se obtiene del determinante de la matriz de suma bialterna asociada a  $A_2$  es

$$-D_d(|G(d_0)|) = -\frac{s_1^2}{s_2} < 0$$

# Bibliografía

- [AC15] Nijamuddin Ali and Santabrata Chakravarty. «Stability analysis of a food chain model consisting of two competitive preys and one predator». In: *Nonlinear Dynamics* 82.3 (2015), pp. 1303–1316.
- [And71] Aleksandr Aleksandrovich Andronov. *Theory of bifurcations of dynamic systems on a plane*. Israel Program for Scientific Translations., 1971.
- [AJ79] Aristotle Arapostathis and El Jury. «Remarks on redundancy in stability criteria and a counterexample to Fuller’s conjecture». In: *International Journal of Control* 29.6 (1979), pp. 1027–1034.
- [AY03] Toichiro Asada and Hiroyuki Yoshida. «Coefficient criterion for four-dimensional Hopf bifurcations: a complete mathematical characterization and applications to economic dynamics». In: *Chaos, Solitons & Fractals* 18.3 (2003), pp. 525–536.
- [BLS06] Steven M Baer, Bingtuan Li, and Hal L Smith. «Multiple limit cycles in the standard model of three species competition for three essential resources». In: *Journal of mathematical biology* 52.6 (2006), pp. 745–760.
- [BK91] Gerold Baier and Michael Klein. *A chaotic hierarchy*. World Scientific, 1991.
- [Bai16] Stephen A Baigent. «Lotka-Volterra dynamics: an introduction». In: World Scientific, 2016.
- [BGM17] Malay Banerjee, S Ghorai, and Nayana Mukherjee. «Approximated spiral and target patterns in Bazykin’s prey–predator model: multiscale perturbation analysis». In: *International Journal of Bifurcation and Chaos* 27.03 (2017), p. 1750038.
- [Baz98] Alexander D Bazykin. *Nonlinear dynamics of interacting populations*. World Scientific, 1998.
- [BKS07] Bernd Blasius, Jürgen Kurths, and Lewi Stone. *Complex Population Dynamics: Nonlinear Modeling in Ecology, Epidemiology, and Genetics*. Vol. 7. World Scientific, 2007.
- [Bog84] RI Bogdanov. «Bifurcation of the limit cycle of a family of plane vector fields/versal deformations of a singularity of a vector field on the plane in the case of zero eigenvalues». In: *Sel. Math. Sov.* 1 (1984), pp. 373–387.
- [CVD10] Francisco A Carrillo, Fernando Verduzco, and Joaquín Delgado. «Analysis of the Takens–Bogdanov bifurcation on m-parameterized vector fields». In: *International Journal of Bifurcation and Chaos* 20.04 (2010), pp. 995–1005.

- [Cas93] Víctor Castellanos Vargas. *Ciclos límite en dimensión 2*. Tesis de licenciatura, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco., 1993.
- [Cas+18] Víctor Castellanos, Francisco Eduardo Castillo-Santos, Miguel Angel Dela-Rosa, and Iván Loreto-Hernández. «Hopf and Bautin bifurcation in a tritrophic food chain model with Holling functional response types III and IV». In: *International Journal of Bifurcation and Chaos* 28.03 (2018), p. 1850035.
- [CC17] Víctor Castellanos and Ramón E Chan-López. «Existence of limit cycles in a three level trophic chain with Lotka–Volterra and Holling type II functional responses». In: *Chaos, Solitons & Fractals* 95 (2017), pp. 157–167.
- [CFL08] Víctor Castellanos, Manuel Falconi, and Jaume Llibre. «Periodic orbits in predator-prey systems with Holling functional responses». In: *Scientiae Mathematicae Japonicae* 67.2 (2008), pp. 205–218.
- [CRL+17] Francisco Eduardo Castillo-Santos, Miguel Angel Dela Rosa, Iván Loreto-Hernández, et al. «Existence of a limit cycle in an intraguild food web model with Holling type II and logistic growth for the common prey». In: *Applied Mathematics* 8.03 (2017), p. 358.
- [CC22a] E. Chan López and Víctor Castellanos. «TensorPureFunction». In: *Wolfram Function Repository: Instant-use add-on functions for the Wolfram Language* (2022). URL: <https://resources.wolframcloud.com/FunctionRepository/resources/TensorPureFunction/>.
- [CC22b] E. Chan-López and Víctor Castellanos. «BialternateSum». In: *Wolfram Function Repository: Instant-use add-on functions for the Wolfram Language* (2022). URL: <https://resources.wolframcloud.com/FunctionRepository/resources/BialternateSum/>.
- [Cha+22] E Chan-López, Víctor Castellanos, Héctor Argote Morales, and Sjoerd Smit. «DVectorField». In: *Wolfram Function Repository: Instant-use add-on functions for the Wolfram Language* (2022). URL: <https://resources.wolframcloud.com/FunctionRepository/resources/DVectorField/>.
- [CC22c] E Chan-López and Víctor Castellanos. «Biological control in a simple ecological model via subcritical Hopf and Bogdanov-Takens bifurcations». In: *Chaos, Solitons & Fractals* 157 (2022), p. 111921.
- [CWY18] Shanshan Chen, Junjie Wei, and Jinzhu Yu. «Stationary patterns of a diffusive predator-prey model with Crowley–Martin functional response». In: *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 39 (2018), pp. 33–57.
- [CZ21] Lifang Cheng and Litao Zhang. «Bogdanov–Takens bifurcation of a Holling IV prey–predator model with constant-effort harvesting». In: *Journal of Inequalities and Applications* 2021.1 (2021), pp. 1–23.

- [CT97] Edward F Connor and Melissa P Taverner. «The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit». In: *Oikos* (1997), pp. 6–25.
- [DWM05] Peter C De Ruiter, Volkmar Wolters, and John C Moore. *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change*. Elsevier, 2005.
- [DP74] RM DeSantis and William A Porter. «On the generalization of the Volterra principle of inversion». In: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 48.3 (1974), pp. 743–748.
- [Don+15] Yaying Dong, Shunli Zhang, Shanbing Li, and Yanling Li. «Qualitative analysis of a predator–prey model with Crowley–Martin functional response». In: *International Journal of Bifurcation and Chaos* 25.09 (2015), p. 1550110.
- [Ede05] Leah Edelstein-Keshet. *Mathematical models in biology*. SIAM, 2005.
- [Ehl98] LE Ehler. *Invasion Biology and Biological Control* 1. 1998.
- [Fre80] Herbert I Freedman. *Deterministic mathematical models in population ecology*. Vol. 57. Marcel Dekker Incorporated, 1980.
- [Fuj77] Koichi Fujii. «Complexity-stability relationship of two-prey-one-predator species system model: Local and global stability». In: *Journal of Theoretical Biology* 69.4 (1977), pp. 613–623.
- [Ful68] AT Fuller. «Conditions for a matrix to have only characteristic roots with negative real parts». In: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 23.1 (1968), pp. 71–98.
- [Gan59] FR Gantmacher. «The Theory of Matrices (Chelsea, New York)». In: *Search in* (1959).
- [Gau32] Georgii Frantsevich Gause. «Experimental studies on the struggle for existence: I. Mixed population of two species of yeast». In: *Journal of experimental biology* 9.4 (1932), pp. 389–402.
- [Gov00] Willy JF Govaerts. *Numerical methods for bifurcations of dynamical equilibria*. SIAM, 2000.
- [GS99] Willy Govaerts and Bart Sijnave. «Matrix manifolds and the Jordan structure of the bialternate matrix product». In: *Linear Algebra and its Applications* 292.1-3 (1999), pp. 245–266.
- [Guc07] John Guckenheimer. «Bifurcation». In: *Scholarpedia* 2.6 (2007), p. 1517.
- [GH13] John Guckenheimer and Philip Holmes. *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*. Vol. 42. Springer Science & Business Media, 2013.
- [GK07] John Guckenheimer and Yuri A Kuznetsov. «Bautin bifurcation». In: *Scholarpedia* 2.5 (2007), p. 1853. URL: [http://www.scholarpedia.org/article/Bautin\\_bifurcation](http://www.scholarpedia.org/article/Bautin_bifurcation).
- [GMS97] John Guckenheimer, Mark Myers, and Bernd Sturmfels. «Computing hopf bifurcations i». In: *SIAM Journal on Numerical Analysis* 34.1 (1997), pp. 1–21.

- [Has13] Alan Hastings. *Population biology: concepts and models*. Springer Science & Business Media, 2013.
- [HTH93] Bradford A Hawkins, Matthew B Thomas, and Michael E Hochberg. «Refuge theory and biological control». In: *Science* 262.5138 (1993), pp. 1429–1432.
- [Hop55] Eberhard Hopf. «Repeated branching through loss of stability, an example». In: *Proceedings of the conference on differential equations, Maryland*. 1955, pp. 49–56.
- [Hos+21] Sajjad Hossain, Md Manarul Haque, M Humayun Kabir, M Osman Gani, and Sahabuddin Sarwardi. «Complex spatiotemporal dynamics of a harvested prey–predator model with Crowley–Martin response function». In: *Results in Control and Optimization* 5 (2021), p. 100059.
- [HHW78] SB Hsu, SP Hubbell, and Paul Waltman. «A contribution to the theory of competing predators». In: *Ecological Monographs* 48.3 (1978), pp. 337–349.
- [Huf12] Carl B Huffaker. *Theory and practice of biological control*. Elsevier, 2012.
- [IP15] Mimmo Iannelli and Andrea Pugliese. *An introduction to mathematical population dynamics: along the trail of volterra and lotka*. Vol. 79. Springer, 2015.
- [JP75] Eliahu Ibrahim Jury and HM Paynter. «Inners and stability of dynamic systems». In: (1975).
- [Kit65] Charles Kittel. *Mechanics Berkeley Physics Course Vol 1*. Tata Macgrawhill Publishing Company, 1965.
- [KH94] Aaron Klebanoff and Alan Hastings. «Chaos in one-predator, two-prey models: cgeneral results from bifurcation theory». In: *Mathematical biosciences* 122.2 (1994), pp. 221–233.
- [KS05] AM Koss and WE Snyder. «Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators». In: *Biological Control* 32.2 (2005), pp. 243–251.
- [KV08] Wieslaw Krajewski and Umberto Viaro. «Locating the equilibrium points of a predator–prey model by means of affine state feedback». In: *Journal of the Franklin Institute* 345.5 (2008), pp. 489–498.
- [KE03] Vlastimil Křivan and Jan Eisner. «Optimal foraging and predator–prey dynamics III». In: *Theoretical population biology* 63.4 (2003), pp. 269–279.
- [Kuz04] Yuri A. Kuznetsov. *Elements of applied bifurcation theory*. 3rd ed. Springer, 2004.
- [Liu94] Wei-Min Liu. «Criterion of Hopf Bifurcations without Using Eigenvalues». In: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 182 (1994), pp. 250–256.
- [Lot20] Alfred J Lotka. «Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems». In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 6.7 (1920), pp. 410–415.
- [Lot25] Alfred James Lotka. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, 1925.

- [LX22] Weijie Lu and Yonghui Xia. «Periodic solution of a stage-structured predator-prey model with Crowley-Martin type functional response». In: *AIMS Mathematics* 7.5 (2022), pp. 8162–8175.
- [MTT04] Michael Madsen, Steen Terkildsen, and Søren Toft. «Microcosm studies on control of aphids by generalist arthropod predators: effects of alternative prey». In: *BioControl* 49.5 (2004), pp. 483–504.
- [Mag+08] Christelle Magal, Chris Cosner, Shigui Ruan, and Jérôme Casas. «Control of invasive hosts by generalist parasitoids». In: *Mathematical Medicine and Biology: a journal of the IMA* 25.1 (2008), pp. 1–20.
- [MF04] Piero Manfredi and Luciano Fanti. «Cycles in dynamic economic modelling». In: *Economic Modelling* 21.3 (2004), pp. 573–594.
- [MM12] Jerrold E Marsden and Marjorie McCracken. *The Hopf bifurcation and its applications*. Vol. 19. Springer Science & Business Media, 2012.
- [May72] Robert M May. «Limit cycles in predator-prey communities». In: *Science* 177.4052 (1972), pp. 900–902.
- [May19] Robert M May. «Stability and complexity in model ecosystems». In: *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton university press, 2019.
- [McG+08] Edward A McGehee, Noel Schutt, Desiderio A Vasquez, and Enrique Peacock-Lopez. «Bifurcations, and temporal and spatial patterns of a modified Lotka–Volterra model». In: *International Journal of Bifurcation and Chaos* 18.08 (2008), pp. 2223–2248.
- [MW85] Wolfgang Metzler and Wilfried Wischniewsky. «Bifurcations of equilibria in Bazykin’s predator-prey model». In: *Mathematical Modelling* 6.2 (1985), pp. 111–123.
- [Mir+98] MMM Miranda, M Picanço, JC Zanuncio, and RNC Guedes. «Ecological life table of tuta absoluta (Meyrick)(Lepidoptera: Gelechiidae)». In: *Biocontrol Science and Technology* 8.4 (1998), pp. 597–606.
- [Mis94] Tetsuya Misawa. «Conserved quantities and symmetry for stochastic dynamical systems». In: *Physics Letters A* 195.3-4 (1994), pp. 185–189.
- [MY92] H Miyagi and K Yamashita. «Robust stability of Lure systems with multiple nonlinearities». In: *IEEE Transactions on Automatic Control* 37.6 (1992), pp. 883–886.
- [Mor09] Peter J Morin. *Community ecology*. John Wiley & Sons, 2009.
- [Mul14] A. Jan Mulder Christian & Hendriks. «Half saturation constants in functional responses». In: *Global Ecology & Conservation* 2 (2014), pp. 161–169.
- [MD95] Denis Mustafa and Timothy N Davidson. «Block bialternate sum and associated stability formulae». In: *Automatica* 31.9 (1995), pp. 1263–1274.

- [NUM99] Toshiyuki Namba, Asako Umemoto, and Eriko Minami. «The effects of habitat fragmentation on persistence of source–sink metapopulations in systems with predators and prey or apparent competitors». In: *Theoretical Population Biology* 56.1 (1999), pp. 123–137.
- [NP99] Claudia Neuhauser and Stephen W Pacala. «An explicitly spatial version of the Lotka-Volterra model with interspecific competition». In: *The Annals of Applied Probability* 9.4 (1999), pp. 1226–1259.
- [PFS20] Alberto Padoan, Fulvio Forni, and Rodolphe Sepulchre. «Model reduction by balanced truncation of dominant Lure systems». In: *IFAC-PapersOnLine* 53.2 (2020), pp. 5617–5622.
- [PG12] Kathy Erika Peralta Parra and Gamaliel Blé González. «Sistema depredador presa con respuesta funcional Crowley-Martin». In: *Journal of Basic Sciences* 11.1 (2012).
- [Pea04] E Peacock-López. «Ecological model of competitive species and the role of intraspecies interaction in the formation of spatio-temporal patterns». In: *WSEAS Trans. Biol. Biomed* 1 (2004), pp. 76–81.
- [PDP05] Alison B Peet, Peter A Deutsch, and Enrique Peacock-López. «Complex dynamics in a three-level trophic system with intraspecies interaction». In: *Journal of Theoretical Biology* 232.4 (2005), pp. 491–503.
- [Per13] Lawrence Perko. *Differential equations and dynamical systems*. Vol. 7. Springer Science & Business Media, 2013.
- [Pul+22] Melissa Pulley, Leoncio Rodriguez, Matthew Lewis, Brynja Kohler, and Luis Gordillo. «Guiding Students to Understand Functional Responses: Holling’s Disc Experiment Revisited». In: *PRIMUS* 32.2 (2022), pp. 124–136.
- [Ráz17] Tim Ráz. «The volterra principle generalized». In: *Philosophy of Science* 84.4 (2017), pp. 737–760.
- [Rey22] Álvaro Reyes García. *Competencia y depredación: el arribo de una especie exótica al medio*. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, CDMX., 2022.
- [Rob12] Rex Clark Robinson. *An introduction to dynamical systems: continuous and discrete*. Vol. 19. American Mathematical Soc., 2012.
- [Ros71] Michael L Rosenzweig. «Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time». In: *Science* 171.3969 (1971), pp. 385–387.
- [RM63] Michael L Rosenzweig and Robert H MacArthur. «Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions». In: *The American Naturalist* 97.895 (1963), pp. 209–223.

- [Rou77] Edward John Routh. *A Treatise on the Stability of a Given State of Motion: Particularly Steady Motion. Being the Essay to which the Adams Prize was Adjudged in 1877, in the University of Cambridge*. Macmillan and Company, 1877.
- [San96] Marco Sandri. «Numerical calculation of Lyapunov exponents». In: *Mathematica Journal* 6.3 (1996), pp. 78–84.
- [SW20] Gunog Seo and Gail SK Wolkowicz. «Pest control by generalist parasitoids: a bifurcation theory approach». In: *Discrete and Continuous Dynamical Systems-S* 13.11 (2020), pp. 3157–3187.
- [SS05] Rodolphe Sepulchre and Guy-Bart Stan. «Feedback mechanisms for global oscillations in Lure systems». In: *Systems & Control Letters* 54.8 (2005), pp. 809–818.
- [SDR14] Maria M Seron, José A De Doná, and Jan H Richter. «Invariant-set-based fault diagnosis in Lure systems». In: *International Journal of Robust and Nonlinear Control* 24.16 (2014), pp. 2405–2422.
- [Sig07] Karl Sigmund. «Kolmogorov and population dynamics». In: *Kolmogorov's heritage in mathematics*. Springer, 2007, pp. 177–186.
- [SG01] Garrick T Skalski and James F Gilliam. «Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model». In: *Ecology* 82.11 (2001), pp. 3083–3092.
- [Sté00] Cyparissos Stéphanos. «Sur une extension du calcul des substitutions linéaires». In: *Journal de Mathématiques pures et Appliquées* 6 (1900), pp. 73–128.
- [Tak01] Floris Takens. «Forced oscillations and bifurcations». In: *Global analysis of dynamical systems*. CRC Press, 2001, pp. 11–71.
- [Tiw+19] Vandana Tiwari, Jai Prakash Tripathi, Syed Abbas, Jin-Shan Wang, Gui-Quan Sun, and Zhen Jin. «Qualitative analysis of a diffusive Crowley–Martin predator–prey model: the role of nonlinear predator harvesting». In: *Nonlinear Dynamics* 98 (2019), pp. 1169–1189.
- [Tri+20] Jai Prakash Tripathi, Sarita Bugalia, Vandana Tiwari, and Yun Kang. «A predator–prey model with Crowley–Martin functional response: A nonautonomous study». In: *Natural Resource Modeling* 33.4 (2020), e12287.
- [Tur13] Peter Turchin. «Complex population dynamics». In: *Complex Population Dynamics*. Princeton university press, 2013.
- [Van+01] Minus Van Baalen, Vlastimil Křivan, Paul CJ van Rijn, and Maurice W Sabelis. «Alternative food, switching predators, and the persistence of predator–prey systems». In: *The American Naturalist* 157.5 (2001), pp. 512–524.
- [Ver38] Pierre-François Verhulst. «Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement». In: *Corresp. Math. Phys.* 10 (1838), pp. 113–126.

- [Vol26] Vito Volterra. «Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi». In: (1926).
- [Wal94] Sandra J Walde. «Immigration and the dynamics of a predator-prey interaction in biological control». In: *Journal of Animal Ecology* (1994), pp. 337–346.
- [WR08] Michael Weisberg and Kenneth Reisman. «The robust Volterra principle». In: *Philosophy of science* 75.1 (2008), pp. 106–131.
- [Wig03] Stephen Wiggins. *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*. Vol. 2. 3. Springer, 2003.
- [Xia+20] Chuang Xiang, Jicai Huang, Shigui Ruan, and Dongmei Xiao. «Bifurcation analysis in a host-generalist parasitoid model with Holling II functional response». In: *Journal of Differential Equations* 268.8 (2020), pp. 4618–4662.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

# Ramón Eduardo Chan López.pdf

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco

## Detalles del documento

Identificador de la entrega

trn:oid:::3117:579101812

Fecha de entrega

15 abr 2026, 6:32 p.m. GMT-6

Fecha de descarga

15 abr 2026, 6:46 p.m. GMT-6

Nombre del archivo

Ramón Eduardo Chan López.pdf

Tamaño del archivo

5.5 MB

161 páginas

36.919 palabras

220.300 caracteres




# 11% Similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para ca...

## Filtrado desde el informe


- ▶ Bibliografía
- ▶ Coincidencias menores (menos de 10 palabras)
- ▶ Abstract

## Fuentes principales

- 10%  Fuentes de Internet
- 2%  Publicaciones
- 0%  Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

## Marcas de integridad




### N.º de alerta de integridad para revisión

-  **Caracteres reemplazados**  
1485 caracteres sospechosos en N.º de páginas  
Las letras son intercambiadas por caracteres similares de otro alfabeto.

Los algoritmos de nuestro sistema analizan un documento en profundidad para buscar inconsistencias que permitirían distinguirlo de una entrega normal. Si advertimos algo extraño, lo marcamos como una alerta para que pueda revisarlo.

Una marca de alerta no es necesariamente un indicador de problemas. Sin embargo, recomendamos que preste atención y la revise.

## Fuentes principales

- 10%  Fuentes de Internet
- 2%  Publicaciones
- 0%  Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

## Fuentes principales

Las fuentes con el mayor número de coincidencias dentro de la entrega. Las fuentes superpuestas no se mostrarán.

1	Internet	e-spacio.uned.es	4%
2	Internet	lic.mat.uson.mx	<1%
3	Internet	zagan.unizar.es	<1%
4	Internet	hdl.handle.net	<1%
5	Internet	posgrado.mat.uson.mx	<1%
6	Internet	repositorio.usm.cl	<1%
7	Internet	repositorioinstitucional.buap.mx	<1%
8	Trabajos entregados	Universidad Juárez Autónoma de Tabasco on 2025-09-11	<1%
9	Internet	core.ac.uk	<1%
10	Internet	vdoc.pub	<1%
11	Internet	ddd.uab.cat	<1%

12	Publicación	Yuri A. Kuznetsov. "Elements of Applied Bifurcation Theory", Springer Nature, 2004	<1%
13	Internet	creativecommons.org	<1%
14	Internet	keep-dev.lib.asu.edu	<1%
15	Internet	ri.ues.edu.sv	<1%
16	Internet	dblp.dagstuhl.de	<1%
17	Internet	export.arxiv.org	<1%
18	Publicación	Sandor, Joshua Francis. "The Discrete Bootstrap for Quantum Thermodynamics", ...	<1%
19	Internet	sciforum.net	<1%
20	Internet	repositorio.uns.edu.pe	<1%
21	Internet	saritabugalia.com	<1%
22	Internet	www.docme.ru	<1%
23	Internet	repositorio.uptc.edu.co	<1%
24	Publicación	D. L. DeAngelis, R. A. Goldstein, R. V. O'Neill. "A Model for Tropic Interaction", Ecol...	<1%
25	Internet	dukespace.lib.duke.edu	<1%

26	Internet	cbi.izt.uam.mx	<1%
27	Internet	coek.info	<1%
28	Internet	biblio.ugent.be	<1%
29	Internet	paguirre.mat.utfsm.cl	<1%
30	Publicación	A. Algaba, F. Fernández-Sánchez, M. Merino, A.J. Rodríguez-Luis. "Homoclinic beh...	<1%
31	Internet	arxiv.org	<1%
32	Internet	ia800608.us.archive.org	<1%
33	Internet	ri.ujat.mx	<1%
34	Internet	upcommons.upc.edu	<1%
35	Internet	bibliotecadigital.exactas.uba.ar	<1%
36	Internet	journal.ummat.ac.id	<1%
37	Publicación	Linyi Ma, Dongpo Hu, Zhaowen Zheng, Cui-Qin Ma, Ming Liu. "Multiple bifurcatio...	<1%
38	Publicación	Aristotle Arapostathis. "Remarks on redundance in stability criteria and a counte...	<1%
39	Internet	acikbilim.yok.gov.tr	<1%

40	Internet	es.scribd.com	<1%
41	Internet	sciendo.com	<1%
42	Internet	yorkspace.library.yorku.ca	<1%
43	Publicación	"Time and Space in Economics", Springer Science and Business Media LLC, 2007	<1%
44	Publicación	Xuyin Wang, Weiguo Liu. "Optimal Different Due-Date Assignment Scheduling wit..."	<1%
45	Internet	www.sabiia.cnptia.embrapa.br	<1%
46	Publicación	Irina Bashkirtseva, Lev Ryashko, Tatyana Ryazanova. "Stochastic variability and t..."	<1%
47	Internet	gregori-blanco.blogspot.com	<1%
48	Internet	www.ieice.org	<1%
49	Internet	ouci.dntb.gov.ua	<1%
50	Internet	revistas.ujat.mx	<1%
51	Internet	tel.archives-ouvertes.fr	<1%
52	Publicación	Gamaliel Blé, Víctor Castellanos, Miguel A. Dela-Rosa. "Coexistence of species in a..."	<1%
53	Publicación	W. H. Settle, L. T. Wilson. "Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Inter..."	<1%

54	Internet	www.dspace.uce.edu.ec	<1%
55	Internet	www.tandfonline.com	<1%
56	Internet	www.ummisco.ird.fr	<1%
57	Internet	1library.org	<1%
58	Publicación	Maletzky, Tobias(Fuchs, Harald). "Kanten- und Oberflächenplasmonen in der Nah...	<1%
59	Publicación	Shaher Zyoud, Siwar M. Omair, Susan A. Jarrad. "A two-stage model of the fuzzy a...	<1%
60	Internet	www.scopus.com	<1%
61	Publicación	Lin Cai. "<![CDATA[A Genetic Fuzzy Controller for Vehicle Automatic Steering Cont...	<1%
62	Publicación	Wills, Alan Cameron. "Formal methods applied to object-oriented programming.",...	<1%
63	Internet	pdfcoffee.com	<1%
64	Internet	wikimonde.com	<1%
65	Internet	www.aimspress.com	<1%
66	Internet	www.animal-ethics.org	<1%
67	Internet	www.medrxiv.org	<1%

68	Publicación	Chihiro Watanabe. "Managing Innovation in Japan", Springer Science and Busines...	<1%
69	Internet	www.scirp.org	<1%
70	Internet	de.slideshare.net	<1%
71	Internet	idus.us.es	<1%
72	Internet	mediatum.ub.tum.de	<1%
73	Internet	repository.sdu.edu.kz	<1%
74	Internet	resources.wolframcloud.com	<1%