



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN MATEMÁTICAS.

---

MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ORIENTACIÓN EN  
MATEMÁTICAS APLICADAS.

MECANISMOS ESTABILIZADORES EN MODELOS  
PRESA-DEPREDADOR CON ESTRUCTURA POR  
EDAD

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

CON ORIENTACIÓN EN  
MATEMÁTICAS APLICADAS

P R E S E N T A:

**FERNANDO SALDAÑA GARCÍA**

DIRECTOR DE TESIS:

**DR. FRANCISCO JAVIER SOLÍS LOZANO.**

Guanajuato, Gto. México.

Julio 2016

*A mis padres*

---

---

# AGRADECIMIENTOS

Por la dirección del presente trabajo, por su tiempo, confianza y apoyo, agradezco al Dr. Francisco Javier Solís Lozano.

A mis sinodales, Dr. Ignacio Barradas y Dr. Benito Chen, sus perspicaces y acertados comentarios contribuyeron significativamente a la mejora de este trabajo de tesis.

A mis compañeros y amigos del cubículo  $L2$ , por hacer más amena mi estancia en Guajalajara. Estos dos años no hubieran sido lo mismo sin ustedes.

Al Centro de Investigación en Matemáticas A.C. por concederme la oportunidad de continuar mi aprendizaje y enriquecer mi desarrollo tanto profesional como personal.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado durante mis estudios de maestría.

A todos ustedes, gracias.

---

---

# ÍNDICE GENERAL

<b>Agradecimientos</b>	<b>ii</b>
<b>Introducción</b>	<b>v</b>
<b>1. Conceptos Básicos</b>	<b>1</b>
1.1. Introducción . . . . .	1
1.2. Sistemas Dinámicos . . . . .	1
1.2.1. Estabilidad de las Soluciones . . . . .	3
1.2.2. Clasificación de las Soluciones Estacionarias . . . . .	6
1.3. Bifurcaciones Locales de Puntos Fijos . . . . .	7
1.3.1. Bifurcación Silla-Nodo . . . . .	9
1.3.2. Bifurcación de Tenedor . . . . .	10
1.3.3. Bifurcación Transcrítica . . . . .	12
1.3.4. Bifurcación de Hopf . . . . .	13
<b>2. Modelos Presa-Depredador Estructurados</b>	<b>16</b>
2.1. Introducción . . . . .	16
2.2. La Ecuación de McKendrick . . . . .	18
2.3. El Modelo Base . . . . .	21
<b>3. Mecanismos estabilizadores</b>	<b>28</b>
3.1. Introducción . . . . .	28
3.2. Competencia intraespecífica . . . . .	29
3.2.1. Depredación Selectiva . . . . .	40
	<b>III</b>

---

3.3. Canibalismo . . . . .	45
3.4. Pesca . . . . .	50
<b>4. Conclusiones</b>	<b>53</b>

---

# INTRODUCCIÓN

Interacciones del tipo presa-depredador son omnipresentes en el mundo biológico y uno de los temas más importantes en ecología. El estudio teórico de la depredación ha tenido una larga y exitosa historia que se remonta a las ecuaciones de Lotka-Volterra,

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(\alpha_1 - \lambda_1 N_2), \quad \alpha_1, \lambda_1 > 0 \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(-\alpha_2 + \lambda_2 N_1), \quad \alpha_2, \lambda_2 > 0 \quad (2)$$

donde  $N_1$  representa la población total de presas y  $N_2$  la de los depredadores. Este modelo data de la tercera década del siglo pasado y ha tenido una inmensa influencia en aspectos tanto teóricos como aplicados en dinámicas poblacionales.

Una importante premisa de modelado que se hace comúnmente en modelos de dinámica poblacional se refiere a la homogeneidad de los individuos. Los modelos matemáticos a menudo constan de ecuaciones para el tamaño total de la población y, en efecto, tratan a todos los individuos dentro de la población como idénticos. Esto es cierto para el modelo clásico de Lotka-Volterra y de hecho es una hipótesis común en muchos de los modelos actuales. Sin embargo, los individuos en las poblaciones difieren en cuanto a sus características fisiológicas y de comportamiento y por lo tanto en la forma en que interactúan con su entorno.

En consecuencia, procesos vitales como reproducción, muerte, crecimiento, metabolismo y un largo etcétera, varían según el individuo y su etapa de vida. Por ejemplo, la fertilidad de los individuos jóvenes es generalmente muy diferente a la de los individuos viejos. Modelos precisos de la dinámica a nivel de población, por tanto, requieren una conexión con las tasas vitales a nivel individual. Una de tales conexiones es proporcionada por los modelos estructurados por edad.

A medida que la importancia de la estructura por edad se ha vuelto más ampliamente reconocida, hay un número creciente de artículos sobre poblaciones en interacción con inclusión de estructura por edad, véanse por ejemplo [3, 5, 14, 19, 20, 28–32].

Muchos tipos diferentes de ecuaciones matemáticas se han utilizado para formular modelos poblacionales estructurados. Una distinción muy general entre los diferentes tipos de modelos es si las variables son discretas o continuas. En el caso continuo Sharpe, Lotka y McKendrick fueron los primeros en introducir edad en los modelos de dinámicas poblacionales.

El modelo Sharpe-Lotka-McKendrick [36] supone que podemos describir una población por una función de dos variables  $\rho(\omega, t)$  que representa la densidad de individuos de edad  $\omega$  al tiempo  $t$ . Se considera también que la salida y entrada de individuos en la población son solo debidas a la muerte y nacimiento de los mismos. De esta forma, la evolución del sistema se describe por una ecuación diferencial parcial de primer orden

$$\rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega)\rho(\omega, t) = 0, \quad (3)$$

donde  $\mu(\omega)$  representa la tasa de mortalidad de los individuos de edad  $\omega$ . A su vez, se supone que el proceso de renovación de individuos es descrito por la siguiente ley de nacimientos

$$\rho(0, t) = \int_0^\infty \beta(\omega)\rho(\omega, t)d\omega. \quad (4)$$

Aquí la función de fertilidad  $\beta(\omega)$  modela la capacidad de procreación de los individuos. Para completar el modelo se especifica una distribución poblacional inicial

$$\rho(\omega, 0) = \varphi(\omega), \quad \omega \geq 0, \quad (5)$$

la cual, por supuesto, es una función no negativa. El modelo completo es

$$\rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega)\rho(\omega, t) = 0 \quad (6)$$

$$\rho(0, t) = \int_0^\infty \beta(\omega)\rho(\omega, t)d\omega \quad (7)$$

$$\rho(\omega, 0) = \varphi(\omega). \quad (8)$$

El problema (6)-(8) constituye el modelo lineal clásico de la dinámica poblacional edad-dependiente. La ecuación (6) que es conocida como la ecuación de McKendrick [24] está implícita en obras anteriores de Sharpe y Lotka.

Una objeción fuerte al modelo Sharpe-Lotka-McKendrick yace en el hecho de que las funciones de mortalidad y fertilidad son independientes de la población total  $P$ . Por ejemplo,

parece lógico suponer que a mayor población mayor será su tasa de mortalidad. Si modificamos esto y suponemos que tales funciones dependen de  $P$  llegamos al modelo de Gurtin y MacCamy [12]

$$\rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega, P)\rho(\omega, t) = 0 \quad (9)$$

$$B(t) = \rho(0, t) = \int_0^\infty \beta(\omega, P)\rho(\omega, t)d\omega \quad (10)$$

$$\rho(\omega, 0) = \varphi(\omega), \quad (11)$$

donde la población total está dada por

$$P(t) = \int_0^\infty \rho(\omega, t)d\omega. \quad (12)$$

Suponiendo que  $\mu$ ,  $\beta$  y  $\varphi$  son funciones no negativas y suficientemente suaves (en un sentido muy preciso) Gurtin y MacCamy probaron la existencia de una única solución para un pequeño intervalo de tiempo. Si además suponemos que la función de fertilidad  $\beta$  está acotada, la existencia y unicidad es global.

Todos estos resultados están basados en la reducción del problema (9)-(12) al siguiente par de ecuaciones integrales para la población total  $P$  y la tasa de nacimientos  $B$

$$P(t) = \int_0^t K(t - \omega, t; P(t))B(\omega)d\omega + \int_0^\infty L(\omega, t; P(t))\varphi(\omega)d\omega, \quad (13)$$

$$B(t) = \int_0^t \beta(t - \omega; P(t))K(t - \omega, t; P(t))B(\omega)d\omega \quad (14)$$

$$+ \int_0^\infty \beta(\omega + t, P(t))L(\omega, t; P(t))\varphi(\omega)d\omega, \quad (15)$$

donde los funcionales  $K$  y  $L$  están dados por

$$K(\alpha, t; P(t)) = e^{-\int_{t-\alpha}^t \mu(\alpha+\tau-t, P(\tau))d\tau} \quad (16)$$

$$L(\alpha, t; P(t)) = e^{-\int_0^t \mu(\tau+\alpha, P(\tau))d\tau}. \quad (17)$$

Estas ecuaciones resultan ser extensiones naturales de la ecuación integral de Volterra para  $B(t)$  que ocurre en el modelo lineal de Sharpe-Lotka-McKendrick y se estudian por un argumento de punto fijo.

En general, el análisis de este tipo de modelos no es nada sencillo. Particularmente, cuando la estructura por edad se introduce en interacciones multiespecie, los modelos se tornan extraordinariamente complejos. Por lo tanto, es comprensible que muchos estudios en



la dinámica de relaciones depredador-presa con inclusión de estructura por edad supongan la estructura en una sola de las especies, ya sea en los depredadores [5] o en las presas [22].

Otra premisa frecuente que simplifica los cálculos concierne a la dependencia de la función de mortalidad con respecto a la edad. De hecho, en [14] haciendo caso omiso de esta dependencia y bajo una forma específica de la tasa reproductiva, combinan el modelo Sharpe-Lotka-McKendrick con las ecuaciones Lotka-Volterra. El proceso de evolución del modelo resultante se reduce al siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\dot{P} = -\mu P + M(B, Q) \quad (18)$$

$$\dot{B} = -\gamma B + \beta_0 A \quad (19)$$

$$\dot{A} = -\gamma A + M(B, Q) \quad (20)$$

$$\dot{Q} = -bQ + cBQ, \quad (21)$$

donde  $B$  son miembros de la población de presas recién nacidos,  $A$  es una variable auxiliar y  $P$ ,  $Q$  representan las poblaciones de presas y depredadores, respectivamente. Todas las constantes son positivas y  $M(B, Q) = \max(B - kBQ, 0)$ .

Un atributo clave buscado en estos modelos es la coexistencia a largo plazo de las especies, característica de la cual no goza el modelo (18)-(21) cuya predicción son oscilaciones de amplitud creciente que resultan en la extinción de ambas especies.

En este contexto, Solís [29] desarrolló un modelo depredador-presa con depredadores selectivos, competencia intraespecífica en la población de presas y una tasa de faenado sobre la población de depredadores. Su sistema es

$$\frac{dP_1}{dt} = -\mu_0 - rP_1^2 + \frac{B}{1 + kP_2} \quad (22)$$

$$\frac{dB}{dt} = -\gamma B - rP_1 B + \beta_0 A \quad (23)$$

$$\frac{dA}{dt} = -\gamma A - rP_1 A + \frac{B}{1 + kP_2} \quad (24)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = -bP_2 + cBP_2 - \lambda(1 - e^{-dP_2}) \quad (25)$$

el término  $\lambda(1 - e^{-dP_2})$  representa la ya mencionada tasa de faenado y el parámetro  $r$  refleja el grado de competencia intraespecífica cuya inclusión permitió la coexistencia de las especies, resultado que se encontró haciendo análisis de bifurcación numérico sobre el parámetro  $r$ .

El presente trabajo se puede entender como una generalización del sistema anterior. El objetivo principal es construir una serie de modelos presa-depredador extendiendo la estructura

por edad a ambas especies y analizar sus soluciones para un amplio régimen de valores de los parámetros. Nos enfocaremos principalmente en la búsqueda de condiciones que nos permitan encontrar coexistencia de las especies ya sea por medio de puntos de equilibrio (localmente) asintóticamente estables o soluciones periódicas estables poniendo especial atención a este último caso debido a que es el tipo de interacción más comúnmente aceptado en modelos presa-depredador.

En el primer capítulo presentamos algunas definiciones básicas concernientes a la teoría de sistemas dinámicos cuya evolución es en tiempo continuo, los conceptos de punto de equilibrio, estabilidad y soluciones periódicas se establecen formalmente en las primeras dos secciones. Posteriormente se da una breve descripción de algunos de los diversos tipos de bifurcaciones locales de puntos fijos esto debido a que más adelante aplicaremos la teoría de bifurcación desde una perspectiva numérica para analizar, predecir y entender posibles inestabilidades en nuestros modelos.

En el segundo capítulo suministramos los detalles de la derivación de la ecuación de McKendrick [24] cuya importancia es considerable en este trabajo debido a que en principio la evolución de nuestros modelos se rige básicamente por dos ecuaciones de este tipo,

$$\frac{\partial \rho}{\partial \omega} + \frac{\partial \rho}{\partial t} + \mu(\omega, P)\rho + \alpha_0(\omega)\rho D = 0 \quad (26)$$

$$\frac{\partial \sigma}{\partial \omega} + \frac{\partial \sigma}{\partial t} + \nu(\omega, D)\sigma - \gamma_0(\omega)\sigma P = 0. \quad (27)$$

Sin embargo, bajo condiciones precisas, llevamos lo anterior al siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\dot{P}(t) = -\mu(P, D)P(t) + \rho(0, t) \quad (28)$$

$$\dot{B}_\rho(t) = -(\mu(P, D) + c)B_\rho(t) + \beta_1 A_1(t) \quad (29)$$

$$\dot{A}_1(t) = -(\mu(P, D) + c)A_1(t) + \rho(0, t) \quad (30)$$

$$\dot{D}(t) = -\nu(P, D)D(t) + \sigma(0, t) \quad (31)$$

$$\dot{B}_\sigma(t) = -(\nu(P, D) + k)B_\sigma(t) + \beta_2 A_2(t) \quad (32)$$

$$\dot{A}_2(t) = -(\nu(P, D) + k)A_2(t) + \sigma(0, t). \quad (33)$$

Este sistema servirá como base para los modelos que se presentan más adelante. Los detalles de su construcción e interpretación se dan en la sección 2.3.

En el tercer capítulo estudiamos los efectos de la competencia y depredación intraespecífica como reguladores poblacionales denso-dependientes. Para las simulaciones numéricas, uti-

lizamos el software AUTO-07P, el cual es una herramienta para la simulación y análisis de sistemas dinámicos cuyo atributo primordial es su capacidad para esquematizar diagramas de bifurcación.

En el cuarto y último capítulo presentamos las conclusiones y perspectivas referentes a los resultados obtenidos de los capítulos precedentes. Cerramos enunciando posibles líneas de investigación que quedan abiertas hacia donde podemos orientar trabajos posteriores.

---

---

# CAPÍTULO 1

---

## CONCEPTOS BÁSICOS

### 1.1. Introducción

En el presente capítulo revisaremos algunos conceptos relacionados con sistemas dinámicos que nos serán de utilidad a lo largo de este trabajo, en particular, mencionaremos algunos resultados concernientes a la teoría de bifurcación sobre los cuales basamos estudios numéricos posteriores. En general, este capítulo sigue la orientación de Nayfeh [25], otras referencias son Arnold [1] y Wiggins [37].

### 1.2. Sistemas Dinámicos

Desde hace cientos de años los problemas de la dinámica han despertado el interés de numerosos científicos. Los más conocidos son los de la mecánica celeste, consistentes en el estudio del movimiento de cuerpos dentro del sistema solar. Del trabajo de Newton para comprender y modelar los movimientos planetarios surgió el desarrollo del cálculo y colateralmente, el planteamiento de modelos de problemas dinámicos en términos de ecuaciones diferenciales ordinarias.

Un sistema dinámico es un sistema cuyo estado evoluciona con el tiempo. La evolución es gobernada por un conjunto de reglas que especifican el estado del sistema ya sea para valores discretos o continuos del tiempo. La variación de un sistema dinámico discreto es usualmente caracterizada por un sistema de ecuaciones algebraicas, mientras que una evolución en tiempo continuo se suele describir mediante un sistema de ecuaciones diferenciales.

Un sistema dinámico nos da una descripción funcional de la solución de un problema físico. Por ejemplo, el movimiento de un péndulo no amortiguado es un sistema dinámico en el sentido de que el movimiento del péndulo es descrito por su posición y velocidad como funciones del tiempo y las condiciones iniciales.

Muchas veces, el interés no radica en encontrar soluciones exactas a las ecuaciones que definen dichos sistemas dinámicos, sino más bien en conocer el comportamiento asintótico a largo plazo y su dependencia a las condiciones iniciales. En otras palabras, el objetivo primordial es estudiar las características cualitativas del sistema, esto debido a que muchas veces es muy difícil o incluso imposible, encontrar la solución explícitamente.

Para valores de tiempo continuo la evolución del sistema dinámico es representada por un sistema de ecuaciones diferenciales de la forma

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

donde  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$  es llamado vector de estados ya que este describe el comportamiento del sistema, la función  $\mathbf{F}$  representa el campo vectorial y el espacio  $\mathbb{R}^n$  en el cual evoluciona  $\mathbf{x}$  se conoce como espacio de estados.

Denotemos por  $\mathbf{x}_0$  al estado inicial del sistema al tiempo  $t_0$  y sea  $I \subset \mathbb{R}$  un intervalo que contiene a  $t_0$ . Entonces podemos pensar en la solución ó **flujo** de (1.1) como una función  $\phi(t, \mathbf{x}_0)$  que mapea el intervalo  $I$  en el espacio de estados  $\mathbb{R}^n$ . La gráfica de la solución es conocida como curva integral. En dicha curva, la función  $\mathbf{F}$  especifica el vector tangente para cada punto  $(\mathbf{x}, t)$ .

En general, una proyección de la solución  $\mathbf{x}(t, t_0, \mathbf{x}_0)$  de (1.1) en el espacio de estados es conocida como trayectoria u órbita de (1.1) que pasa por el punto  $\mathbf{x}_0$  al tiempo  $t_0$ , se suele denotar por  $\gamma(x_0)$  o en su defecto  $\Gamma$ . En particular, si  $t_0 = 0$  la órbita obtenida para tiempos  $t \geq 0$  que pasa por el punto  $\mathbf{x}_0$  en  $t = 0$  es llamada semi-órbita positiva y denotada  $\gamma^+(\mathbf{x}_0)$ ; la órbita obtenida para  $t \leq 0$  es llamada semi-órbita negativa y denotada  $\gamma^-(\mathbf{x}_0)$ . Por lo tanto,

$$\Gamma = \gamma(\mathbf{x}_0) = \gamma^+(\mathbf{x}_0) \cup \gamma^-(\mathbf{x}_0). \quad (1.2)$$

Como veremos más adelante, en este trabajo nos interesa estudiar la evolución de una serie de sistemas dinámicos autónomo inter-relacionados bajo la variación de cierto conjunto de parámetros de control  $\theta$ . Para hacer esto explícito, escribimos

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{F}(\mathbf{x}; \theta); \quad \mathbf{x} \in \mathbb{R}^n, \quad \theta \in \mathbb{R}^m \quad (1.3)$$

aquí  $\mathbf{F}$  no depende explícitamente de la variable independiente  $t$  por lo cual podemos representarla por un mapeo de la forma

$$\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n.$$

El teorema fundamental de existencia y unicidad de ecuaciones diferenciales nos garantiza que si el campo vectorial  $\mathbf{F}$  es continuamente diferenciable, entonces el sistema (1.3) tiene solución única en cierto intervalo para una condición inicial dada. En consecuencia, es imposible que dos trayectorias de un sistema se intersecten en el espacio de estados  $n$ -dimensional. Además, si  $\mathbf{F}$  es de clase  $C^r$  de  $\mathbf{x}$  y  $\theta$ , la solución asociada a (1.3) es también una función de clase  $C^r$  [1].

### 1.2.1. Estabilidad de las Soluciones

Consideremos el sistema autónomo, parametrizado, no-lineal

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{F}(\mathbf{x}; \theta) \tag{1.4}$$

se definen las soluciones estacionarias como aquellos puntos para los cuales el campo vectorial se anula, esto es,

$$\mathbf{F}(\mathbf{x}; \theta) = 0. \tag{1.5}$$

La localización en el espacio de estados donde esta condición se satisface se conoce indistintamente como punto de equilibrio o punto crítico. En tal punto, la curva integral del campo vectorial corresponde al punto por sí solo.

Nótese que para  $\theta_0$  fijo, si  $\mathbf{x}_0$  es un punto de equilibrio de (1.4) y  $\phi_{\theta_0}(t, \mathbf{x})$  es el flujo del sistema, entonces  $\phi_{\theta_0}(t, \mathbf{x}_0) = \mathbf{x}_0$  para todo  $t \in I$ . Por lo tanto,  $\mathbf{x}_0$  es llamado punto fijo del flujo  $\phi$ ; algunos autores también le llaman cero o punto singular del campo vectorial  $\mathbf{F}$ .

El estudio de los puntos de equilibrio juega un rol central en el campo de las ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones. Sin embargo, para que un punto de equilibrio sea físicamente significativo debe satisfacer ciertos criterios de estabilidad.

La teoría de estabilidad examina el comportamiento de las soluciones de ecuaciones diferenciales bajo pequeñas perturbaciones en las condiciones iniciales o en algunas de las variables que intervienen en el sistema.

No fue hasta 1892 cuando el matemático y físico ruso Aleksandr Lyapunov en su famosa tesis doctoral formuló de manera precisa el concepto de estabilidad y este ha sido el punto de partida para la teoría moderna desarrollada a posteriori. La noción de Lyapunov sobre

estabilidad nos dice que un punto de equilibrio  $\mathbf{x}_0$  es estable si cualquier otra solución que está cerca de  $\mathbf{x}_0$  para el tiempo inicial se mantiene cerca indefinidamente. Formalmente,

**Definición 1.2.1.** *Supongamos que  $\mathbf{x}_0 \in \mathbb{R}^n$  es un punto de equilibrio del sistema (1.4) para  $\theta$  fijo. Entonces  $\mathbf{x}_0$  es un punto de equilibrio estable si para cada vecindad  $U$  de  $\mathbf{x}_0$  en  $\mathbb{R}^n$  existe una vecindad  $U_1$  de  $\mathbf{x}_0$  en  $U$  tal que para toda solución  $\mathbf{x}(t)$  con  $\mathbf{x}(0) \in U_1$  se tiene que  $\mathbf{x}(t) \in U$  para todo  $t > 0$ .*

Obsérvese que no hay pérdida de generalidad en suponer que el tiempo inicial  $t_0 = 0$  ya que aunque este no sea el caso siempre es posible hacer una reparametrización del tiempo, digamos  $\hat{t} \rightarrow t - t_0$  y trabajar el sistema con el nuevo tiempo  $\hat{t}$ .

**Definición 1.2.2.** *Si en adición a las propiedades de la definición anterior  $U_1$  puede ser escogido tal que*

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

*Entonces,  $\mathbf{x}_0$  es asintóticamente estable.*

Un punto de equilibrio que no es estable se llama inestable. Esto significa que existe una vecindad  $U$  de  $\mathbf{x}_0$  tal que para toda vecindad  $U_1$  de  $\mathbf{x}_0$  en  $U$ , existe al menos una solución  $\mathbf{x}(t)$  que comienza en  $U_1$  i.e.  $\mathbf{x}(0) \in U_1$  pero no yace enteramente en  $U$ .

A diferencia de las soluciones de equilibrio, las soluciones periódicas de un sistema dinámico de la forma (1.4) son distinguidas por estados que varían con el tiempo. La definición es,

**Definición 1.2.3.** *Una solución  $\mathbf{x}(t)$  de (1.4) se dice periódica con periodo mínimo  $T$ , si  $\mathbf{x}(t + T) = \mathbf{x}(t)$  pero  $\mathbf{x}(t + \tau) \neq \mathbf{x}(t)$  para  $0 < \tau < T$ .*

En otras palabras, una solución periódica corresponde a una órbita cerrada  $\Gamma \in \mathbb{R}^n$ . Una consecuencia inmediata de esta definición es que para una solución periódica cuyo punto inicial es  $\mathbf{x} = \mathbf{x}_0$ , las semi-órbitas positiva y negativa  $\gamma^+(\mathbf{x}_0)$  y  $\gamma^-(\mathbf{x}_0)$  son tales que  $\gamma^+(\mathbf{x}_0) = \gamma^-(\mathbf{x}_0) = \Gamma$ . En términos informales, una solución periódica es conocida como **ciclo límite** si no existen otras soluciones periódicas suficientemente cercanas a la misma. Dicho de otra forma, un ciclo límite es una solución periódica aislada.

Análogamente al caso de las soluciones estacionarias, podemos definir los términos relativos a estabilidad para las soluciones periódicas.

**Definición 1.2.4.** *Una solución periódica del sistema (1.4) con órbita  $\Gamma$  se dice estable si para cualquier abierto  $U$  con  $\Gamma \subset U$  existe  $U_1$  abierto con  $\Gamma \subset U_1 \subset U$  tal que para todo  $x \in U_1$  se satisface  $\gamma^+(x) \subset U$ . Una solución periódica es llamada inestable si no es estable;*

y por último es llamada asintóticamente estable, si estable y para todos los puntos  $\mathbf{x}$  en  $U_1$  se satisface

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

donde  $d(x, \Gamma)$  mide la distancia mínima de  $x$  a un punto en  $\Gamma$ .

Lo que ahora concierne es la búsqueda de esquemas explícitos para determinar la estabilidad de las soluciones estacionarias. Sea  $\mathbf{x}_0 \in \mathbb{R}^n$  una solución de (1.5) para  $\theta = \theta_0 \in \mathbb{R}^m$ . Analicemos el comportamiento de esta solución bajo una *pequeña perturbación*  $\mathbf{y}$ , es decir, hagamos

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}_0 + \mathbf{y}(t) \tag{1.6}$$

lo anterior se puede hacer preciso suponiendo, por ejemplo, que  $y = o(1)$  cuando  $x \rightarrow x_0$  donde  $o$  representa la *o minúscula* de Landau.<sup>1</sup>

Queremos determinar bajo qué condiciones esta solución tiende a  $\mathbf{x}_0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , o si al menos se mantiene cerca de  $\mathbf{x}_0$  para todo  $t > 0$ . Derivando la ecuación (1.6) y sustituyendo en (1.4)

$$\dot{\mathbf{y}}(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}_0 + \mathbf{y}; \theta_0). \tag{1.7}$$

Nótese que esta sustitución trasladó el punto fijo  $\mathbf{x}_0$  del sistema original (1.4) al origen para el sistema (1.7). Asumiendo que la función  $\mathbf{F}$  es suficientemente suave, si expandimos (1.7) en su serie de Taylor alrededor de  $\mathbf{x}_0$  y retenemos solo términos lineales de la perturbación tenemos,

$$\dot{\mathbf{y}}(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0) + D_x \mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0) \mathbf{y} + O(\|\mathbf{y}\|^2)$$

o

$$\dot{\mathbf{y}}(t) \approx D_x \mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0) \mathbf{y} = A \mathbf{y} \tag{1.8}$$

donde  $A \equiv D_x \mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0)$  es la matriz de primeras derivadas parciales o matriz Jacobiana de  $\mathbf{F}$  evaluada en el punto de equilibrio  $(\mathbf{x}_0; \theta_0)$ . Si los componentes de  $\mathbf{F}$  son:

$$\begin{aligned} &F_1(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ &F_2(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ &\quad \vdots \\ &F_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \end{aligned}$$

---

<sup>1</sup> $f = o(g)$  cuando  $x \rightarrow x_0$  si y sólo si para todo  $\epsilon > 0$  tenemos que  $|f(x)| < \epsilon|g(x)|$  para todo  $x$  en una vecindad de  $x_0$ .



entonces

$$A = \begin{bmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x_1} & \frac{\partial F_1}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial F_2}{\partial x_1} & \frac{\partial F_2}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_n}{\partial x_1} & \frac{\partial F_n}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_n}{\partial x_n} \end{bmatrix}. \quad (1.9)$$

Como estamos bajo la hipótesis de que la perturbación es pequeña no es osado pensar que el operador lineal  $D_x \mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0)$  es una buena aproximación del campo vectorial  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_0)$  y es razonable esperar que el comportamiento del sistema no-lineal (1.4) sea topológicamente equivalente al de su linearización (1.8) en una vecindad del punto  $(\mathbf{x}_0; \theta_0)$ .

De la conocida teoría sobre sistemas lineales sabemos que si el espectro de la matriz  $A$  yace en la parte izquierda del plano complejo la solución  $\mathbf{y}(t)$  de (1.8) decae exponencialmente a cero cuando  $t \rightarrow \infty$ . Considerando este resultado y la ecuación (1.6) obtenemos

$$\mathbf{x}(t) \rightarrow \mathbf{x}_0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

En este escenario, decimos que  $\mathbf{x}_0$  es (localmente) asintóticamente estable. En contraste, si el espectro de  $A$  contiene al menos un punto en la mitad derecha del plano complejo, alguno de los componentes de  $\mathbf{y}(t)$  crece con el tiempo y por ende  $\mathbf{x}(t)$  se aleja del punto  $\mathbf{x}_0$  por lo cual  $\mathbf{x}_0$  es inestable.

### 1.2.2. Clasificación de las Soluciones Estacionarias

Cuando todos los eigenvalores de  $A$  tienen parte real diferente de cero, el correspondiente punto singular es llamado punto singular hiperbólico esto independientemente de los valores de las partes imaginarias, si este no es el caso, el punto singular es llamado no hiperbólico.

Existen tres tipos de puntos de equilibrio hiperbólicos: pozos, fuentes y puntos silla. Si el punto de equilibrio  $\mathbf{x}_0$  es asintóticamente estable, es decir, si todos los eigenvalores de la matriz Jacobiana tienen parte real negativa, decimos que  $\mathbf{x}_0$  es un **pozo**. En particular, si la matriz  $A$  asociada con un pozo tiene eigenvalores complejos al pozo se le conoce también como foco estable, mientras que si todos los eigenvalores son reales se le llama nodo estable.

Para puntos singulares inestables puede darse la situación de que todos los eigenvalores de la matriz Jacobiana tengan parte real positiva, si esto sucede nos referiremos al punto singular como **fuelle**. En adición, si algunos de los eigenvalores son complejos, la fuente se

denomina foco inestable. Por otro lado, si los eigenvalores son todos reales se conoce como nodo inestable.

Finalmente, un punto de equilibrio hiperbólico es llamado **punto silla** si la matriz Jacobiana  $A$  tiene al menos un eigenvalor con parte real positiva y al menos uno con parte real negativa.

Si el punto de equilibrio es no hiperbólico decimos que es inestable si uno o más de los eigenvalores de  $A$  tienen parte real positiva. Si algunos de los eigenvalores de  $A$  tienen parte real negativa en tanto que los restantes tienen parte real cero, entonces  $\mathbf{x}_0$  es *neutralmente estable*. En específico, si todos los eigenvalores de  $A$  son puramente imaginarios y diferentes de cero, el correspondiente punto singular es llamado **centro**.

### 1.3. Bifurcaciones Locales de Puntos Fijos

En la presente sección, estudiamos como el comportamiento cualitativo del sistema dinámico (1.4) se ve afectado por cambios en el campo vectorial  $\mathbf{F}$ . Si el comportamiento cualitativo se conserva para todos los campos vectoriales -similares- se dice que el sistema (1.4) ó el campo vectorial  $\mathbf{F}$  es *estructuralmente estable*. Si este no es el caso, es decir, si la estructura cualitativa del conjunto de soluciones de (1.4) varía conforme el campo vectorial pasa por cierto punto, decimos que el sistema no es estructuralmente estable y al punto donde ocurre el cambio cualitativo le llamamos punto de bifurcación.

Bifurcación es una palabra de origen francés introducida en el estudio de dinámicas no lineales por H. Poincaré, es usada para indicar un cambio cualitativo en las características de un sistema, tal como el número y tipo de soluciones bajo la variación de uno o más parámetros de control. El estudio de este fenómeno despertó interés a partir de un artículo famoso de E. Hopf publicado en 1942, donde se relaciona la aparición de soluciones periódicas con ciertos cambios en el comportamiento de la parte lineal del sistema bajo la variación de un parámetro.

Aquí, nos restringiremos al estudio de bifurcaciones locales de puntos fijos de un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias. Esto debido no solo a que los modelos presa-depredador que desarrollaremos posteriormente son de esta forma sino que además nuestro interés principal radica en analizar la estabilidad de las soluciones estacionarias de nuestra serie de modelos, la aparición de soluciones periódicas y reparar en su dependencia a factores biológicos que introduciremos.

Naturalmente, nos hemos centrado en el estudio de los puntos de equilibrio no hiperbólicos, es decir, aquellos para los cuales la matriz Jacobiana del sistema posee eigenvalores nulos o

con parte real igual a cero, pues sabemos por el teorema de Hartman-Grobman que los puntos de equilibrio hiperbólicos son estructuralmente estables.

**Definición 1.3.1.** *Un valor del vector de parámetros  $\theta = \theta_0 \in \mathbb{R}^m$  en la ecuación (1.10)*

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{F}(\mathbf{x}, \theta), \quad \mathbf{x} \in \mathbb{R}^n \quad (1.10)$$

*para el cual el campo vectorial  $\mathbf{F}(\mathbf{x}, \theta) \in \mathcal{C}^1$  no es estructuralmente estable es llamado punto de bifurcación, en tanto, el cambio cualitativo inherente se llama bifurcación.*

En este contexto, nos referiremos al espacio formado por las variables de estado y los parámetros de control como el espacio estado-control. En este espacio, muchas ramas de soluciones emergen o desaparecen a partir de puntos de bifurcación. Aquí, es pertinente mencionar que los parámetros de control son variados cuasi estáticamente, es decir, su variación es suficientemente lenta por lo cual sus valores instantáneos pueden considerarse como constantes.

Si comenzamos con ciertos parámetros de control a los cuales corresponde un punto de equilibrio estable del sistema (1.10) y variamos lentamente uno de los parámetros de control, el punto de equilibrio puede perder estabilidad a través de una de las siguientes bifurcaciones:

- Bifurcación silla-nodo
- Bifurcación de tenedor.
- Bifurcación transcítica.
- Bifurcación de Hopf.

En los puntos de bifurcación asociados con bifurcaciones silla-nodo, de tenedor y transcítica, solo ramas de soluciones estacionarias se intersectan. Por este motivo, estas tres bifurcaciones se clasifican como estáticas. En contraste, no solo ramas de soluciones estacionarias se cruzan en los puntos que ocurre una bifurcación de Hopf. Por ende, una bifurcación de Hopf se dice que es de tipo dinámico.

Primeramente consideraremos bifurcaciones estáticas de puntos fijos de (1.10) bajo la influencia de un parámetro de control escalar  $\alpha$ . En el espacio estado-control  $\mathbf{x} - \alpha$ , decimos que una bifurcación estática ocurre en el punto  $(\mathbf{x}_0; \alpha_c)$  si se satisfacen las siguientes condiciones:

1.  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \alpha_c) = 0$ .
2.  $D_x \mathbf{F}$  tiene un eigenvalor cero mientras que los eigenvalores restantes tienen parte real diferente de cero en  $(\mathbf{x}_0; \alpha_c)$ .

Lógicamente la primera condición nos asegura que la solución considerada es un punto de equilibrio, la segunda condición implica que el este punto fijo no es hiperbólico. Es importante notar que estas condiciones son necesarias pero no suficientes para la existencia del punto de bifurcación [25]. Sin embargo, para el caso en que la bifurcación estática existe, podemos distinguir la bifurcación silla-nodo de las bifurcaciones estáticas restantes.

Representemos por  $\mathbf{F}_\alpha$  al vector de  $n \times 1$  de primeras derivadas parciales de los componentes de  $\mathbf{F}$  con respecto al parámetro de control  $\alpha$  y construyamos la matriz  $[D_x\mathbf{F}|\mathbf{F}_\alpha]$  que consta de  $n$  renglones y  $n + 1$  columnas. En un punto de bifurcación silla-nodo  $\mathbf{F}_\alpha$  no pertenece al rango de la matriz  $D_x\mathbf{F}$ . Mientras que para una bifurcación de tenedor o una transcítica,  $\mathbf{F}_\alpha$  si pertenece al rango de  $D_x\mathbf{F}$ . En otras palabras, la matriz  $[D_x\mathbf{F}|\mathbf{F}_\alpha]$  tiene rango  $n$  para una bifurcación silla-nodo y rango  $n - 1$  para las otras bifurcaciones estáticas.

Más aún, en el espacio estado-control, todas las ramas de soluciones estacionarias que se encuentran en una bifurcación silla-nodo tienen la misma tangente. Este no es el caso para bifurcaciones de tenedor o transcíticas.

### 1.3.1. Bifurcación Silla-Nodo

La bifurcación silla-nodo es el mecanismo básico por medio del cual puntos de equilibrio se crean y destruyen. Mientras un parámetro es variado, dos puntos fijos se mueven hacia una misma dirección, colisionan y se aniquilan mutuamente.

Un ejemplo nada espectacular de una bifurcación silla-nodo es dado por la ecuación diferencial de primer orden

$$\dot{x} = F(x; \mu) = \mu + x^2 \quad (1.11)$$

donde  $\mu$  es un parámetro que puede ser positivo, negativo o cero. Cuando  $\mu$  es negativo hay dos puntos fijos,

$$x = -\sqrt{-\mu} \quad y \quad x = \sqrt{-\mu}. \quad (1.12)$$

En este caso, la matriz Jacobiana de  $F$  tiene un solo eigenvalor dado por

$$\lambda = 2x.$$

El punto fijo  $x = -\sqrt{-\mu}$  es un nodo estable ya que  $\lambda < 0$ , y el punto  $x = \sqrt{-\mu}$  es inestable ya que  $\lambda > 0$ . Cuando  $\mu = 0$  estos puntos fijos colisionan en uno solo el cual es extremadamente delicado y desaparece tan pronto como  $\mu > 0$ , para este caso no existen puntos fijos. Para este ejemplo, decimos que una bifurcación ocurre en  $\mu = 0$ , ya que los campos vectoriales para  $\mu < 0$  y  $\mu > 0$  son cualitativamente diferentes. En la figura 1.1 se

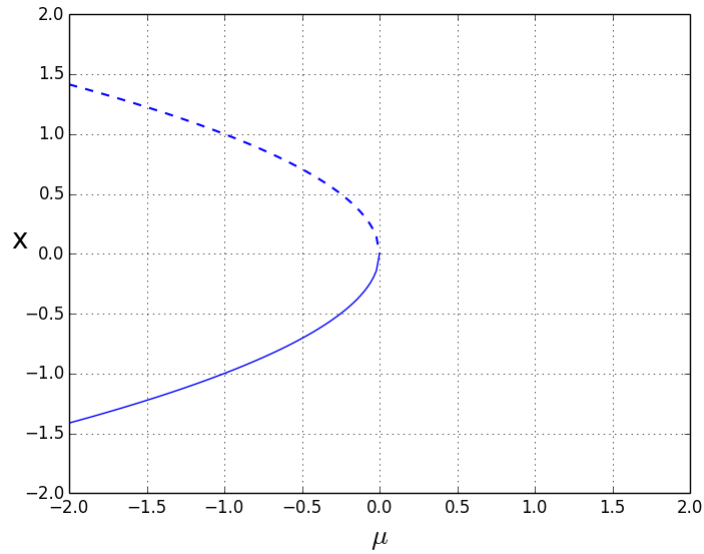


Figura 1.1: Bifurcación silla-nodo.

pueden observar los diferentes puntos fijos de (1.11) y su estabilidad. Las líneas punteadas y solidas indican inestabilidad y estabilidad, respectivamente.

Notemos que

$$F(x; \mu) = 0 \text{ para } x = \pm\sqrt{-\mu}$$

asimismo

$$D_x F(x; \mu) = [2x]$$

tiene un eigenvalor cero en  $\mu = 0, x = \pm\sqrt{-\mu} = 0$ . Además, para este punto de bifurcación  $F_\mu = 1$  y  $D_x F = 0$ . Luego,  $F_\mu$  no pertenece al rango de  $D_x F$  de lo cual se sigue que el rango de  $[D_x F | F_\mu]$  es uno. De acuerdo a lo comentado anteriormente, el origen en el espacio  $x - \mu$  es un punto de bifurcación silla-nodo.

Diagramas como la figura 1.1 donde se muestran las soluciones estacionarias y su estabilidad en el espacio estado-control son llamados diagramas de bifurcación.

### 1.3.2. Bifurcación de Tenedor

Este tipo de bifurcación suele presentarse en una amplia gama de problemas físicos cuyos componentes cuentan con simetría espacial. En tales escenarios, los puntos fijos tienden a surgir o desvanecerse en pares simétricos.

Consideremos el sistema

$$\dot{x} = F(x; \mu) = \mu x + \alpha x^3 \tag{1.13}$$

donde  $\mu \in \mathbb{R}$  es el parámetro de control escalar. Tenemos tres puntos de equilibrio

$$\begin{aligned} x = 0; & \quad \text{punto de equilibrio trivial.} \\ x = \pm\sqrt{-\mu/\alpha}; & \quad \text{puntos de equilibrio no triviales.} \end{aligned}$$

En este caso, la matriz Jacobiana

$$D_x F(x; \mu) = [\mu + 3\alpha x^2]$$

tiene un solo eigenvalor

$$\lambda = \mu \text{ para } x = 0 \text{ y } \lambda = -2\mu \text{ para } x = \pm\sqrt{-\mu/\alpha}.$$

En consecuencia, el punto fijo  $x = 0$  es estable para  $\mu < 0$  e inestable para  $\mu > 0$ . Por otra parte, cuando  $\alpha < 0$ , los puntos fijos no triviales solo existen cuando  $\mu > 0$  y son estables. En cambio, para  $\alpha > 0$  la existencia de tales puntos se da para  $\mu < 0$  de modo que son inestables ya que  $\lambda = -2\mu > 0$ .

Notemos que en ambos casos,  $\alpha$  negativo o positivo el punto  $(x, \mu) = (0, 0)$  satisface:

- (a)  $F(x, \mu) = 0$
- (b)  $D_x F$  tiene un eigenvalor cero.
- (c) El número de soluciones estacionarias para  $\mu < 0$  es diferente que para  $\mu > 0$ .
- (d) Hay un cambio en la estabilidad del punto fijo  $x = 0$  cuando se pasa por  $\mu = 0$ .

De esto se sigue que el origen en el espacio estado-control es un punto de bifurcación. Nótese también que este punto no es tipo silla-nodo puesto que  $F_\mu$  pertenece al rango de  $D_x F$  en vista de que ambos son cero en el punto  $(x, \mu) = (0, 0)$ .

La razón para el nombre bifurcación de *tenedor* se vuelve clara al observar la figura 1.2. En particular, la bifurcación que se da cuando  $\alpha < 0$  (parte (a) en la figura 1.2) es llamada bifurcación de tenedor *supercrítica* o hacia adelante y físicamente está relacionada con una transición de fase continua o de segundo orden en mecánica estadística [33]. En el caso de la bifurcación para  $\alpha > 0$  (parte (b) en la figura 1.2) decimos que la bifurcación de tenedor es *subcrítica* o hacia atrás, esta se vincula con una transición de fase discontinua o de primer orden.

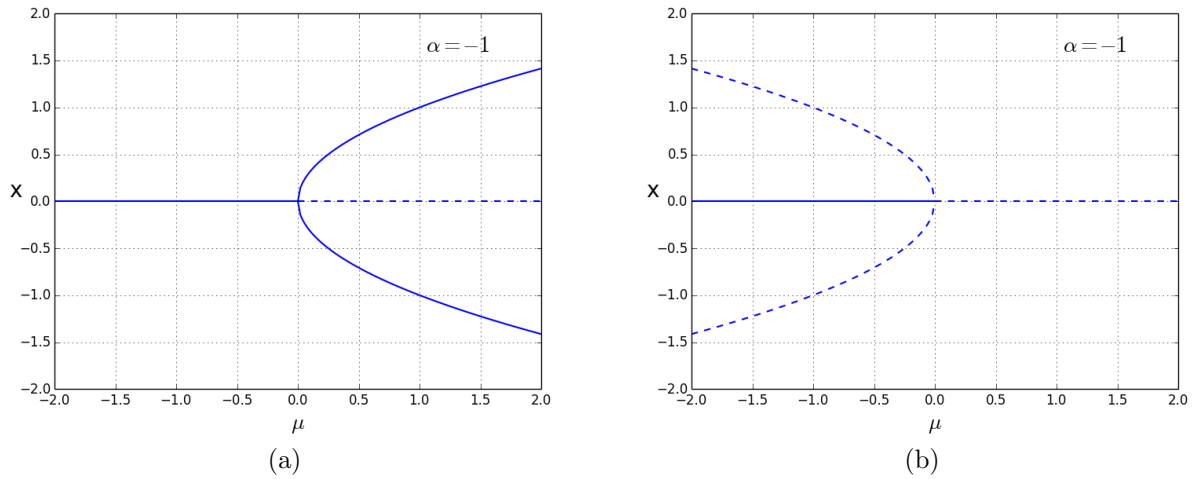


Figura 1.2: Bifurcacion de tenedor.

### 1.3.3. Bifurcación Transcrítica

Hay ciertas situaciones físicas donde un punto fijo debe existir para todos los valores de un parámetro. Por ejemplo, en la ecuación logística y otros modelos simples para el crecimiento de una sola especie se da la existencia de un punto fijo para la población cero sin importar el valor de la tasa de crecimiento. Sin embargo, lo que si está expuesto a cambios es la estabilidad de dicho punto de equilibrio conforme el parámetro es variado. La bifurcación transcrítica es el mecanismo estándar para tales cambios de estabilidad.

Consideremos la ecuación de primer orden

$$\dot{x} = F(x; \mu) = \mu x - x^2 \tag{1.14}$$

la cual tiene dos puntos fijos

$$\begin{aligned} x = 0; & \quad \text{punto fijo trivial.} \\ x = \mu; & \quad \text{punto fijo no trivial.} \end{aligned}$$

La matriz Jacobiana

$$D_x F(x; \mu) = [\mu - 2x]$$

tiene un solo eigenvalor

$$\begin{aligned} \lambda = \mu & \quad \text{en } x = 0 \\ \lambda = -\mu & \quad \text{en } x = \mu \end{aligned}$$

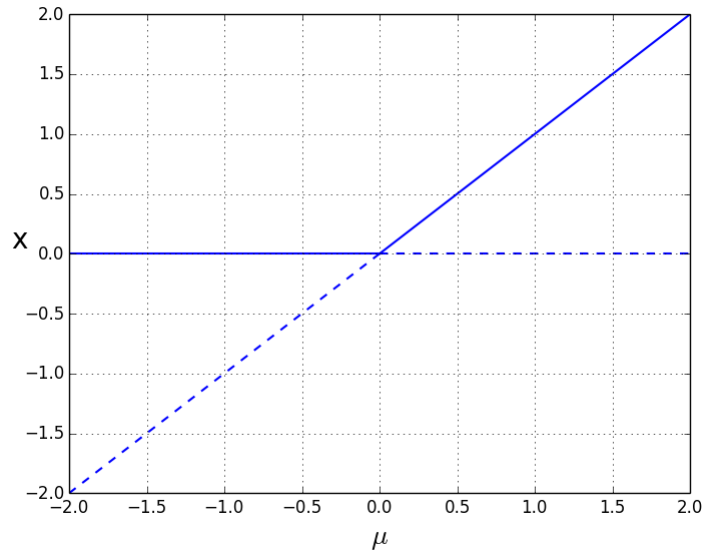


Figura 1.3: Bifurcación Transcrítica

Así, para  $\mu < 0$  hay un punto fijo inestable en  $x = \mu$  y uno estable en  $x = 0$ . Conforme  $\mu$  se incrementa, el punto fijo inestable se acerca al punto fijo trivial y coaliciona con este cuando  $\mu = 0$ . Finalmente, para  $\mu > 0$ , el punto  $x = 0$  se vuelve inestable y  $x = \mu$  es ahora estable. En la figura 1.3 el origen es un ejemplo de punto de bifurcación transcrítica.

Es importante recalcar que la diferencia primordial entre las bifurcaciones silla-nodo y transcrítica es que para ésta última los dos puntos fijos no desaparecen después de la bifurcación, en lugar de eso, solo intercambian su estabilidad.

### 1.3.4. Bifurcación de Hopf

El término bifurcación de Hopf (también conocido como bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf) hace referencia al surgimiento o desaparición de una solución periódica (más específicamente, de un ciclo límite) a partir de un punto de equilibrio conforme un parámetro pasa por un valor crítico.

En un sistema de ecuaciones diferenciales esta bifurcación típicamente ocurre cuando un par de eigenvalores complejos conjugados del sistema linealizado cruzan el eje imaginario. Esto implica que una bifurcación de Hopf solo puede ocurrir en sistemas de dimensión mayor o igual a dos.

De acuerdo con Marsden & McCracken [23] una bifurcación de Hopf ocurre en un punto fijo  $(x_0, \theta_c)$  del sistema (1.10) si las siguientes condiciones se satisfacen:

1.  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_0; \theta_c) = 0$ .



2. La matriz Jacobiana  $D_x \mathbf{F}$  tiene un par de eigenvalores complejos conjugados

$$\lambda_{1,2}(\theta) = \alpha(\theta) \pm i\beta(\theta)$$

que se vuelven puramente imaginarios en el punto  $(\mathbf{x}_0; \theta_c)$  i.e  $\alpha(\theta_c) = 0, \beta(\theta_c) \neq 0$ ; en tanto, el resto de los eigenvalores tienen parte real diferente de cero.

3. La parte real de los eigenvalores complejos conjugados cambia de signo cuando  $\theta$  pasa por  $\theta_c$ , es decir,  $\frac{d\alpha}{d\theta} \neq 0$  en  $\theta = \theta_c$ .

Análogamente al caso de las bifurcaciones estáticas las primeras dos condiciones nos aseguran que el punto de equilibrio considerado es no hiperbólico mientras que la última condición implica un cruce transversal del eje imaginario con velocidad no nula por parte de los eigenvalores complejos conjugados de ahí que se le conozca como condición de transversalidad.

En tales circunstancias el teorema de Hopf asegura la existencia de un ciclo límite bifurcándose a partir de  $\theta_c$ . La amplitud de las orbitas periódicas crece en proporción a  $\sqrt{|\theta - \theta_c|}$  mientras que el periodo tiende a  $2\pi/|\beta(\theta_c)|$  conforme  $\theta$  tiende a  $\theta_c$ .

Consideremos el sistema

$$\dot{x} = -y + x(\mu - x^2 - y^2) \quad (1.15)$$

$$\dot{y} = x + y(\mu - x^2 - y^2) \quad (1.16)$$

donde  $x, y$  son las variables de estado y  $\mu$  es el parámetro de control. El origen es el único punto singular y la matriz Jacobiana del sistema

$$D_{(x,y)} \mathbf{F}(\mathbf{0}; \mu) = \begin{bmatrix} \mu & -1 \\ 1 & \mu \end{bmatrix}$$

tiene eigenvalores

$$\lambda_1 = \mu - i, \quad \lambda_2 = \mu + i$$

de modo que el punto de equilibrio no es hiperbólico para  $\mu = 0$ . Más aún, para  $(x, y, \mu) = (0, 0, 0)$  tenemos

$$\frac{d\lambda_1}{d\mu} = \frac{d\lambda_2}{d\mu} = 1.$$

Por ende se satisfacen las tres condiciones requeridas de ahí que el sistema (1.15)-(1.16) tiene una bifurcación de Hopf en  $(0, 0)$  para  $\mu = 0$ .

La estructura del espacio fase se vuelve aparente cuando escribimos el sistema en coorde-

nadas polares

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(\mu - r^2) \\ \dot{\theta} &= 1\end{aligned}$$

Para  $\mu < 0$  el origen es un pozo ya que  $r(\mu - r^2) < 0$  para todo  $r > 0$ . En consecuencia, todas las soluciones tienden a dicho punto. Para  $\mu > 0$ , el origen pasa a ser una fuente. Además, si  $\mu > 0$  se satisface  $r' = 0$  cuando  $r = \sqrt{\mu}$ . Luego el círculo de radio  $\sqrt{\mu}$  es una solución periódica con periodo  $2\pi$ . Tenemos también que  $r' > 0$  si  $0 < r < \sqrt{\mu}$ , mientras que  $r' < 0$  para  $r > \sqrt{\mu}$ . Por ende, todas las soluciones tienden a la solución periódica anteriormente mencionada, en otras palabras, el sistema tiene un ciclo límite para  $r = \sqrt{\mu}$ .

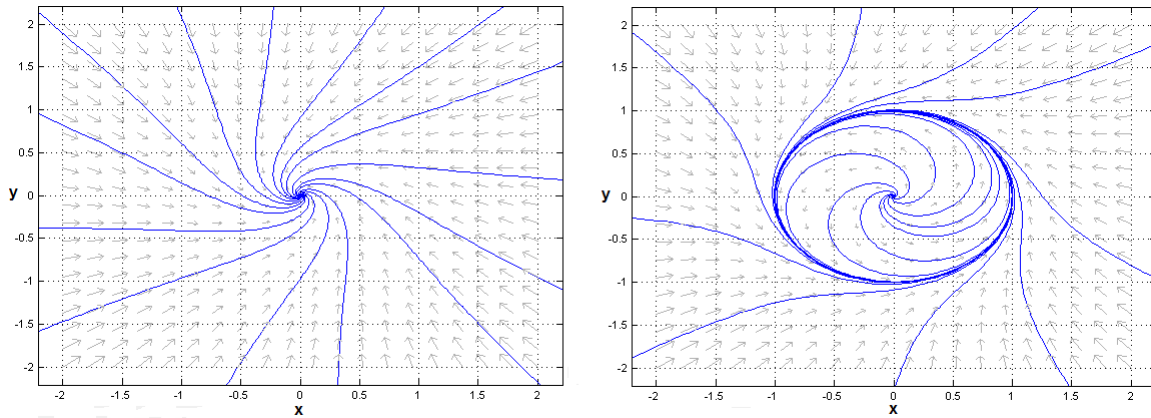


Figura 1.4: Retratos fase del sistema.

Como podemos observar, en una bifurcación de Hopf no se crean nuevos puntos de equilibrio. En lugar de eso, una solución periódica nace en el punto de equilibrio cuando el parámetro pasa por el valor de bifurcación. Estas observaciones se pueden confirmar en la figura 1.4 en la cual se muestran los retratos fase para  $\mu = -1$  (izquierda) y  $\mu = 1$  (derecha).

Establecidos por tanto los fundamentos teóricos que sustentan la investigación, pasamos a formular en el siguiente capítulo el modelo presa-depredador del cual derivan los sistemas dinámicos que vamos a estudiar.

---

---

# CAPÍTULO 2

---

## MODELOS PRESA-DEPREDADOR CON ESTRUCTURA POR EDAD

### 2.1. Introducción

Una de las hipótesis de uso común en modelos poblacionales es la homogeneidad de los individuos. Esto significa que individuos con diferentes características (edad, talla, sexo, etc.) en una población particular son representados por una sola variable de estado. Estos modelos suponen implícitamente que la tasa de reproducción de individuos jóvenes y adultos es la misma. También se postula que la descendencia del depredador tiene la habilidad para cazar a su presa inmediatamente después de su nacimiento.

Sin embargo, en situaciones reales muchas de las especies experimentan dos o más etapas a lo largo de su vida. Además, es lógico que las tasas de reproducción, supervivencia y depredación sean diferentes para cada una de estas etapas. Es por esto que es importante incluir estructura si se pretende simular dinámicas realistas.

Los *modelos estructurados* describen la distribución de individuos a través de diferentes clases o categorías. La definición de estas clases se basa en diferencias individuales que puedan influir en procesos importantes como la reproducción, muerte, nutrición, entre otros. Por ejemplo, la categorización de los individuos puede basarse en su edad, talla, género, localización espacial, diferencias genéticas, actividades conductuales, etc.

Los modelos estructurados describen como los individuos se mueven en el tiempo a través de estas clases. De ese modo, estos modelos describen la dinámica de la distribución de las

clases de la población y como resultado la dinámica de la población en su conjunto.

Por citar sólo algunos ejemplos, se requieren modelos estructurados para el estudio de los problemas relacionados con los efectos de la maduración y retrasos de gestación [7]; la competencia intra-clase (entre, por ejemplo individuos grandes y pequeños o entre juveniles y adultos) [14]; depredación intraespecífica (canibalismo) [6, 10, 29, 34]; escenarios donde los individuos están sometidos a una fuerte competencia o depredación antes de alcanzar la madurez reproductiva [36]; depredación selectiva en presas de ciertas edades o tamaños [19, 20, 22]; la relación entre el tamaño corporal y el éxito competitivo interespecífico y demás.

Una ecuación para el modelado de una sola población con inclusión de estructura por edad fue propuesta por primera vez hace ya cerca de un siglo por el físico y epidemiologista escocés Anderson McKendrick [24] quien fue pionero en el uso de métodos matemáticos en epidemiología. Esta teoría fue generalizada para incluir efectos no lineales por Gurtin y MacCamy [12].

Algunos años más tarde Levine [21] combinó el modelo de McKendrick con estructura en edad con los modelos presa-depredador tipo Lotka-Volterra y de Kolmogorov para estudiar los efectos de diferentes patrones de depredación selectiva encontrando como resultado principal que si los depredadores se alimentan solo de presas en cierto rango de edad el sistema resultante es inestable con oscilaciones de amplitud no acotada.

Generalmente, las soluciones inestables se dan cuando el modelo propuesto falla en la consideración de importantes términos de saturación. Recientemente, Solís [29, 30] propuso diferentes mecanismos biológicos razonables para estabilizar el sistema de Levine concluyendo que la introducción de un factor de pesca en los depredadores y competencia intraespecífica en las presas contribuye positivamente a la estabilización del sistema. Estos trabajos en adición con muchos otros que se pueden encontrar en las referencias muestran que los modelos estructurados pueden exhibir dinámicas extremadamente interesantes.

Es importante recalcar que la introducción de edad hace que el análisis del modelo se complique en demasía. Es por esto, que es habitual suponer que la edad solo afecta a una de las especies. Sin embargo, en este trabajo tenemos como objetivo generalizar algunos de los modelos existentes en la literatura extendiendo la estructura a ambas especies. Nuestro modelo consistirá esencialmente de un par de ecuaciones tipo McKendrick (véase la siguiente sección) para las densidades de las dos especies, aumentadas con un término que describa las interacciones.

Las dificultades que se presentan al tratar de resolver este tipo de modelos analíticamente nos lleva a optar por técnicas numéricas. En particular, recurriremos al software *AUTO-07P* desarrollado por Doedel [8] para llevar a cabo análisis de bifurcación numérico con la finalidad

de identificar los valores de los parámetros para los cuales el sistema tiene puntos de equilibrio o soluciones periódicas estables que equivalen a la coexistencia de las especies.

## 2.2. La Ecuación de McKendrick

Una de las tantas maneras de modelar la dinámica de una población con estructura por edad es considerando el proceso de evolución como una ecuación diferencial parcial en la cual el tiempo y la edad son las variables independientes.

La ecuación resultante, conocida como la ecuación de McKendrick-von Foerster debido a que fue publicada por primera vez en 1926 por McKendrick y considerada nuevamente por von Foerster en 1959, ha recibido considerable atención por parte de los matemáticos en los últimos tiempos, debido principalmente, a que dicha ecuación es particularmente fácil de adaptar para incluir más detalles en el modelo, por ejemplo, dependencia explícita con respecto al tiempo de los coeficientes e inclusión de efectos no lineales.

Para deducir la ecuación de McKendrick procederemos como en [2]. Supongamos que podemos describir una población por una función  $\rho(\omega, t)$  de dos variables: edad y tiempo. Entonces  $\rho(\omega, t)$  representa la densidad de individuos de edad  $\omega$  al tiempo  $t$ . De modo que el número de individuos con edades entre  $\omega$  y  $\omega + \Delta\omega$  al tiempo  $t$  es aproximadamente  $\rho(\omega, t)\Delta\omega$ . De esta forma, sumando sobre todas las edades podemos aproximar la población total al tiempo  $t$  por

$$\sum_{\omega} \rho(\omega, t)\Delta\omega. \quad (2.1)$$

Tomando el límite cuando  $\Delta\omega \rightarrow 0$  en la expresión anterior obtenemos

$$P(t) = \int_0^{\infty} \rho(\omega, t)d\omega, \quad (2.2)$$

la cual definimos como la población total. Por simplicidad, estamos suponiendo que el rango de edad es  $0 \leq \omega \leq \infty$ , aunque por supuesto, la edad de muerte es finita.

Considerando un ecosistema cerrado, en otras palabras, haciendo caso omiso de efectos migratorios, supondremos que los miembros de la población solo dejan la misma debido a la muerte natural  $\mu$  a la cual consideraremos como una función que depende de la edad. En consecuencia, sobre el intervalo de tiempo  $(t, t + \Delta t)$  la fracción  $\mu(\omega)\Delta t$  de miembros con edades entre  $\omega$  y  $\omega + \Delta\omega$  al tiempo  $t$  mueren. Por lo tanto, para los tiempos entre  $t$  y  $t + \Delta t$  el número de individuos cuyas edades están entre  $\omega$  y  $\omega + \Delta\omega$  que mueren es  $\rho(\omega, t)\Delta\omega\mu(\omega)\Delta t$  y el resto sobrevive, esta vez con edades entre  $\omega + \Delta t$  y  $\omega + \Delta\omega + \Delta t$  en el tiempo  $t + \Delta t$ .

Luego,

$$\rho(\omega + \Delta t, t + \Delta t)\Delta\omega \approx \rho(\omega, t)\Delta\omega - \rho(\omega, t)\Delta\omega\mu(\omega)\Delta t \quad (2.3)$$

reordenando términos y dividiendo por  $\Delta\omega\Delta t$  tenemos

$$\frac{\rho(\omega + \Delta t, t + \Delta t) - \rho(\omega, t)}{\Delta t} + \mu(\omega)\rho(\omega, t) \approx 0. \quad (2.4)$$

Por otro lado, el límite

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(\omega + \Delta t, t + \Delta t) - \rho(\omega, t)}{\Delta t}$$

se puede reescribir como

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(\omega + \Delta t, t + \Delta t) - \rho(\omega, t + \Delta t)}{\Delta t} + \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(\omega, t + \Delta t) - \rho(\omega, t)}{\Delta t}$$

Suponiendo que  $\rho(\omega, t)$  es una función de clase  $\mathcal{C}^1$  lo anterior equivale a

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} (\rho_\omega(\omega, t + \Delta t) + \rho_t(\omega, t)) = \rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t),$$

con lo cual hemos obtenido la ecuación de McKendrick

$$\rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega)\rho(\omega, t) = 0. \quad (2.5)$$

La ecuación de McKendrick expresa que la variación de individuos con respecto a la edad  $\rho_\omega(\omega, t)$  más la variación con respecto al tiempo  $\rho_t(\omega, t)$  es proporcional al número de individuos que mueren  $\mu(\omega)\rho(\omega, t)$ . En este caso, se ha supuesto que  $\mu$  solo depende de la edad, pero es natural que dicha función dependa de otros factores, como la población total por ejemplo.

Más aún, si  $y(\alpha)$  es el número de individuos de edad  $\omega$  que sobrevivieron hasta alcanzar la edad  $\alpha$  entonces

$$y(\alpha + \Delta\alpha) - y(\alpha) \approx -\mu(\alpha)y(\alpha)\Delta\alpha$$

dividiendo por  $\Delta\alpha$  y haciendo  $\Delta\alpha \rightarrow 0$  llegamos a la ecuación diferencial

$$y'(\alpha) = -\mu(\alpha)y(\alpha)$$

cuya solución es

$$y(\omega_2) = y(\omega_1)e^{-\int_{\omega_1}^{\omega_2} \mu(\alpha)d\alpha}.$$

De esto se sigue que la probabilidad de que un individuo de edad  $\omega_1$  sobreviva hasta alcanzar la edad  $\omega_2$  es  $e^{-\int_{\omega_1}^{\omega_2} \mu(\alpha) d\alpha}$ . En particular,

$$\pi(\omega) = e^{-\int_0^{\omega} \mu(\alpha) d\alpha} \quad (2.6)$$

es la probabilidad de sobrevivir desde el momento de nacimiento a la edad  $\omega$ .

Ahora, supondremos que el proceso de nacimientos está gobernado por una función  $\beta(\omega)$  que representa la capacidad reproductiva de los miembros de la población de edad  $\omega$ . Entonces el número total de prole producida por los miembros de la población cuya edad pertenece al intervalo  $(\omega, \omega + \Delta\omega)$  es aproximadamente  $\beta(\omega)\rho(\omega, t)\Delta\omega$ . Sumando sobre todas las edades y tomando el límite cuando  $\Delta\omega \rightarrow 0$  llegamos a que el número total de nacimientos en el tiempo  $t$  es

$$B(t) = \rho(0, t) = \int_0^{\infty} \beta(\omega)\rho(\omega, t) d\omega. \quad (2.7)$$

Para completar el modelo debemos especificar una distribución de edad inicial  $\rho(\omega, 0) = \phi(\omega)$ . De esta forma el modelo completo es:

$$\rho_{\omega}(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega)\rho(\omega, t) = 0 \quad (2.8)$$

$$B(t) = \rho(0, t) = \int_0^{\infty} \beta(\omega)\rho(\omega, t) d\omega \quad (2.9)$$

$$\rho(\omega, 0) = \phi(\omega). \quad (2.10)$$

La condición de frontera para la ecuación de McKendrick impuesta por este modelo poblacional, no es una condición estándar que aparezca frecuentemente en la teoría de ecuaciones diferenciales parciales para una ecuación de evolución. Esto debido a que  $\rho(0, t) = B(t)$ , el número de recién nacidos al tiempo  $t$ , no es conocido a priori. En lugar de eso, depende de la fertilidad y la distribución por edad de los miembros de la población al tiempo  $t$ . La condición de frontera (2.9) se suele denominar no local ya que involucra la integración de la incógnita del problema. Cabe mencionar que en el caso más simple la solución de problema (2.8)-(2.10) se reduce a la solución de una ecuación integral de Volterra.

Sin embargo, la formulación del problema poblacional por medio de la ecuación de McKendrick es simple, transparente y se presta fácilmente a variaciones. Por ejemplo, con una ecuación similar a (2.8) digamos

$$\rho_{\omega}(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + \mu(\omega)\rho(\omega, t) = f(\omega, t) \quad (2.11)$$

se podrían modelar efectos migratorios bajo la forma de  $f$ . De hecho, los efectos de la migra-

ción se pueden considerar manteniendo la forma homogénea de la ecuación de McKendrick (2.8) debido a que matemáticamente el fenómeno de emigración es similar a un aumento en la función de mortalidad  $\mu$ , mientras la inmigración podría asociarse a un aumento en los valores de la función de fertilidad  $\beta(\omega)$ .

Como consecuencia de su claridad y flexibilidad la ecuación de McKendrick se está convirtiendo en una herramienta básica en la modelación matemática de problemas en demografía y epidemiología.

El objetivo de la siguiente sección es extender esta teoría para dos especies en interacción con una relación de tipo presa-depredador. Veremos que bajo ciertas hipótesis sobre las funciones de mortalidad y fertilidad es posible transformar lo que sería un difícil problema de valor inicial con valores en la frontera en derivadas parciales a un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de orden seis.

### 2.3. El Modelo Base

Sean  $\rho(\omega, t)$  y  $\sigma(\omega, t)$  funciones continuamente diferenciables, no negativas para las densidades (relativas a la edad) de presas y depredadores, respectivamente. Entonces la población al tiempo  $t$  de miembros de cada una de estas especies cuyas edades están entre  $\omega_1$  y  $\omega_2$  son

$$\int_{\omega_1}^{\omega_2} \rho(\omega, t) d\omega \quad \int_{\omega_1}^{\omega_2} \sigma(\omega, t) d\omega, \quad (2.12)$$

y por ende, las poblaciones totales son funciones continuas definidas por

$$P(t) = \int_0^{\infty} \rho(\omega, t) d\omega \quad D(t) = \int_0^{\infty} \sigma(\omega, t) d\omega. \quad (2.13)$$

Nótese que aunque estamos integrando de cero a infinito, la edad máxima de muerte es obviamente finita para cualquiera de las especies, de modo que vamos a suponer que las funciones  $\rho(\omega, t)$  y  $\sigma(\omega, t)$  tienen ambas soporte compacto con respecto a la edad para cualquier tiempo  $t$ .

Por otra parte, el proceso de nacimientos en la población o la entrada de individuos de edad cero estará gobernado por las siguientes ecuaciones

$$B_\rho(t) = \int_0^{\infty} \beta_\rho(\omega) \rho(\omega, t) d\omega \quad (2.14)$$

$$B_\sigma(t) = \int_0^{\infty} \beta_\sigma(\omega) \sigma(\omega, t) d\omega, \quad (2.15)$$



donde las funciones de fertilidad  $\beta_\rho$  y  $\beta_\sigma$  son funciones no negativas de la edad que modelan la capacidad de procreación de los individuos de edad  $\omega$ .

Las expresiones (2.14)-(2.15) representan las tasas de nacimientos para presas y depredadores, respectivamente. Como podemos observar, sus valores para un tiempo  $t$  dado, dependen de la distribución de edad de la población en ese tiempo, en el sentido de que están determinados por la integral de la densidad  $\rho(\omega, t)$  o  $\sigma(\omega, t)$ , según sea el caso, ponderada con su respectiva función de fertilidad.

En términos matemáticos, una función de fertilidad es una función definida para edades no negativas, esto es,  $\omega \geq 0$ . Además, es una función positiva y acotada que alcanza un máximo para una edad relativamente joven y después decrece monótonamente a cero. Tal comportamiento lo exhibe la función

$$\beta(\omega) = \beta_0 \omega e^{-\alpha \omega}, \quad \beta_0, \alpha > 0. \quad (2.16)$$

No es difícil percatarse de que cuando  $\omega$  es cero o tiende a infinito esta función es cero. También es fácil checar que se alcanza un máximo global para la edad  $\omega = 1/\alpha$  igual a  $\beta_0/\alpha e$ . Todos estos hechos se ajustan a la biología de poblaciones adecuadamente, es decir, los individuos muy jóvenes o muy viejos no se reproducen y hay cierto intervalo de edad naturalmente idóneo para hacerlo.

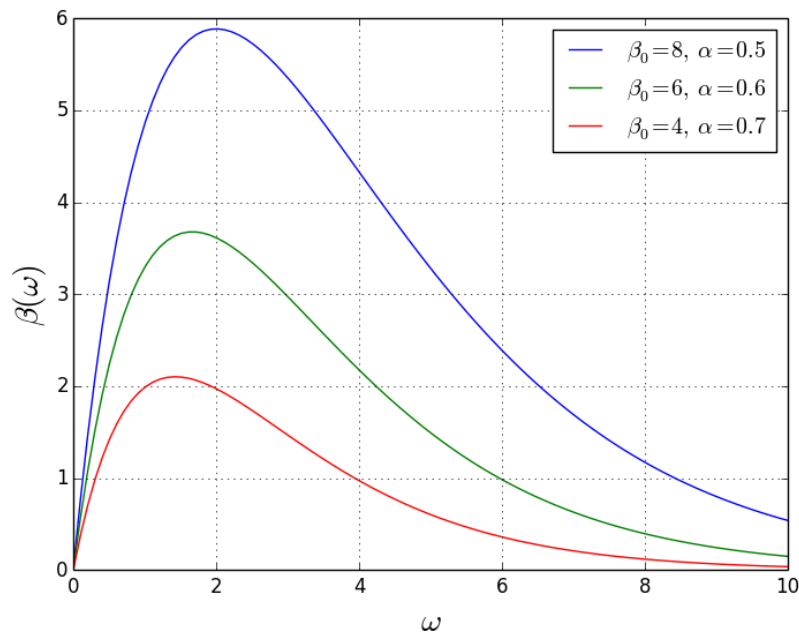


Figura 2.1: Función de fertilidad para diferentes valores de los parámetros.

Por lo tanto, vamos a limitar nuestra atención a funciones  $\beta_\rho, \beta_\sigma$  de esta forma, así

$$\beta_\rho(\omega) = \beta_1 \omega e^{-c\omega} \quad \beta_\sigma(\omega) = \beta_2 \omega e^{-k\omega}, \quad (2.17)$$

donde todas las constantes son positivas.

En la ausencia de interacciones, las densidades serán regidas por ecuaciones de tipo McKendrick

$$\rho_\omega + \rho_t + \mu(\omega, P)\rho = 0 \quad (2.18)$$

$$\sigma_\omega + \sigma_t + \nu(\omega, D)\sigma = 0. \quad (2.19)$$

Las funciones  $\mu$  y  $\nu$  describen el proceso de muerte de su respectiva especie, esto es, la tasa de mortalidad de los individuos de edad  $\omega$  en el intervalo de tiempo  $(t, t + \Delta t)$ . Como mencionamos en secciones anteriores, es natural suponer que dichas funciones se vean afectadas por el tamaño de la población de su especie, dependencia que hicimos explícita en las dos ecuaciones anteriores.

Con la finalidad de describir las interacciones entre las especies, un término extra se debe agregar a cada ecuación. Siguiendo la teoría clásica supondremos que las interacciones entre especies se rigen por una ley de acción de masas, claro que para la narrativa de nuestro problema las constantes de proporcionalidad podrían ser reemplazadas por funciones que dependan de la edad [35].

Más aún, vamos a distinguir entre encuentros de un grupo de una edad particular dentro de una población y los individuos de la otra especie considerados como un solo grupo. Formalmente,

$$\frac{\partial \rho}{\partial \omega} + \frac{\partial \rho}{\partial t} + \mu(\omega, P)\rho + \alpha_0(\omega)\rho D = 0 \quad (2.20)$$

$$\frac{\partial \sigma}{\partial \omega} + \frac{\partial \sigma}{\partial t} + \nu(\omega, D)\sigma - \gamma_0(\omega)\sigma P = 0. \quad (2.21)$$

La función  $\alpha_0(\omega)$  modela que tan vulnerable es una presa de edad  $\omega$  con respecto a los ataques de los depredadores, mientras que  $\gamma_0(\omega)$  describe la habilidad de ataque por parte de un depredador de edad  $\omega$ .

Naturalmente, es lógico que los recién nacidos y los individuos viejos sean prácticamente indefensos, por lo tanto,  $\alpha_0(\omega)$  puede modelarse satisfactoriamente con una función que alcance un mínimo para una edad madura y que alcance sus valores más altos para los puntos que se encuentran en los extremos de su dominio, a diferencia de esto,  $\gamma_0(\omega)$  que representa

la habilidad de caza de los depredadores alcanza valores altos para edades intermedias.

Observemos que podemos escribir lo anterior de una forma mucho más compacta con el simple hecho de afirmar que las funciones de mortalidad no solo dependen de los procesos biológicos o evolutivos inherentes a su especie, vista como un ecosistema aislado, sino que también se ven afectadas ya sea de manera positiva o negativa por la especie con la que interactúan. En concreto, las ecuaciones (2.20) y (2.21) se pueden expresar como sigue<sup>1</sup>

$$\frac{\partial \rho}{\partial \omega} + \frac{\partial \rho}{\partial t} + \mu(\omega, P, D)\rho = 0 \quad (2.22)$$

$$\frac{\partial \sigma}{\partial \omega} + \frac{\partial \sigma}{\partial t} + \nu(\omega, P, D)\sigma = 0. \quad (2.23)$$

A partir de las dos ecuaciones anteriores es posible obtener un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias para la simulación de las interacciones entre presas y depredadores siempre y cuando las funciones de mortalidad no dependan explícitamente de la edad, suposición que al menos en primera instancia tomaremos en cuenta ya que en otro caso el sistema resultante contiene no solo ecuaciones en derivadas parciales sino también ecuaciones integro-diferenciales.

Con esto en mente, procedamos con el cálculo de las ecuaciones para la población total. Para hacer esto, integremos las ecuaciones (2.22) y (2.23) de cero a infinito,

$$\int_0^\infty \frac{\partial \rho}{\partial \omega} d\omega + \int_0^\infty \frac{\partial \rho}{\partial t} d\omega + \mu(P, D) \int_0^\infty \rho d\omega = 0 \quad (2.24)$$

$$\int_0^\infty \frac{\partial \sigma}{\partial \omega} d\omega + \int_0^\infty \frac{\partial \sigma}{\partial t} d\omega + \nu(P, D) \int_0^\infty \sigma d\omega = 0. \quad (2.25)$$

Usando el teorema fundamental del cálculo y del hecho que  $\rho(\omega, t) \rightarrow 0$  y  $\sigma(\omega, t) \rightarrow 0$  cuando  $\omega \rightarrow \infty$  tenemos,

$$\dot{P}(t) = -\mu(P, D)P(t) + \rho(0, t) \quad (2.26)$$

$$\dot{D}(t) = -\nu(P, D)D(t) + \sigma(0, t). \quad (2.27)$$

Bajo estas condiciones, si hacemos el producto de las ecuaciones (2.22) y (2.23) por

---

<sup>1</sup>En particular, más adelante veremos que la función de mortalidad de los depredadores también puede depender de la ecuación de renovación  $B_\rho$ .

$\beta_1\omega e^{-c\omega}$  y  $\beta_2\omega e^{-k\omega}$ , respectivamente y después integramos de cero a infinito,

$$\int_0^{\infty} \beta_1\omega e^{-c\omega} \rho_{\omega} d\omega + \int_0^{\infty} \beta_1\omega e^{-c\omega} \rho_t d\omega + \mu(P, D) \int_0^{\infty} \beta_1\omega e^{-c\omega} \rho d\omega = 0 \quad (2.28)$$

$$\int_0^{\infty} \beta_2\omega e^{-k\omega} \sigma_{\omega} d\omega + \int_0^{\infty} \beta_2\omega e^{-k\omega} \sigma_t d\omega + \nu(P, D) \int_0^{\infty} \beta_2\omega e^{-k\omega} \sigma d\omega = 0. \quad (2.29)$$

Luego de algunos cálculos sencillos si reordenamos términos podemos expresar lo anterior de la siguiente forma:

$$\dot{B}_{\rho}(t) = -\mu(P, D)B_{\rho}(t) - \int_0^{\infty} \beta_1\omega e^{-c\omega} \rho_{\omega} d\omega \quad (2.30)$$

$$\dot{B}_{\sigma}(t) = -\nu(P, D)B_{\sigma}(t) - \int_0^{\infty} \beta_2\omega e^{-k\omega} \sigma_{\omega} d\omega. \quad (2.31)$$

Finalmente, si integramos por partes el último componente de estas ecuaciones obtenemos

$$\dot{B}_{\rho}(t) = -(\mu(P, D) + c)B_{\rho}(t) + \int_0^{\infty} \beta_1 e^{-c\omega} \rho d\omega \quad (2.32)$$

$$\dot{B}_{\sigma}(t) = -(\nu(P, D) + k)B_{\sigma}(t) + \int_0^{\infty} \beta_2 e^{-k\omega} \sigma d\omega. \quad (2.33)$$

Así, hemos llegado a un sistema de ecuaciones integro-diferenciales que consta de las ecuaciones (2.26), (2.27), (2.32) y (2.33).

Con el objetivo de facilitar el análisis del sistema, definamos las variables auxiliares

$$A_1(t) = \int_0^{\infty} e^{-c\omega} \rho(\omega, t) d\omega \quad A_2(t) = \int_0^{\infty} e^{-k\omega} \sigma(\omega, t) d\omega. \quad (2.34)$$

Estas funciones nos permitirán pasar el sistema de ecuaciones integro-diferenciales a uno de ecuaciones diferenciales bajo la penalización de un aumento en la dimensión del mismo. Para ver esto, hagamos el producto de la ecuaciones (2.22) y (2.23) por los factores  $e^{-c\omega}$  y  $e^{-k\omega}$  respectivamente e integremos sobre todas las edades

$$\int_0^{\infty} e^{-c\omega} \rho_{\omega} d\omega + \int_0^{\infty} e^{-c\omega} \rho_t d\omega + \mu(P, D) \int_0^{\infty} e^{-c\omega} \rho d\omega = 0 \quad (2.35)$$

$$\int_0^{\infty} e^{-k\omega} \sigma_{\omega} d\omega + \int_0^{\infty} e^{-k\omega} \sigma_t d\omega + \nu(P, D) \int_0^{\infty} e^{-k\omega} \sigma d\omega = 0. \quad (2.36)$$

En consecuencia, las funciones  $A_i(t)$  satisfacen las siguientes ecuaciones diferenciales,

$$\dot{A}_1(t) = -\mu(P, D)A_1 + \rho(0, t) - \int_0^\infty ce^{-c\omega} \rho d\omega \quad (2.37)$$

$$\dot{A}_2(t) = -\nu(P, D)A_2 + \sigma(0, t) - \int_0^\infty ke^{-k\omega} \sigma d\omega. \quad (2.38)$$

Por lo tanto, la forma final de nuestro sistema es,

$$\dot{P}(t) = -\mu(P, D)P(t) + \rho(0, t) \quad (2.39)$$

$$\dot{B}_\rho(t) = -(\mu(P, D) + c)B_\rho(t) + \beta_1 A_1(t) \quad (2.40)$$

$$\dot{A}_1(t) = -(\mu(P, D) + c)A_1(t) + \rho(0, t) \quad (2.41)$$

$$\dot{D}(t) = -\nu(P, D)D(t) + \sigma(0, t) \quad (2.42)$$

$$\dot{B}_\sigma(t) = -(\nu(P, D) + k)B_\sigma(t) + \beta_2 A_2(t) \quad (2.43)$$

$$\dot{A}_2(t) = -(\nu(P, D) + k)A_2(t) + \sigma(0, t). \quad (2.44)$$

Nos referiremos a este sistema como el *Modelo Base*.

Aquí es pertinente mencionar que otra forma, talvez más rápida y ciertamente más elegante de deducir el sistema (2.39)-(2.44) es haciendo uso del siguiente lema [14]

**Lema 2.3.1.** *Sea  $\rho(\omega, t)$  solución de*

$$\rho_\omega(\omega, t) + \rho_t(\omega, t) + f(t)\rho(\omega, t) = 0, \quad (2.45)$$

donde  $f(t)$  es una función arbitraria y  $g$  una función continuamente diferenciable que depende de  $\omega$  y satisface<sup>2</sup>

$$g(\omega)\rho(\omega, t) \rightarrow 0 \quad \text{cuando} \quad \omega \rightarrow \infty. \quad (2.46)$$

Definamos

$$G(t) = \int_0^\infty g(\omega)\rho(\omega, t)d\omega \quad H(t) = \int_0^\infty g'(\omega)\rho(\omega, t)d\omega. \quad (2.47)$$

Entonces

$$G' = -fG + H + g(0)\rho(0, t). \quad (2.48)$$

*Demostración.* Multiplicando (2.45) por  $g(\omega)$  e integrando de cero a infinito, tenemos

$$G'(t) + \int_0^\infty g(\omega)\rho_\omega(\omega, t)d\omega + f(t)G(t) = 0. \quad (2.49)$$

---

<sup>2</sup>Esta suposición es razonable debido a que las densidades  $\rho(\omega, t)$  y  $\sigma(\omega, t)$  tienen ambas soporte compacto con respecto a la edad  $\omega$  para todo tiempo  $t$ .

Integrando por partes el segundo componente y utilizando el hecho

$$g(\omega)\rho(\omega, t) \rightarrow 0 \quad \text{cuando} \quad \omega \rightarrow \infty \quad (2.50)$$

se deduce

$$G'(t) - g(0)\rho(0, t) - \int_0^\infty g'(\omega)\rho(\omega, t)d\omega + f(t)G(t) = 0. \quad (2.51)$$

Finalmente, sustituyendo (2.47)<sub>2</sub> se sigue el resultado.  $\square$

No se procedió de esta forma, ya que es más ilustrativo hacer los cálculos correspondientes en el sentido de que nos permiten darnos cuenta que las variables auxiliares  $A_1(t)$  y  $A_2(t)$  son en cierto sentido intrínsecas a las funciones de fertilidad propuestas.

Para entender esta afirmación, miremos atrás un momento y notemos que después de deducir las ecuaciones (2.26)-(2.27), se hizo el producto de las ecuaciones de evolución (2.22) y (2.23) por las funciones de fertilidad  $\beta_\rho$  y  $\beta_\sigma$ , respectivamente.

Integrar la expresión resultante, nos permite encontrar los términos

$$\int_0^\infty \beta_1 \omega e^{-c\omega} \rho_\omega(\omega, t) d\omega \quad \int_0^\infty \beta_2 \omega e^{-k\omega} \rho_\omega(\omega, t) d\omega, \quad (2.52)$$

que a su vez, después de utilizar integración por partes, nos llevan tácitamente a definir nuestras variables auxiliares.

Más aún, si observamos detenidamente el modelo base, notamos que  $A_1$  y  $A_2$  contribuyen directamente al proceso de renovación de individuos, esto se deduce de que en (2.41) y (2.44) aparecen multiplicadas por las constantes  $\beta_1$  y  $\beta_2$  cuyo valor tiene un efecto claramente positivo en las funciones de fertilidad.

En [32] se propone una función de fertilidad más general que la nuestra y se desarrolla una familia de modelos presa-depredador con estructura por edad y canibalismo en las presas. Sus sistemas consisten de  $m$  ecuaciones diferenciales ordinarias donde  $m$  es un parámetro asociado con la función de fertilidad propuesta. En dicho trabajo se discute como esta clase de funciones de fertilidad influyen en la construcción del modelo y la aparición de soluciones periódicas.

En el siguiente capítulo haremos uso del sistema (2.39)-(2.44) para construir una serie de modelos inter-relacionados con la finalidad de simular diferentes escenarios ambientales de interés que nos lleven a deducir condiciones donde sea posible una relación adecuada entre ambas especies.

---

---

# CAPÍTULO 3

---

## MECANISMOS ESTABILIZADORES EN UNA FAMILIA DE MODELOS PRESA-DEPREDADOR<sup>1</sup>

### 3.1. Introducción

El estudio de especies con relación de tipo presa-depredador es un área de investigación intensiva donde una amplia variedad de modelos han sido propuestos para describir y analizar diversas condiciones ambientales.

Matemáticamente, un primer tipo de coexistencia lo constituyen puntos de equilibrio estables que son en cierto sentido las soluciones más simples que pueden tener estos modelos. Un segundo tipo de coexistencia reside en la existencia de soluciones periódicas estables que son las más comúnmente aceptadas en modelos presa-depredador, sin embargo, son técnicamente más difíciles de alcanzar.

El objetivo principal de este capítulo es analizar la relación entre la existencia de soluciones periódicas estables y diferentes factores biológicos que introduciremos.

---

<sup>1</sup>ESTE CAPÍTULO ESTÁ BASADO EN FRANCISCO J. SOLIS AND FERNANDO SALDAÑA, BIOLOGICAL MECHANISMS OF COEXISTENCE FOR A FAMILY OF AGE STRUCTURED POPULATION MODELS. SOMETIDO.

## 3.2. Competencia intraespecífica

El crecimiento o decadencia de poblaciones en la naturaleza, así como la tendencia a competir de las especies para dominar a otras ha sido un tema de interés cuyo estudio se remonta al siglo XVIII o incluso antes.

El modelo más simple de dinámica poblacional está basado en la ley de Malthus

$$\dot{P} = (\delta_n - \delta_m)P = \delta P \quad (\delta \text{ constante}), \quad (3.1)$$

donde  $P(t)$  es la población total al tiempo  $t$ ,  $\delta_n$  es la tasa (instantánea) de nacimientos y  $\delta_m$  la tasa de muertes. La resta de ambas es la tasa de crecimiento neto  $\delta$  de la población.

El modelo de Malthus es claramente inaplicable a situaciones donde la población compite por recursos (espacio y comida, entre otros) ya que en este caso  $\delta$  debería depender del tamaño de la población: a mayor población, menor debe ser la tasa de crecimiento<sup>2</sup>.

Para superar esta deficiencia en la ley de Malthus, Verhulst supuso que

$$\dot{P} = (\delta_0 - \omega_0 P)P \quad (\delta_0, \omega_0 \text{ constantes}). \quad (3.2)$$

Con  $\delta_0, \omega_0$  positivos esta ecuación diferencial tiene un punto de equilibrio estable en

$$P = \xi = \delta_0/\omega_0,$$

y poblaciones con  $P(0) < \xi$  crecen monótonamente a  $\xi$  conforme  $t \rightarrow \infty$ . La solución de (3.2),

$$P(t) = \frac{\xi}{1 + \left(\frac{\xi}{P(0)} - 1\right) e^{-\delta_0 t}} \quad (3.3)$$

se ha ajustado con notable éxito a las curvas de crecimiento de varios tipos de poblaciones.

Coloquemos los dos modelos anteriores en un contexto más amplio procediendo de una suposición más general: para una población aislada (no se consideran efectos migratorios) el crecimiento o decaimiento de la misma depende de la densidad poblacional. Por consiguiente

$$\frac{dP}{dt} = f(P). \quad (3.4)$$

---

<sup>2</sup>Cuando  $\delta_m > \delta_n$  la tasa de *crecimiento* es negativa, de modo que la palabra crecimiento no es probablemente la más adecuada.



Observemos que para las ecuaciones (3.1) y (3.2) la función  $f$  es el polinomio

$$f(P) = a_0 + a_1P + a_2P^2, \quad (3.5)$$

donde para el modelo de Malthus  $a_0 = 0$ ,  $a_1 = \delta$  y  $a_2 = 0$ , mientras que para el de Verhulst  $a_0 = 0$ ,  $a_1 = \delta_0$  y  $a_2 = -\omega_0$ . Más generalmente, suponiendo que  $f$  es suficientemente suave, podemos expresar  $f$  en una serie de potencias (serie de Taylor centrada en cero)

$$f(P) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n P^n = a_0 + a_1P + a_2P^2 + a_3P^3 + \dots \quad (3.6)$$

entonces, en teoría, cualquier tasa de crecimiento puede aproximarse con un polinomio [9].

Más aún, es necesario requerir  $f(0) = 0$  para descartar la posibilidad de *generaciones espontaneas*, esto es, la producción de un organismo viviente de materia inanimada. Formalmente, lo anterior es equivalente a

$$\left. \frac{dP}{dt} \right|_{P=0} = f(0) = 0 \quad (3.7)$$

de modo que podemos suponer que  $a_0 = 0$  en (3.5) así

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= a_1P + a_2P^2 + a_3P^3 + \dots \\ &= P(a_1 + a_2P + a_3P^2 + \dots) \\ &= Pg(P) \end{aligned}$$

al polinomio  $g(P)$  le suelen denominar tasa de crecimiento *intrínseca* de la población.

En nuestro contexto, del modelo base

$$\dot{P}(t) = -\mu(P, D)P(t) + \rho(0, t) \quad (3.8)$$

$$\dot{B}_\rho(t) = -(\mu(P, D) + c)B_\rho(t) + \beta_1 A_1(t) \quad (3.9)$$

$$\dot{A}_1(t) = -(\mu(P, D) + c)A_1(t) + \rho(0, t) \quad (3.10)$$

$$\dot{D}(t) = -\nu(P, D)D(t) + \sigma(0, t) \quad (3.11)$$

$$\dot{B}_\sigma(t) = -(\nu(P, D) + k)B_\sigma(t) + \beta_2 A_2(t) \quad (3.12)$$

$$\dot{A}_2(t) = -(\nu(P, D) + k)A_2(t) + \sigma(0, t) \quad (3.13)$$

podemos observar en las ecuaciones (3.8) y (3.11) que el equivalente a la tasa de crecimiento intrínseca de los modelos unipoblacionales no estructurados está dividida en dos procesos: el

de mortalidad y el de nacimiento de individuos.

De hecho, en su forma más simple, estas dos categorías se pueden observar también en la ecuación (3.1) con  $\delta_n$  reflejando los nacimientos y  $\delta_m$  la mortalidad. Claro que en nuestro modelo el proceso de muertes toma en cuenta efectos denso dependientes por medio de las funciones  $\mu$  y  $\nu$ , además se tienen ecuaciones [(3.9) y (3.12)] para modelar la cantidad de nacimientos en las especies que por supuesto influyen en la renovación de individuos a través de  $\rho(0, t)$  y  $\sigma(0, t)$ , como se verá más adelante.

Comparaciones entre observaciones de campo y predicciones de modelos indican que algunos de los patrones dinámicos de comportamiento que son teóricamente posibles no se observan en la naturaleza. Por eso, es natural preguntarse cuáles de los efectos que se presentan en ecosistemas reales tienen una influencia estabilizadora en poblaciones que de otra forma se comportarían de manera caótica.

En la presente sección vamos a analizar el efecto de la competencia intraespecífica en la regulación de las soluciones de nuestro modelo presa-depredador.

El hecho de que los ecosistemas no tienen recursos ilimitados sumado a que individuos de la misma especie tienen requisitos muy similares para la supervivencia, crecimiento y reproducción, tiene como consecuencia que, cuando la población se vuelve suficientemente numerosa, la demanda por algún recurso puede exceder el suministro inmediato, contribuyendo a una lucha por el mismo, desembocando en lo que se conoce como competencia intraespecífica.

La idea básica es que al competir los individuos por comida, territorio y otros recursos escasos, se observa un aumento de mortalidad para densidades poblacionales altas. Dicho en términos simples, las especies autolimitan su crecimiento. Este efecto se debe volver más pronunciado conforme los encuentros entre individuos se tornan más frecuentes.

En nuestro primer estudio, consideraremos que la población de depredadores solo se ve limitada en su desarrollo y reproducción por el número de presas disponibles, supondremos también que los depredadores atacan de manera indiscriminada, es decir, la depredación no es selectiva.

Para la población de presas, supondremos que los individuos compiten por el alimento, el agua, el espacio, la luz, la posibilidad de aparearse o cualquier otro recurso que puedan necesitar para sobrevivir y reproducirse.

El efecto de tal autolimitación es modelado en nuestro sistema considerando que la función de mortalidad depende linealmente de la población total de presas, si a esto le añades el hecho de que dicha función también depende de los depredadores, entonces  $\mu$  es de la forma

$$\mu = \mu_0 + r_1 P + \alpha D, \quad (3.14)$$

donde la constante  $\mu_0$  representa la tasa de muerte natural y el parámetro  $r_1$  modela la intensidad de la competencia intraespecífica.

Como ya hemos comentado en la sección anterior, estamos suponiendo que las interacciones se rigen por una ley de acción de masas, es decir, la cantidad de presas consumidas por unidad de tiempo, por depredador, es proporcional al número de presas disponibles.

En otras palabras la tasa de depredación es  $\alpha P$ . Entonces si hay  $D$  depredadores la tasa a la que disminuye la población de presas es  $\alpha PD$ . Nótese que el término de interacción es proporcional a  $PD$ , el producto del número de depredadores y el número de presas. Por ejemplo, si hay 20 presas y 10 depredadores, habría un total de 200 interacciones posibles. Solo una fracción de estas,  $\alpha$ , resulta en una muerte. Naturalmente las constantes  $\mu_0, r_1, \alpha$  son todas mayores o iguales a cero.

Para la función de mortalidad de los depredadores consideraremos una dependencia lineal con respecto a la población de presas y una tasa de muerte natural constante, es decir,

$$\nu = \nu_0 - \gamma P, \quad (3.15)$$

donde las constantes  $\nu_0$  y  $\gamma$  son positivas.

De la segunda sección del capítulo 2 se deduce que  $\pi_1(P, D) = e^{-\mu(P, D)\omega}$  es la probabilidad de que un miembro de la población de presas sobreviva desde su nacimiento hasta la edad  $\omega$ , de modo que la función

$$R_\rho(P, D) = \int_0^\infty \beta_\rho(\omega) \pi_1(P, D) d\omega \quad (3.16)$$

representa el número esperado de progenie producido por un individuo presa en su tiempo natural de vida. Luego, dicha población crece, tiende a un valor constante o decae a cero dependiendo de si  $R_\rho > 1$ ,  $R_\rho = 1$  ó  $R_\rho < 1$ .

Obviamente, podemos definir el análogo de la fórmula (3.16) para la población de depredadores mediante

$$R_\sigma(P, D) = \int_0^\infty \beta_\sigma(\omega) \pi_2(P, D) d\omega \quad (3.17)$$

donde  $\pi_2(P, D) = e^{-\nu(P, D)\omega}$ , así  $R_\sigma(P, D)$  representa la cantidad promedio de descendientes de un depredador a lo largo de su vida.

Finalmente, completaremos el modelo con competencia intraespecífica en las presas suponiendo que la cantidad de individuos de edad cero equivale a la cantidad de nacimientos en la especie, es decir,

$$\rho(0, t) = B_\rho(t) \quad \sigma(0, t) = B_\sigma(t). \quad (3.18)$$

Aquí es importante y pertinente recalcar la diferencia entre los términos  $\rho(0, t)$ ,  $\sigma(0, t)$  y

$B_\rho(t), B_\sigma(t)$ . Para facilitar esta interpretación, pensemos que nuestras especies son ovíparas, entonces la cantidad de nacimientos  $B_\rho(t), B_\sigma(t)$  son, en este contexto la cantidad de huevos que ponen los individuos, de estos huevos, solo algunos sobreviven para alcanzar su desarrollo como sujetos de edad cero, así no necesariamente todos los nacimientos logran llegar al grupo de individuos de edad cero, aunque por el momento, supondremos que todos lo hacen.

Bajo todos los supuestos hasta ahora hechos, del modelo base obtenemos

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - r_1 P^2 - \alpha P D + B_\rho \quad (3.19)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - r_1 B_\rho P - \alpha B_\rho D + \beta_1 A_1 \quad (3.20)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - r_1 A_1 P - \alpha A_1 D + B_\rho \quad (3.21)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D + \gamma D P + B_\sigma \quad (3.22)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma + \gamma B_\sigma P + \beta_2 A_2 \quad (3.23)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 + \gamma A_2 P + B_\sigma, \quad (3.24)$$

donde  $\varphi = \mu_0 + c$  y  $\xi = \nu_0 + k$ .

Previo a las simulaciones numéricas es pertinente analizar el punto de equilibrio

$$(P, B_\rho, A_1, D, B_\sigma, A_2) = (0, 0, 0, 0, 0, 0) \quad (3.25)$$

del sistema (3.19)-(3.24). Esto con el objetivo de determinar condiciones en los parámetros que eviten la extinción de ambas especies. Intuitivamente se espera que estas condiciones involucren a las funciones  $R_\rho$  y  $R_\sigma$  y de hecho este es el caso,

**Proposición 3.2.1.** *El punto de equilibrio trivial (3.25) del modelo presa-depredador (3.19)-(3.24) es inestable si y sólo si se cumple  $R_\rho(0, 0) > 1$  ó  $R_\sigma(0, 0) > 1$ .*

*Demostración.* La matriz Jacobiana del sistema es:

$$\begin{pmatrix} -\mu_0 - 2r_1 P - \alpha D & 1 & 0 & -\alpha P & 0 & 0 \\ -r_1 B_\rho & h(P, D) & \beta_1 & -\alpha B_\rho & 0 & 0 \\ -r_1 A_1 & 1 & h(P, D) & -\alpha A_1 & 0 & 0 \\ \gamma D & 0 & 0 & -\nu_0 + \gamma P & 1 & 0 \\ \gamma B_\sigma & 0 & 0 & 0 & -\xi + \gamma P & \beta_2 \\ \gamma A_2 & 0 & 0 & 0 & 1 & -\xi + \gamma P \end{pmatrix}$$

donde la función  $h(P, D)$  está dada por

$$h(P, D) = -\varphi - r_1 P - \alpha D.$$

De esta forma, si evaluamos el Jacobiano en el punto de equilibrio (3.25) obtenemos la matriz

$$\begin{pmatrix} -\mu_0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -\varphi & \beta_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & -\varphi & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\nu_0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -\xi & \beta_2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & -\xi \end{pmatrix}$$

la cual tiene eigenvalores

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= -\varphi \pm \sqrt{\beta_1} \\ \lambda_{3,4} &= -\xi \pm \sqrt{\beta_2} \\ \lambda_5 &= -\mu_0 \\ \lambda_6 &= -\nu_0. \end{aligned}$$

Entonces, para asegurar la inestabilidad de (3.25) se debe satisfacer al menos una de las siguientes condiciones

$$\beta_1 > \varphi^2 \quad \text{o} \quad \beta_2 > \xi^2. \quad (3.26)$$

Por otra lado, observemos que

$$R_\rho(P, D) = \int_0^\infty \beta_\rho(\omega) \pi_1(P, D) d\omega = \int_0^\infty \beta_1 \omega e^{-(c+\mu(P,D))\omega} d\omega. \quad (3.27)$$

Integrando por partes

$$R_\rho(P, D) = \frac{\beta_1}{(c + \mu(P, D))^2}. \quad (3.28)$$

Con cálculos similares se deduce

$$R_\sigma(P, D) = \frac{\beta_2}{(k + \nu(P, D))^2}. \quad (3.29)$$

Teniendo presente las definiciones (3.14) y (3.15) y las dos ecuaciones anteriores es inmediato

que

$$R_\rho(0,0) = \frac{\beta_1}{\varphi^2} \quad y \quad R_\sigma(0,0) = \frac{\beta_2}{\xi^2} \quad (3.30)$$

de aquí la conclusión es clara.  $\square$

Este hecho muestra que tanto las definiciones de  $R_\rho$  y  $R_\sigma$  como su interpretación son correctas y plausibles. Además, biológicamente este resultado tiene mucho sentido ya que las condiciones (3.26) nos dicen que las constantes  $\beta_1, \beta_2$  las cuales tienen una relación directamente proporcional con las funciones de fertilidad deben superar en cierta forma a las constantes  $\varphi$  y  $\xi$  que involucran a las tasas de muerte natural.

Ahora estamos en condiciones de proceder con las simulaciones numéricas, como se había mencionado anteriormente, para analizar la estabilidad de los puntos de equilibrio y la aparición de soluciones periódicas se hará uso del software AUTO-07P.

Debido a que para este modelo el principal objetivo es analizar como la estructura de la solución depende del parámetro de competencia intraespecífica  $r_1$ , vamos a fijar los demás parámetros con los siguientes valores

$$\mu_0 = 0.1, \alpha = 0.6, \varphi = 1.1, \beta_1 = 10, \quad (3.31)$$

$$\nu_0 = 0.9, \gamma = 0.3, \xi = 2.7, \beta_2 = 5 \quad (3.32)$$

de modo que se cumple (3.26) y vamos a variar el parámetro  $r_1$  obteniendo el diagrama de bifurcación 3.1 donde se grafica  $r_1$  contra la norma  $L_2$  de la solución definida como:

$$\sqrt{\int_0^1 (P(t)^2 + B_\rho(t)^2 + A_1(t)^2 + D(t)^2 + B_\sigma(t)^2 + A_2(t)^2) dt}. \quad (3.33)$$

En la figura 3.1 así como en los subsiguientes diagramas de bifurcación que presentaremos a lo largo de este trabajo, la estabilidad de las soluciones se denota por líneas solidas mientras que la inestabilidad se representa por líneas punteadas. Asimismo, los cuadros blancos simbolizan puntos de bifurcación de tipo estático y los cuadros rojos puntos de bifurcación de Hopf.

Para  $0 \leq r_1 \leq 2$  hay cuatro ramas de soluciones, tres consisten de soluciones estacionarias mientras que la restante consta de soluciones periódicas inestables.

Nótese como los puntos de la rama 1-3 (puntos que están entre la etiqueta 1 y la 3) pasan de ser estables a inestables en el punto de bifurcación con la etiqueta 2 ( $r_1 = 1.33356$ ) al contrario de los puntos de la rama 6-7 los cuales ganan estabilidad al pasar por dicho punto.

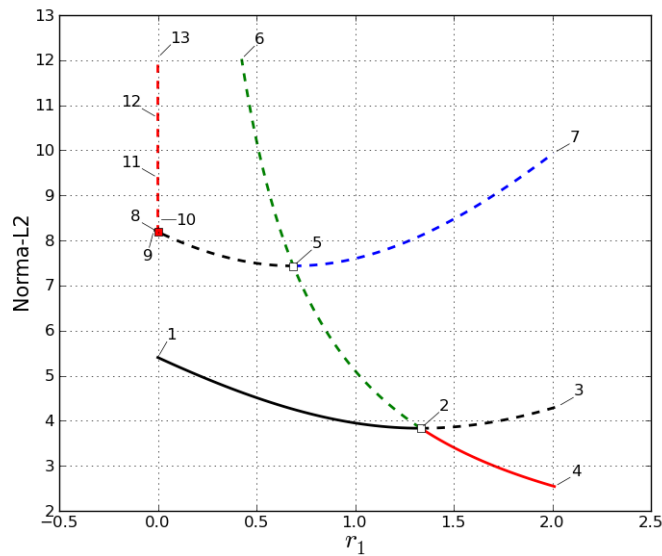


Figura 3.1: Diagrama de bifurcación del modelo (3.19)-(3.24).

A lo largo de la rama 1-3 tanto el número de presas como su tasa de nacimientos  $B_\rho$  se mantienen constantes para todos los valores de  $r_1$ . Para los depredadores, el efecto de la competencia intraespecífica no resulta nada favorable, de hecho, pequeños incrementos en  $r_1$  resultan en una disminución drástica de miembros de la población de depredadores y lógicamente  $B_\sigma$  también decrece considerablemente, en particular, los depredadores se acercan a valores muy pequeños cuando  $r_1$  se aproxima a 1.33356 y llegan hasta la extinción una vez que  $r_1$  supera dicho valor.

Por otro lado, en la rama 4-6 no aparecen depredadores, de modo que dicha rama corresponde totalmente a la dinámica de las presas y como podemos observar en la figura 3.1, la densidad comienza siendo alta pero disminuye rápidamente como consecuencia de la competencia interna hasta estabilizarse al pasar por el punto de bifurcación 2.

Esto es importante ya que nos dice que a falta de depredadores es necesario que la intensidad de la competencia intraespecífica sea fuerte para mantener controladas a las presas cuyo desarrollo es demasiado acelerado para valores bajos de la misma. Por último, para la rama 7-9 los depredadores nuevamente disminuyen al crecer  $r_1$ , extinguiéndose una vez que  $r_1$  cruza el punto de bifurcación 5.

En pocas palabras, los depredadores terminan pereciendo en cada una de las ramas de soluciones estacionarias para distintos valores del parámetro de autolimitación mientras que la densidad de presas se mantiene en niveles bajos e intermedios con variaciones controladas.

En términos ecológicos estos resultados eran de esperarse ya que la influencia de la compe-

tencia intraespecífica en la población de presas no permite que la misma tenga un crecimiento sustancial impidiendo que los depredadores puedan progresar debido a la falta de alimento.

Por último, la rama de soluciones periódicas que surge a partir del punto de bifurcación de Hopf 8 es inestable, de hecho, en esa rama presas y depredadores presentan oscilaciones de amplitud y periodo creciente. Esto se puede apreciar claramente en la figura 3.2 donde la parte (a) corresponde a las presas y la parte (b) a los depredadores.

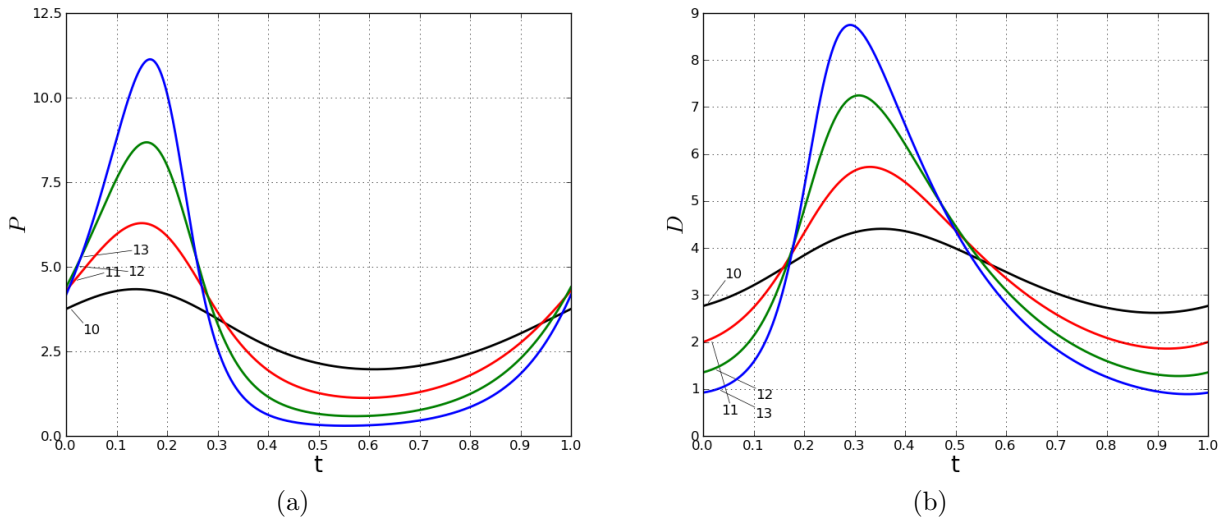


Figura 3.2: Soluciones periódicas correspondientes a la rama 8-13 del sistema (3.19)-(3.24).

En conclusión, podemos decir que para este modelo la competencia intraespecífica contribuye de manera positiva a la estabilización del sistema cuando esta competencia es moderada, ya que en otro caso, la población de depredadores tiende a la extinción. A pesar de esto, no se dio la existencia de soluciones periódicas estables.

Lo anterior nos lleva a preguntarnos cómo se vería afectada la estructura de la solución del modelo si en lugar de las presas son los depredadores los que compiten por los recursos y si es posible, en este caso, la existencia de soluciones periódicas estables. Podemos modelar esto con una sencilla modificación de las funciones de mortalidad

$$\mu = \mu_0 - \alpha D \quad (3.34)$$

$$\nu = \nu_0 + r_2 D - \gamma P, \quad (3.35)$$

donde  $r_2$  modela la existencia de competencia intraespecífica en los depredadores como  $r_1$  la modelaba en las presas, es decir, a mayores valores de  $r_2$  mayor es la intensidad de la misma.

Cabe mencionar que la competencia entre los depredadores es indirecta en el sentido



de que no se atacan entre si, más bien merman el recurso que comparten. Por ejemplo, un depredador puede estar rodeado de presas pero si tiene otros depredadores en su entorno puede que ese día se quede sin comer porque otro se le ha adelantado.

Bajo estas nuevas hipótesis, obtenemos un nuevo (sub-)modelo

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - \alpha P D + B_\rho \quad (3.36)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - \alpha B_\rho D + \beta_1 A_1 \quad (3.37)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - \alpha A_1 D + B_\rho \quad (3.38)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D - r_2 D^2 + \gamma D P + B_\sigma \quad (3.39)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma - r_2 B_\sigma D + \gamma B_\sigma P + \beta_2 A_2 \quad (3.40)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 - r_2 A_2 D + \gamma A_2 P + B_\sigma, \quad (3.41)$$

donde esta vez son los depredadores los que presentan una autolimitación en su crecimiento.

Como antes, vamos a variar el parámetro de competencia intraespecífica en busca de soluciones periódicas y vamos a dejar fijos los parámetros restantes con sus valores dados por (3.31)-(3.32) debido a que a pesar de los cambios en las funciones de mortalidad nos siguen satisfaciendo la inestabilidad del equilibrio trivial.

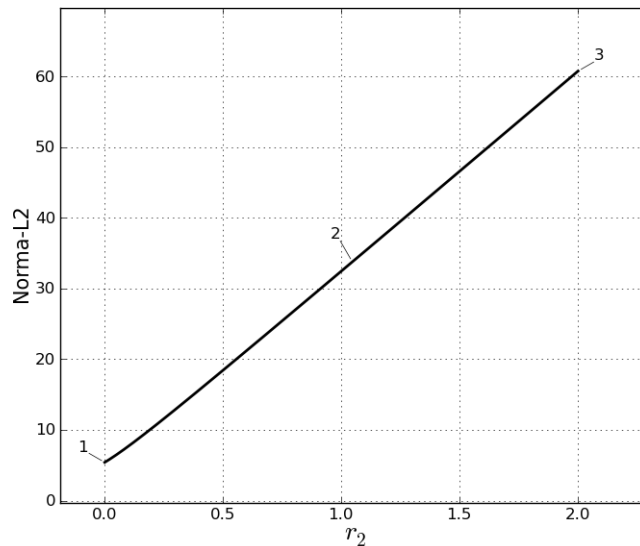


Figura 3.3: Diagrama de bifurcación del modelo (3.36)-(3.41).

El resultado es el diagrama de bifurcación presentado en la figura 3.3. Esta vez, solo hay

una rama de soluciones estacionarias la cual es estable para todos los valores de  $r_2$ . Como podemos observar, el valor de la norma se incrementa conforme  $r_2$  crece, esto se debe a que al estar limitados los depredadores por la competencia intraespecífica las presas tienen la facilidad de crecer libremente, de lo cual resultan incrementos fuertes en la norma de la solución.

Es fácil darse cuenta de que los dos modelos anteriores son casos particulares del siguiente modelo:

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - r_1 P^2 - \alpha P D + B_\rho \quad (3.42)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - r_1 B_\rho P - \alpha B_\rho D + \beta_1 A_1 \quad (3.43)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - r_1 B_\rho P - \alpha A_1 D + B_\rho \quad (3.44)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D - r_2 D^2 + \gamma D P + B_\sigma \quad (3.45)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma - r_2 B_\sigma D + \gamma B_\sigma P + \beta_2 A_2 \quad (3.46)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 - r_2 A_2 D + \gamma A_2 P + B_\sigma. \quad (3.47)$$

Es de gran interés analizar el comportamiento de este sistema cuando ambos, presas y depredadores presentan competencia intraespecie. En particular, estamos especialmente interesados en determinar qué pasa con la bifurcación de Hopf del sistema (3.19)-(3.24) cuando variamos  $r_1$  junto con  $r_2$  y si la aparición de esta bifurcación es un fenómeno estructuralmente estable, esto es, si persiste bajo pequeñas perturbaciones.

Por estas razones, hicimos la continuación en dos parámetros [18] de esta bifurcación de Hopf en el plano  $r_2 - r_1$ , los resultados se muestran en la figura 3.4.<sup>3</sup> Por ejemplo, la bifurcación de Hopf de la figura 3.1 se puede encontrar trazando una línea vertical en  $r_2 = 0$ . También podemos ahora justificar por qué en la figura 3.3 no aparece la anterior bifurcación de Hopf. Esto se debe a que para su existencia cuando  $r_2 > 0$  se necesitan valores negativos de  $r_1$ , lo cual no tiene sentido biológico. Podemos resumir los resultados de esta sección en la siguiente proposición

**Proposición 3.2.2.** *Para el modelo presa-depredador (3.42)-(3.47) la competencia intraespecífica contribuye de manera positiva a la estabilización de las soluciones, sin embargo, no existen soluciones periódicas estables para valores positivos de los parámetros  $r_1$  y  $r_2$ .*

<sup>3</sup>Como aclaración, el hecho de que la continuación en dos parámetros de la figura 3.4 sea representada por una línea punteada no revela que las soluciones periódicas intrínsecas a la bifurcación de Hopf sean inestables, aunque en este caso lo son.

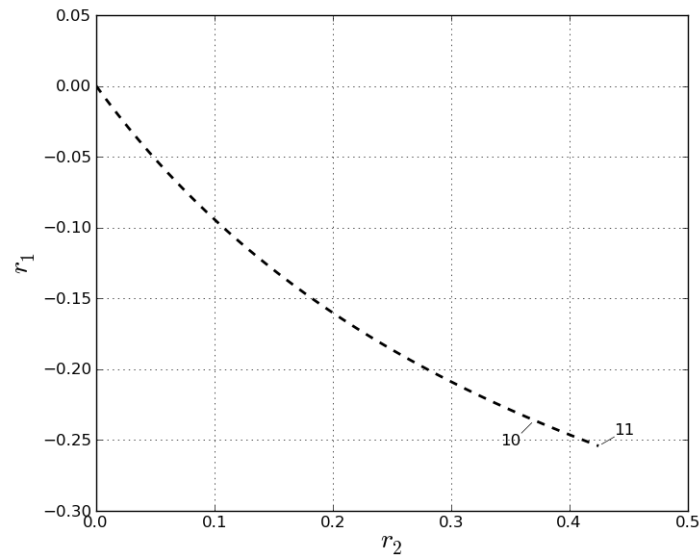


Figura 3.4: Continuación en dos parámetros de la bifurcación de Hopf del sistema (3.19)-(3.24).

### 3.2.1. Depredación Selectiva

Para completar nuestro estudio sobre el fenómeno de competencia intraespecífica, examinaremos un modelo con depredación selectiva. En general, se suele creer que dado el efecto perjudicial que ejercen los depredadores sobre los individuos presa, el efecto inmediato de la depredación en la población total también debe ser dañino. No obstante, este efecto no es siempre tan predecible por varias razones.

En primer lugar, los individuos atacados no son siempre una muestra aleatoria de la población, sino aquellos menos diestros a la huida. Por otro lado, puede haber cambios compensatorios en el crecimiento y reproducción de las presas sobrevivientes debido a que éstas experimentan una reducción en la competencia por recursos al disminuir la población. En otras palabras, mientras la depredación es perjudicial para las presas atacadas, es benéfica para las presas que no lo son.

En términos simples, los modelos con depredación selectiva plantean que los depredadores detectan y capturan preferentemente presas poco hábiles, débiles o viejas y con ello maximizan su eficiencia de caza. La consecuencia de esto es que el número de presas reproductivas es poco afectado al concentrarse la depredación sobre los segmentos no reproductivos de la población (los muy jóvenes o muy viejos). También se ha sugerido que este tipo de depredadores elimina miembros de la población de presas que hubieran muerto de todas formas a causa de la competencia intraespecífica. Esto se conoce como la hipótesis de la mortalidad

compensatoria [4].

En particular, en este trabajo consideraremos que las presas preferidas por el depredador son las juveniles<sup>4</sup> que en nuestro caso idealizado son las representadas por  $B_\rho(t)$ .

Ahora debemos encontrar una ecuación para  $\rho(0, t)$  en términos de la tasa de nacimientos  $B_\rho(t)$ . La idea inicial es cerrar el sistema considerando  $\rho(0, t) = \delta_1 B_\rho(t)$ , esto es, el número de individuos de edad cero proporcional al número de nacimientos.

Por otra parte, los huevos, recién nacidos o presas juveniles son víctimas de ataques por parte de la población de depredadores  $D(t)$ . La suposición usual es hacer el número de presas comidas proporcional al producto de los recién nacidos y el número de depredadores. Por lo tanto, la tasa neta es:

$$\rho(0, t) = \delta_1 B_\rho(t) - \theta B_\rho(t) D(t) = \delta_1 B_\rho(t) \left( 1 - \frac{\theta}{\delta_1} D(t) \right). \quad (3.48)$$

Infortunadamente, esta expresión es negativa cuando  $D(t)$  adquiere valores grandes. Para evitar este inconveniente y mantener el comportamiento cualitativo deseado para valores pequeños de  $D(t)$ , reemplazaremos esta función por la aproximación continuamente diferenciable

$$\rho(0, t) = \frac{B_\rho(t)}{1 + \theta D(t)}. \quad (3.49)$$

Como podemos observar, para valores pequeños de  $D(t)$  el valor de  $\rho(0, t)$  es cercano a  $B_\rho(t)$ , este comportamiento es sensato ya que si hay pocos depredadores mayor debe ser la cantidad de sobrevivientes. Por otra parte, cuando  $D(t)$  es grande,  $\rho(0, t)$  se aproxima a cero, pero siempre con valores positivos.

Nos interesa ahora saber si el hecho de tener depredadores selectivos sumado a la existencia de competencia intraespecie tiene una influencia estabilizadora en nuestro sistema. Bajo los nuevos supuestos, la función de mortalidad de las presas queda como sigue:

$$\mu = \mu_0 + r_1 P. \quad (3.50)$$

Esto debido a que esta vez los individuos presa adultos no son víctimas de ataques.

Para los depredadores el cambio radica en que ahora su función de mortalidad depende directamente de la cantidad de nacimientos en la población de presas, es decir,

$$\nu = \nu_0 + r_2 D - \gamma B_\rho. \quad (3.51)$$

---

<sup>4</sup>En la literatura, este tipo de sistema es comúnmente llamado *The egg-eating system*.

Completaremos el sistema tomando la densidad de depredadores de edad cero igual al número de nacimientos, es decir,  $\sigma(0, t) = B_\sigma$ .

Anexando estas hipótesis al modelo base llegamos al sistema:

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - r_1 P^2 + \frac{B_\rho}{1 + \theta D} \quad (3.52)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - r_1 B_\rho P + \beta_1 A_1 \quad (3.53)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - r_1 A_1 P + \frac{B_\rho}{1 + \theta D} \quad (3.54)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D - r_2 D^2 + \gamma D B_\rho + B_\sigma \quad (3.55)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma - r_2 B_\sigma D + \gamma B_\sigma B_\rho + \beta_2 A_2 \quad (3.56)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 - r_2 A_2 D + \gamma A_2 B_\rho + B_\sigma. \quad (3.57)$$

Al hacer el cálculo de los eigenvalores de la matriz Jacobiana del sistema anterior en el punto de equilibrio trivial encontramos que coinciden con los eigenvalores del sistema con depredación no selectiva de modo que las condiciones para evitar la extinción simultanea de ambas especies son las mismas de antes y por ende seguiremos tomando los valores de los parámetros como en (3.31)-(3.32). Además  $\theta = 1$ .

Primeramente queremos analizar el efecto del parámetro de autolimitación  $r_1$  de modo que vamos a variar el mismo dejando  $r_2 = 0$ .

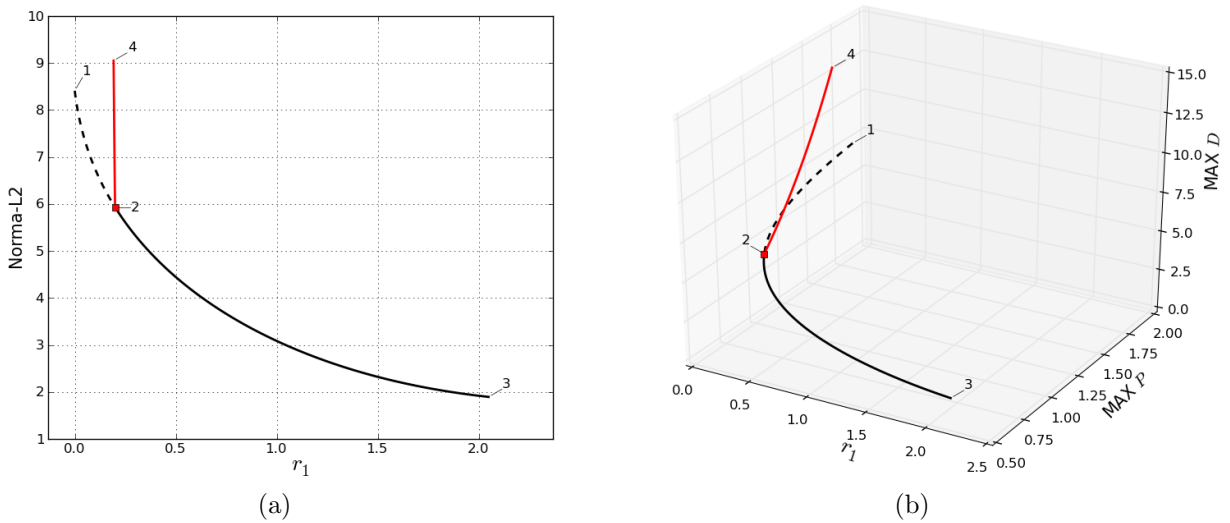


Figura 3.5: Diagrama de bifurcación del sistema (3.46)-(3.51).

Del diagrama de bifurcación (ver figura 3.5 parte (a)) el primer resultado que llama la atención es la aparición de soluciones periódicas estables que surgen a partir del punto de bifurcación de Hopf 2 que se da para el valor  $r_1 = 0.19941$ . Es a partir de este mismo punto cuando la única rama de soluciones estacionarias cambia de ser inestable a estable. La dinámica de este modelo es relativamente sencilla, ambos, presas y depredadores disminuyen en cantidad conforme aumenta el grado de competencia intraespecífica, esto puede apreciarse abiertamente en la parte (b) de la figura 3.5. En dicha subfigura los ejes corresponden al parámetro  $r_1$  y a la biomasa de presas y depredadores. En el caso de las soluciones periódicas se grafica el máximo de los valores de  $P$  y  $D$  en la solución periódica.

Toca el turno ahora de variar  $r_2$  dejando fijo  $r_1$  con un valor de cero. En el diagrama de bifurcación resultante, el cual se presenta en la figura 3.6, podemos observar un comportamiento análogo al pasado modelo con competencia en los depredadores sin depredación selectiva, es decir, el crecimiento de la norma se debe a que al estar limitados los depredadores las presas pueden crecer con más libertad. Pero esta vez tenemos un punto de bifurcación de Hopf en  $r_2 = 0.016793$  del cual surgen soluciones periódicas estables.

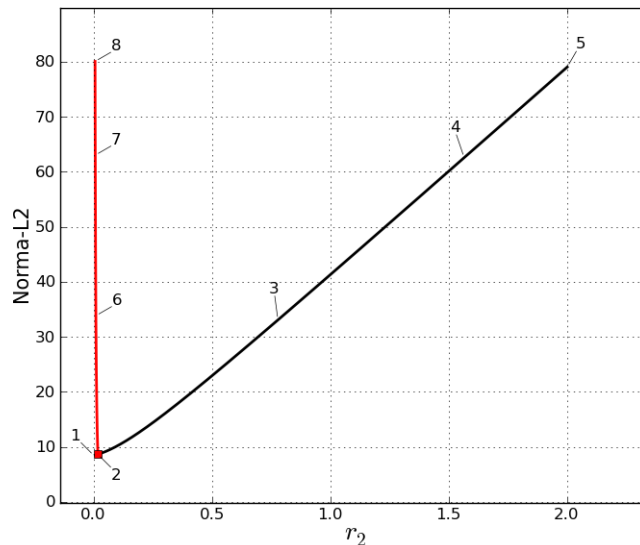


Figura 3.6: Diagrama de bifurcación del sistema (3.52)-(3.57)

La relación de los parámetros  $r_1$  y  $r_2$  y su efecto en la aparición de las bifurcaciones de Hopf de los dos diagramas de bifurcación anteriores se pueden observar en la figura 3.7. Esto nos lleva a concluir lo siguiente,

**Proposición 3.2.3.** *Para el modelo presa depredador con depredación selectiva (3.52)-(3.53) el mecanismo de competencia intraespecie es estabilizador en el sentido de que permite la*

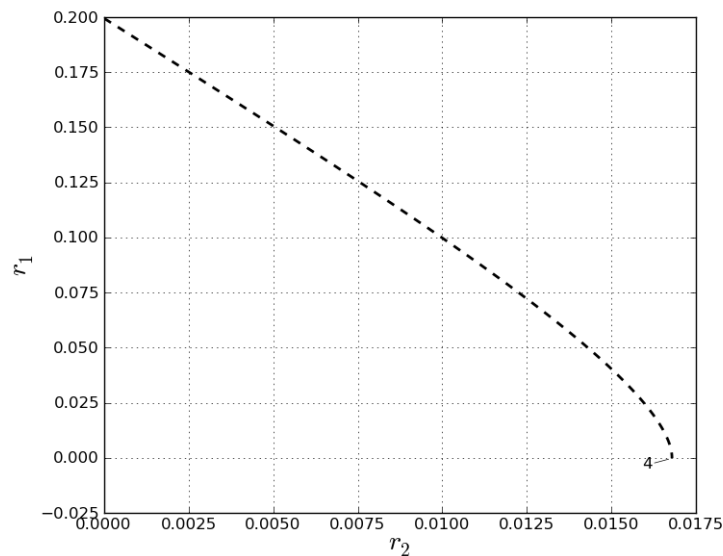


Figura 3.7: Continuación en dos parámetros de la bifurcación de Hopf del sistema (3.19)-(3.24).

*coexistencia de las especies a través de soluciones periódicas estables.*

Este resultado coincide con algunos estudios hechos en [4] donde se sugiere que la depredación selectiva es equivalente a la existencia de depredadores inteligentes que explotan a su presa de manera que maximizan la tasa de renovación de ésta y por tanto, su propio rendimiento.

Este tipo de depredadores buscan mantener a su presa en una densidad de rendimiento óptimo que les proporcione una alta producción de nueva biomasa de la presa y maximice su eficiencia de caza. De este modo, la depredación selectiva facilita la supervivencia del depredador así como la de su presa.

Sin embargo, diferentes modelos desarrollados a lo largo de años muestran conclusiones antagónicas con respecto a la estabilidad de las soluciones. Smith [28] en uno de los primeros estudios sobre depredación selectiva sobre presas juveniles predijo al igual que nosotros que este mecanismo era estabilizador. Mientras que resultados posteriores de Gurtin y Levine [14] apoyaban la conclusión opuesta.

Hastings [16] se planteó clarificar esta controversia y analizar la relación entre depredación selectiva y estabilidad en modelos presa-depredador. A través del estudio de varios modelos, argumento que la depredación selectiva es un proceso complicado y que las conclusiones sobre la estabilidad son muy dependientes del modelo.

### 3.3. Canibalismo

El canibalismo, también conocido como depredación intraespecífica, no es un comportamiento generalizado en el mundo animal, pero se ha encontrado en una amplia variedad de especies bajo distintos escenarios. Aunque algunos autores han sugerido que el canibalismo es una conducta artificial que se observa únicamente en laboratorio, o que ocurre solamente en casos de estrés severo, hay evidencia de que el canibalismo puede interpretarse como una respuesta normal a diversos factores ambientales.

En su completísima monografía *The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation*, G.A. Polis [27] refutó la idea de que el canibalismo es una conducta aberrante o de escaso interés desde el punto de vista ecológico; señala que dicho comportamiento ha sido observado en aproximadamente 1300 especies.

Usualmente el canibalismo está asociado con una interacción asimétrica: Organismos caníbales son relativamente invulnerables o poco propensos a recibir daño durante el ataque a sus víctimas. En general, la víctima se halla en un estado de vida más frágil que el caníbal; los adultos consumen juveniles y huevos, y a su vez, los juveniles consumen huevos, siendo el canibalismo entre adultos un escenario extremadamente inusual.

La primera idea que surge cuando se investiga la biología del canibalismo es hacer una evaluación de los beneficios y costos que tiene esta conducta sobre la especie. Un individuo caníbal se beneficia directamente al satisfacer sus requerimientos nutricionales o energéticos; por otra parte, el canibalismo es irremediamente una causa significativa de mortalidad que puede llegar a tener una fuerte influencia en la dinámica poblacional.

Numerosos ecologistas han sugerido que un beneficio subsecuente al canibalismo es la autorregulación poblacional, hipótesis que estudiaremos en esta sección. La idea básica es que la población caníbal puede autorregularse por debajo de la capacidad de carga del ambiente evitando una sobreexplotación de los recursos y una inanición masiva. Polis menciona 40 experimentos y estudios de campo que evidencian el efecto regulador del canibalismo en escarabajos, escorpiones, copépodos y varias especies de peces.

Otro conocido efecto del canibalismo es el llamado "mecanismo de bote salvavidas". Depredadores caníbales pueden sobrevivir largos periodos de escases que hubieran llevado irremediamente a la extinción a depredadores no caníbales. El mecanismo de bote salvavidas es importante en situaciones donde hay una población de presas presente pero no es lo suficientemente productiva para soportar una población no caníbal de depredadores [34].

Por los argumentos anteriormente expuestos, en el modelo que presentaremos supondremos que el canibalismo solo se da entre clases distintas de individuos, en otras palabras, adultos consumen juveniles, pero los juveniles no se atacan entre si y tampoco los adultos. En



particular, consideraremos que la población caníbal es la de los depredadores y supondremos que las únicas víctimas son los recién nacidos  $B_\sigma(t)$ .

En consecuencia, la densidad  $\sigma(0, t)$  representa el número de recién nacidos que sobreviven al canibalismo al tiempo  $t$ . Expresemos esta cantidad como

$$\sigma(0, t) = g(B_\sigma(t), D(t), P(t))B_\sigma(t). \quad (3.58)$$

De modo que, la función  $g(B_\sigma(t), D(t), P(t))$  representa la fracción de recién nacidos que sobreviven al canibalismo. En vista de esta interpretación

$$0 \leq g(B_\sigma, D, P) \leq 1. \quad (3.59)$$

Teniendo en cuenta estas hipótesis del modelo base obtenemos

$$\dot{P}(t) = -\mu(P, D)P(t) + \rho(0, t) \quad (3.60)$$

$$\dot{B}_\rho(t) = -(\mu(P, D) + c)B_\rho(t) + \beta_1 A_1(t) \quad (3.61)$$

$$\dot{A}_1(t) = -(\mu(P, D) + c)A_1(t) + \rho(0, t) \quad (3.62)$$

$$\dot{D}(t) = -\nu(P, D)D(t) + g(B_\sigma, D, P)B_\sigma(t) \quad (3.63)$$

$$\dot{B}_\sigma(t) = -(\nu(P, D) + k)B_\sigma(t) + \beta_2 A_2(t) \quad (3.64)$$

$$\dot{A}_2(t) = -(\nu(P, D) + k)A_2(t) + g(B_\sigma, D, P)B_\sigma(t). \quad (3.65)$$

Podemos modelar distintos escenarios dependiendo de la forma que tome la función  $g$ , por ejemplo, en [15] proponen

$$g(B_\sigma, D, P) = G\left(\frac{B_\sigma}{D}\right), \quad (3.66)$$

donde  $G$  es una función monótona creciente del cociente  $B_\sigma/D$ .

La relación (3.66) afirma que la fracción de recién nacidos víctimas del canibalismo depende del número de recién nacidos por unidad de población total. Tal relación probablemente no es válida cuando el canibalismo es una forma de control poblacional ya que en ese caso la función  $g$  debería depender más directamente de la población total  $D$ .

Por otra parte, la fórmula (3.66) parece razonable cuando los recién nacidos son una fuente alternativa de comida, ya que dicha ecuación es simplemente el requerimiento de que la fracción de recién nacidos que sobrevive al canibalismo dependa de la comida disponible por individuo.

En el caso de que el canibalismo tiene como propósito primordial el control poblacional, una idealización simplista pero no por eso inadecuada, sería suponer

$$g(B_\sigma, D, P) = G(D), \quad (3.67)$$

donde  $G$  es una función monótona decreciente que satisface

$$G(0) = 1. \quad (3.68)$$

Esta última condición simplemente indica que no puede haber canibalismo en ausencia de depredadores adultos.

En este trabajo nos interesa principalmente estudiar el canibalismo como un mecanismo de control poblacional, de modo que en primera instancia busquemos trabajar con una función que se ajuste adecuadamente a las condiciones (3.67)-(3.68).

Además, es indispensable tomar en cuenta como la intensidad del canibalismo se ve modificada por la cantidad de presas disponibles. Lógicamente para densidades de presas altas los depredadores tendrían poca o nula necesidad de recurrir al canibalismo, de modo que la fracción de recién nacidos que sobrevive al canibalismo se ve afectada positivamente con aumentos en  $P(t)$ . En palabras más sugestivas, incrementos en la población de presas resultan en mayor cantidad de sobrevivientes al canibalismo.

Lo anterior nos lleva a proponer la siguiente función

$$g(D, P) = \frac{1}{1 + D \exp(-P)}, \quad (3.69)$$

la cual cumple con las características que buscamos, es decir, es una función no-negativa acotada superiormente por 1. Más aún, para  $D$  fijo es una función creciente de  $P$  que satisface

$$g(0, P) = 1 \quad y \quad \lim_{P \rightarrow \infty} g(D, P) = 1, \quad (3.70)$$

de forma que en ausencia de depredadores no puede haber canibalismo y en un escenario utópico donde hay una infinidad de presas disponibles no se manifiesta la conducta caníbal de los depredadores.

Para la función de mortalidad de las presas consideraremos la existencia de competencia intraespecífica ya que es precisamente este fenómeno el que provoca densidades bajas lo cual a su vez es causa de que los depredadores se tornen caníbales. Para los depredadores no consideraremos esta autolimitación solo la tasa de muerte natural y una dependencia lineal

con respecto a la población de presas.

Finalmente, supondremos que los depredadores no son selectivos con lo cual llegamos al siguiente sistema

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - r_1 P^2 - \alpha P D + B_\rho \quad (3.71)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - r_1 B_\rho P - \alpha B_\rho D + \beta_1 A_1 \quad (3.72)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - r_1 A_1 P - \alpha A_1 D + B_\rho \quad (3.73)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D + \gamma D P + s B_\sigma / (1 + D \exp(-P)) \quad (3.74)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma + \gamma B_\sigma P + \beta_2 A_2 \quad (3.75)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 + \gamma A_2 P + s B_\sigma / (1 + D \exp(-P)). \quad (3.76)$$

El parámetro  $0 < s \leq 1$  representa el grado de canibalismo en la población. Para valores grandes de  $s$  el canibalismo es reducido mientras que para  $s$  cercano a cero los depredadores se alimentan en gran porcentaje de sus recién nacidos.

Debido a su importancia vamos a variar al parámetro  $s$  y dejaremos fijos los demás con los siguientes valores

$$\mu_0 = 0.1, \alpha = 0.6, \varphi = 1.1, \beta_1 = 10, \nu_0 = 0.9 \quad (3.77)$$

$$\gamma = 0.3, \xi = 1.9, \beta_2 = 5, r_1 = 0.0002, \quad (3.78)$$

los cuales satisfacen

$$R_\rho(0,0) > 1 \quad R_\sigma(0,0) > 1. \quad (3.79)$$

Como podemos observar en la figura 3.8 para  $0 < s \leq 1$  hay dos ramas de soluciones estacionarias y una rama de soluciones periódicas que conecta los puntos de bifurcación de Hopf 5 y 6. El sistema comienza con una sola rama de soluciones estacionarias la cual es estable para  $0 < s \leq 0.2342$ , conforme el valor de  $s$  aumenta la estabilidad se pierde en el punto de bifurcación 2 donde aparece una nueva rama de soluciones estacionarias. Dentro de esta rama los puntos entre las etiquetas 2 y 4 no son de interés biológico ya que la tasa de nacimientos de los depredadores debe ser negativa para su existencia.

En compensación, los puntos entre las etiquetas 2 y 7 muestran una dinámica sumamente interesante; no solo aparecen dos puntos de bifurcación de Hopf, sino que además las soluciones periódicas subyacentes son estables y conectan a los dos puntos. Más aún, estos dos

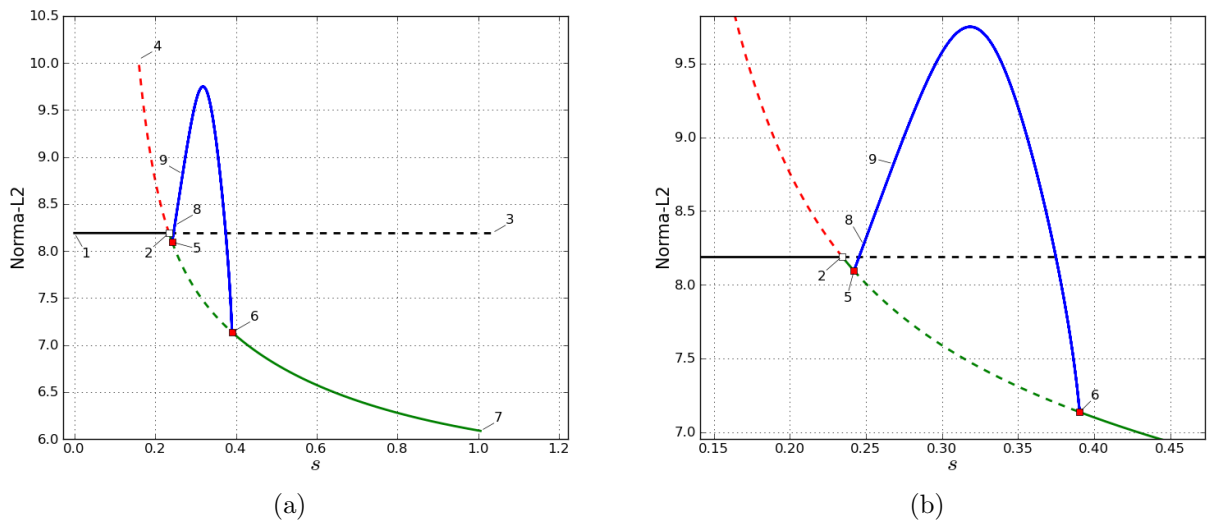


Figura 3.8: (a) Diagrama de bifurcación del sistema (3.71)-(3.76). (b) Amplificación de la región central en el diagrama (a).

puntos dividen a la sub-rama estacionaria 2-7 en tres partes, dos estables 2-5, 6-7 y una inestable 5-6. A pesar de esto, a lo largo de toda la sub-rama 2-7 los individuos presa así como su tasa de nacimientos disminuyen al aumentar  $s$ , lo cual es lógico ya que al disminuir la intensidad del canibalismo los depredadores aumentan su consumo de presas; esto último contribuye también a que en 2-7 la tasa de nacimientos de los depredadores aumente con  $s$ .

Como se mencionó precedentemente la conducta caníbal de los depredadores está vinculada directamente con la falta de recursos alimentarios. De lo dicho se desprende que el canibalismo es un mecanismo que surge como una respuesta natural a presas con crecimiento limitado. Por esto es importante conocer más a fondo la relación entre estos dos fenómenos y analizar qué pasa con las soluciones periódicas de nuestro modelo cuando variamos  $s$  y  $r_1$  de manera simultánea. El resultado se puede observar en la figura 3.9, donde, por ejemplo, las bifurcaciones de Hopf del diagrama 3.8 se pueden encontrar al trazar una línea vertical en  $r_1 = 0.0002$ .

A partir de la figura 3.9 podemos llegar a las siguientes conclusiones: para  $r_1 > 0.001405$  no existen bifurcaciones de Hopf para ningún valor de  $s$ . En cambio, para  $0 \leq r_1 < 0.001405$  y  $0.23422 < s < 0.39042$  hay dos bifurcaciones de Hopf que colapsan en una cuando  $r_1 = 0.001405$  y  $s = 0.32156$ . Para  $s$  fuera del intervalo  $(0.23422, 0.39042)$  hay otras bifurcaciones de Hopf pero no son de interés biológico ya que  $r_1$  es negativo. De estas observaciones deducimos lo siguiente

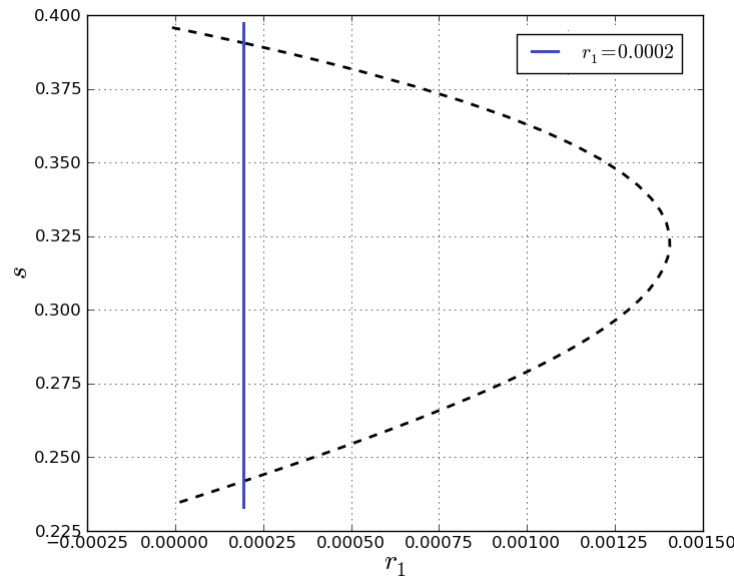


Figura 3.9: Continuación en dos parámetros de las bifurcaciones del Hopf del sistema (3.71)-(3.76)

**Proposición 3.3.1.** *El modelo (3.71)-(3.76) con canibalismo en los depredadores y autolimitación en la presa tiene soluciones periódicas estables para distintos valores de los parámetros  $s$  y  $r_1$ .*

### 3.4. Pesca

El propósito de esta sección es investigar brevemente qué pasa con nuestro sistema cuando agentes externos tienen cierto control sobre las especies en interacción.

La situación anterior es de interés en el manejo óptimo de recursos renovables. Por ejemplo, en el caso particular de la industria pesquera la esencia del problema se reduce a encontrar la cantidad adecuada de pesca que optimice tanto las ganancias económicas como la renovación de peces comerciales. En la mayoría de los casos, esta pesca tiene un fuerte impacto en la dinámica de la especie afectada, impacto cuya severidad depende en gran medida de la política de pesca implementada.

Si como antes suponemos que una población está gobernada por la siguiente ecuación diferencial

$$\frac{dP}{dt} = f(P), \quad (3.80)$$

pero esta vez la población está sujeta a una tasa de faenado  $h(t)$  de individuos por unidad

de tiempo, entonces la siguiente ecuación

$$\frac{dP}{dt} = f(P) - h(t) \quad (3.81)$$

modela la evolución poblacional.

Debido a su simplicidad, dos son las formas más comunes que toma la función  $h(t)$  cuya labor es determinar el tipo de faenado al cual estará sujeta la población,

$$h(t) = \lambda, \quad h(t) = EP(t). \quad (3.82)$$

Aquí  $\lambda$  y  $E$  son constantes positivas.

El primer tipo de faenado donde la función  $h(t)$  es constante se suele utilizar en situaciones donde hay un control estricto de cacería, como en caza de venados o ballenas. Por otro lado, muchas veces conviene que la pesca o faenado sea proporcional a la cantidad de peces disponibles. De hecho, en la modelación de pesquerías la mayoría de las veces se supone que el número de peces atrapados por unidad de tiempo es proporcional al esfuerzo  $E$  realizado en la pesca [2].

En este trabajo vamos a retomar el enfoque presentado en [29] donde se presenta un modelo presa-depredador con faenado sobre los depredadores. El sistema a estudiar es el siguiente

$$\frac{dP}{dt} = -\mu_0 P - \alpha P D + B_\rho \quad (3.83)$$

$$\frac{dB_\rho}{dt} = -\varphi B_\rho - \alpha B_\rho D + \beta_1 A_1 \quad (3.84)$$

$$\frac{dA_1}{dt} = -\varphi A_1 - \alpha A_1 D + B_\rho \quad (3.85)$$

$$\frac{dD}{dt} = -\nu_0 D + \gamma D P + B_\sigma - h(t) \quad (3.86)$$

$$\frac{dB_\sigma}{dt} = -\xi B_\sigma + \gamma B_\sigma P + \beta_2 A_2 \quad (3.87)$$

$$\frac{dA_2}{dt} = -\xi A_2 + \gamma A_2 P + B_\sigma. \quad (3.88)$$

Basados en el trabajo de Solís, utilizaremos dos expresiones para  $h(t)$  que emulan a las presentadas en la ecuación (3.82)

$$h(t) = \lambda(1 - \exp(-D)), \quad h(t) = \lambda(1 - \exp(-D))D, \quad (3.89)$$

donde el parámetro de control  $\lambda$  refleja la intensidad del faenado que se ejerce sobre los

depredadores.

Conforme variamos  $\lambda$  encontramos que solo hay una rama de soluciones estacionarias además de que no hay ningún punto de bifurcación estacionario y más importante aún, no hay soluciones periódicas. En la figura 3.10 parte (a) podemos observar que cuando  $h(t) = \lambda(1 - \exp(-D))$  la rama de soluciones estacionarias es inestable; a lo largo de dicha rama la población de depredadores se mantiene constante mientras que su tasa reproductiva  $B_\sigma$  crece con  $\lambda$ , de modo que en este caso se recuperan los resultado encontrados por Solís en [29].

Para  $h(t) = \lambda(1 - \exp(-D))D$  el sistema se estabiliza y el control externo actúa similar a como lo hizo la competencia intraespecífica en los depredadores en el modelo (3.36)-(3.41). Una explicación parcial para este resultado es que la tasa de faenado es en esencia proporcional a la población de depredadores.

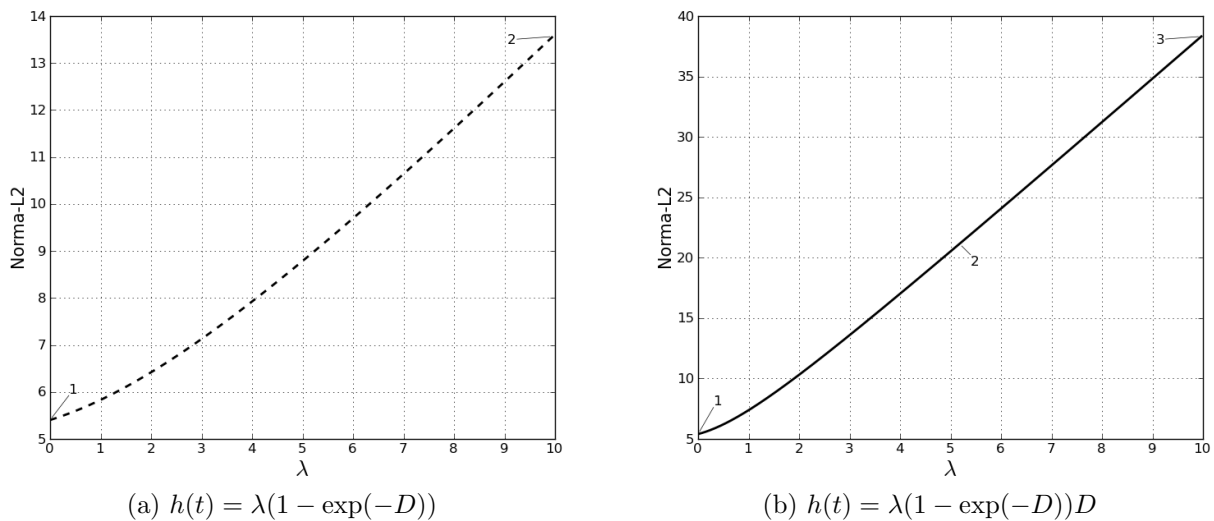


Figura 3.10: Diagrama de bifurcación del sistema (3.83)-(3.88).

En resumen, al tomar la tasa de pesca  $h(t) = \lambda(1 - \exp(-D))$  no se controla adecuadamente a los depredadores ya que la única rama de soluciones estacionarias es inestable, lo que en términos biológicos equivale a un desbalance del ecosistema. Al contrario, cuando  $h(t) = \lambda(1 - \exp(-D))D$  el modelo es estable, entonces es recomendable para los pescadores que la tasa de pesca aumente conforme lo hacen los depredadores.

---

---

# CAPÍTULO 4

---

## CONCLUSIONES

Uno de los problemas más desafiantes en la ciencia es modelar fenómenos biológicos. La gran cantidad de parámetros que involucra la llamada biología de poblaciones vuelve la deducción y análisis de modelos generales considerablemente difícil.

La teoría de dinámica poblacional continua, no lineal, con estructura por edad ha sido ampliamente desarrollada desde la publicación de los trabajos de Gurtin & MacCamy [12] y Hoppensteadt [17], los cuales representan una especie de piedra angular en el estudio de modelos estructurados por edad.

En este trabajo seguimos otra dirección complementaria a la forma clásica de abordar el problema. En lugar de investigar el modelo directamente de las ecuaciones parciales se propusieron funciones de fertilidad y mortalidad simples pero biológicamente adecuadas que llevan el problema a un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.

El objetivo fundamental de esta tesis era proponer y analizar diferentes mecanismos biológicos que permitan la coexistencia de las especies ya sea por medio de puntos de equilibrio o soluciones periódicas estables poniendo especial atención a este último caso, debido a que es el tipo de solución más comúnmente aceptada en modelos presa-depredador.

La primera contribución de este trabajo es precisamente la construcción de un modelo general para interacciones presa-depredador con estructura por edad (continua) en *ambas* especies gobernado por ecuaciones diferenciales ordinarias. Creemos que esta es la primera vez que un modelo de este tipo aparece en la literatura.

En base a los resultados de la sección 3.2 concluimos que la competencia intraespecífica por sí sola no es suficiente para la existencia de soluciones periódicas estables, de hecho, cuando la competencia interna en las presas es alta, los depredadores se extinguen debido



a la falta de alimento. Sin embargo, cuando los depredadores son selectivos la competencia intraespecífica estabiliza el modelo vía soluciones periódicas estables.

De acuerdo a lo expuesto en la sección 3.3, otra contribución de este trabajo fue proporcionar evidencia de que el canibalismo en los depredadores es un mecanismo que podría surgir como respuesta natural ante presas con crecimiento limitado que permite la supervivencia de depredadores que de otra forma se hubieran extinto. Mientras que de la sección 3.4 inferimos que si se quiere controlar externamente a los depredadores es indispensable que este control sea proporcional a la densidad de los mismos.

De la presente tesis se desprenden diversas líneas de investigación que quedan abiertas y múltiples aspectos que se pueden mejorar y estudiar en mayor profundidad. Por ejemplo, podemos encaminar un posible trabajo futuro a modelar bajo este enfoque otras relaciones que no sean del tipo presa-depredador, tales como mutualismo, comensalismo, amensalismo, etc. Además, se puede generalizar a  $n$  especies en interacción y establecer distintos tipos de relaciones para las especies. Estos tópicos son importantes, desafiantes y serán objeto de estudios posteriores.

---

# BIBLIOGRAFÍA

- [1] Arnol'd, V. I. (1992). Ordinary Differential Equations Springer-Verlag. *Berlin-Heidelberg-New York*.
- [2] Brauer, F., & Castillo-Chavez, C. (2001). *Mathematical models in population biology and epidemiology* (Vol. 1). New York: Springer.
- [3] Beddington, J. R., & Free, C. A. (1976). Age structure effects in predator-prey interactions. *Theoretical population biology*, 9(1), 15-24.
- [4] Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Malden. MA: *Blackwell Publishing*.
- [5] Cushing, J. M., & Saleem, M. (1982). A predator prey model with age structure. *Journal of mathematical biology*, 14(2), 231-250.
- [6] Cushing, J. M., & Li, J. (1995). Oscillations caused by cannibalism in a size-structured population model. *Can. Appl. Math. Quart*, 3(2), 155-172.
- [7] Cushing, J. M. (1998). *An introduction to structured population dynamics* (Vol. 71). SIAM.
- [8] Doedel, E. (1986). *AUTO, software for continuation and bifurcation problems in ordinary differential equations*. California Institute of Technology.
- [9] Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical models in biology* (Vol. 46). Siam.

- 
- [10] Freedman, H. I., So, J. W. H., & Wu, J. (1994). A model for the growth of a population exhibiting stage structure: cannibalism and cooperation. *Journal of computational and applied mathematics*, 52(1), 177-198.
- [11] Freedman, H. I. (1980). *Deterministic mathematical models in population ecology*. New York: M. Dekker.
- [12] Gurtin, M. E., & MacCamy, R. C. (1974). Non-linear age-dependent population dynamics. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 54(3), 281-300.
- [13] Gurtin, M. E., & MacCamy, R. C. (1979). Some simple models for nonlinear age-dependent population dynamics. *Mathematical Biosciences*, 43(3), 199-211.
- [14] Gurtin, M. E., & Levine, D. S. (1979). On predator-prey interactions with predation dependent on age of prey. *Mathematical Biosciences*, 47(3), 207-219.
- [15] Gurtin, M. E., & Levine, D. S. (1982). On populations that cannibalize their young. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 42(1), 94-108.
- [16] Hastings, A. (1983). Age-dependent predation is not a simple process. I. Continuous time models. *Theoretical Population Biology*, 23(3), 347-362.
- [17] Hoppensteadt, F. (1975). *Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics, and Epidemics* (Vol. 20). Siam.
- [18] Keller, H. B. (1977). Numerical solution of bifurcation and nonlinear eigenvalue problems. *Applications of bifurcation theory*, 359-384.
- [19] Levine, D. S. (1981). On the stability of a predator-prey system with egg-eating predators. *Mathematical Biosciences*, 56(1), 27-46.
- [20] Levine, D., & Gurtin, M. (1981). Models of predator and cannibalism in age-structured populations. *Differential Equations and Applications in Ecology*, 145-159.
- [21] Levine, D. S. (1983). Models of age-dependent predation and cannibalism via the McKendrick equation. *Computers & Mathematics with Applications*, 9(3), 403-414.
- [22] Li, J. (1990). Dynamics of age-structured predator-prey population models. *Journal of mathematical analysis and applications*, 152(2), 399-415.
- [23] Marsden, J. E., & McCracken, M. (2012). *The Hopf bifurcation and its applications* (Vol. 19). Springer Science & Business Media.

- [24] McKendrick, A. G. (1925). Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, 44, 98-130.
- [25] Nayfeh, A. H., & Balachandran, B. (2008). *Applied nonlinear dynamics: analytical, computational and experimental methods*. John Wiley & Sons.
- [26] Perko, L. (2013). *Differential equations and dynamical systems* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- [27] Polis, G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 225-251.
- [28] Smith, R. H., & Mead, R. (1974). Age structure and stability in models of prey-predator systems. *Theoretical population biology*, 6(3), 308-322.
- [29] Solis, F. J. (2003). Self-limitation, fishing and cannibalism. *Applied mathematics and computation*, 135(1), 39-48.
- [30] Solis, F. J., & Ku, R. A. (2011). Nonlinear juvenile predation population dynamics. *Mathematical and Computer Modelling*, 54(7), 1687-1692.
- [31] Solis, F. J., & Ku-Carrillo, R. A. (2014). Generic predation in age structure predator-prey models. *Applied Mathematics and Computation*, 231, 205-213.
- [32] Solis, F. J., & Ku-Carrillo, R. A. (2014, December). Birth rate effects on an age-structured predator-prey model with cannibalism in the prey. In *Abstract and Applied Analysis* (Vol. 501, p. 241312). Hindawi Publishing Corporation.
- [33] Strogatz, S. H. (2014). *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Westview press.
- [34] Van den Bosch, F., De Roos, A. M., & Gabriel, W. (1988). Cannibalism as a life boat mechanism. *Journal of Mathematical Biology*, 26(6), 619-633.
- [35] Venturino, E. (1984). Age-structured predator-prey models. *Mathematical Modelling*, 5(2), 117-128.
- [36] Webb, G. F. (1985). *Theory of nonlinear age-dependent population dynamics*. CRC Press.
- [37] Wiggins, S. (2003). *Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos* (Vol. 2). Springer Science & Business Media.