



UNIVERSIDAD DEL BÍO-BÍO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE ESTADÍSTICA
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA**

**MODELO DE DEPREDADOR-PRESA Y EL
EFECTO DE LA ESTRUCTURA DE EDADES**

Tesis presentada al Programa de Magíster en Matemática, Mención Matemática Aplicada, o Mención Estadística del Departamento de Estadística y Departamento de Matemática de la Universidad del Bío Bío, como parte de los requisitos para la obtención del grado de Magíster en Matemática con Mención en Matemática Aplicada.

**Marcelo Huenchucona
Profesor Director Claudio Vidal**

Concepción, septiembre 2010.

Modelo de depredador-presa y el efecto de la estructura de edades

por

Marcelo Huenchucona

Disertación presentada al Programa de Magíster en Matemática, Mención Matemática Aplicada, o Mención Estadística del Departamento de Estadística y Departamento de Matemática de la Universidad del Bío Bío, como requisito parcial para la obtención del Grado de Magíster em Matemática con Mención en Matemática Aplicada.

Aprobada por:

Dr. Claudio Vidal Diaz

Profesor Guía

Departamento de Matemática-UBB

Dr. Manuel Falconi

Profesor Informante

**Departamento de Matemática-Univ. Nacional Autónoma de México-UNAM,
México**

Dr. Samuel Castillo

Profesor Informante

Departamento de Matemática-UBB, Chile

Universidad del Bío Bío

Facultad de Ciencias

**Departamento de Estadística y Departamento de Matemática
Programa de Magíster en Matemática, Mención Matemática Aplicada, o
Mención Estadística**

A mis padres, mis hermanos.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, hermanos.

A mi profesor orientador por su permanente apoyo y paciencia.

A todos mis colegas que de una u otra forma me ayudaron e incentivaron en forma directa o indirectamente en particular a Dante Carrasco, Jorge G., Hector V., Juan Carlos Vega.

A Marcia Arriagada y don Horacio, por su constante apoyo.

A todos mis compañeros y amigos del magister que de una u otra forma me motivaron en este proyecto.

RESUMEN

Un modelo tridimensional es considerado para estudiar el rol que tiene la estructura de edades de una presa en la dinámica de un modelo de depredador-presa. Más precisamente, nosotros estudiamos el efecto de la depredación sobre la clase reproductiva (adulta) y la no reproductiva (juvenil), cuando una de ellas o ambas presentan o no algún mecanismo de defensa. En la interacción entre depredadores y presa consideraremos dos mecanismos de defensa: Defensa de una clase de edad, basada en su tamaño poblacional; y Preferencia del depredador por una de las clases de edad (Switching effect). Para determinar el efecto sobre la dinámica de los mecanismos anteriores, se analizarán las siguientes tres posibilidades: Ninguna clase presenta mecanismo defensivo; Sólo una de las dos clases presenta mecanismo defensivo (la depredación es del tipo II de Holling sobre la clase no reproductiva o sobre la clase reproductiva); Ambas presentan mecanismo defensivo. En total se tienen nueve posibles escenarios.

ABSTRACT

A three-dimensional model is considered to study the role of the age structure of a prey in the dynamics a predator-prey model. More precisely, we studied the effect of predation on the reproductive class (adult) and the non-reproductive class (juvenile), when one of them or both present a defense mechanism. We consider a prey defense mechanism based on the prey population size and include a predator preference for one of the two age classes (switching effect). To determine the dynamical effects of these mechanisms will be analyzed the following three cases: None of the age class presents a defensive mechanism; Predation on any of the two age classes of the prey is Holling II (Predation is Holling type II on the class does not reproductive or reproductive class); Both classes present defensive mechanism. There are a total of nine possible scenarios.

Índice general

1. Introducción	9
2. Revisión modelo depredador-presa	13
3. Formulación del problema	20
4. Dinámica del problema	26
4.1. Conjuntos invariantes	26
4.2. Dinámica del modelo en ausencia de depredadores	27
4.3. Dinámica en la presencia de depredadores bajo la existencia o no de mecanismos de defensa	33
4.3.1. Soluciones de equilibrio	33
4.3.2. Equilibrios espaciales, casos particulares	48
4.3.3. Soluciones periódicas	55
4.4. Dominio máximo de definición	58
4.5. Comportamiento asintótico	62
4.6. Discusión del modelo con $g \equiv 0$	65
4.7. Discusión del modelo con $f \equiv 0$	67

5. Conclusiones	69
5.1. La tasa de reproducción intrínseca de los adultos (r) es menor o igual que su tasa de mortalidad (μ).	71
5.1.1. Soluciones de equilibrio	71
5.2. Comportamiento asintótico	72
5.3. La tasa de reproducción intrínseca de los adultos (r) es mayor que su tasa de mortalidad (μ).	73
5.3.1. Soluciones de equilibrio	73
5.3.2. Soluciones periódicas	74
5.4. Proyectos futuros	75
6. Apéndice	76
6.1. Teorema de Bifurcación de Hopf	76
6.2. Resultado sobre resultantes	77
6.3. Criterio de Bendixson-Dulac	78

Capítulo 1

Introducción

El modelo matemático que se considera como la primera teoría determinista sistematizada de la dinámica de poblaciones, fue creada por el matemático italiano Volterra [12]. El concepto **depredador** corresponde a un animal que se alimenta de otro y la **presa** es un animal que sirve de alimento a un depredador. La **depredación** consiste en la explotación de una población, por una población de otra especie, que obtiene así el alimento. Los depredadores consumen su presa y al hacerlo la eliminan. **Habitat** se denomina al ambiente que ocupa un conjunto de organismos o individuos que viven en un mismo espacio y tiempo. Un ecosistema es un sistema, es decir, un conjunto de elementos que interaccionan entre sí, y está constituido por: el medio físico, seres vivos y sus interacciones.

Los problemas de depredador-presa han interesado, no sólo a la ecología, sino que también a la matemática, con este fin se han construido modelos que estudian la interacción entre los depredadores y las presas, en particular se estudia la dinámica de sistemas donde la depredación depende de la edad.

En estos modelos, es importante considerar varios aspectos con respecto a las presas y los depredadores, como por ejemplo: que ambos tienen un período limitado de vida, que el período reproductivo comienza a cierta edad, que ciertas presas presentan algún mecanismo de defensa, la competencia natural entre los depredadores, la abundancia o escasez de alimento de las presas, los depredadores prefieren cierta clase de presas, que la población de las presas y depredadores no crecen indefinidamente.

En este proyecto, estamos interesados en el efecto de la estructura de edad de la presa, en la dinámica de un modelo depredador-presa, en particular, estudiaremos el efecto de depredación sobre una clase no reproductiva de presas, y cuando la clase reproductiva presenta algún mecanismo de defensa de grupo. Como por ejemplo, una población de mosquitos que ponen sus huevos sobre cierto lugar, los cuales después de un período se transforman en larvas, y una proporción de éstas llegan a la edad reproductiva. Otro ejemplo, podría ser una población de búfalos, que en su etapa juvenil son vulnerables al ataque de los lobos, además presentan un sistema de defensa de grupo. El modelo de depredador presa que se propone en este trabajo, está caracterizado por la interacción del depredador con una presa, la cual está compuesta de dos tipo: la clase no reproductiva o juvenil y la clase reproductiva o adulta. En este tipo de interacciones, la depredación por una o ambas clases, a la vez esta interacción dependerá si la presa presenta o no mecanismo de defensa. El modelo está dado por el sistema tridimensional de ecuaciones diferenciales no lineales de primer orden:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y)xz \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y - g(x, y)yz \\ \dot{z} &= [\gamma f(x, y)x + \lambda g(x, y)y - D] z\end{aligned}\tag{1.1}$$

donde $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ son diferenciables.

El significado de cada elemento que envuelve nuestro modelo es como sigue:

- x población o densidad de presas jóvenes o no-reproductivas.
- y población o densidad de presas adultas o reproductivas.
- z población o densidad de depredadores.
- r tasa (intrínseca) de reproducción (o crecimiento) de la clase adulta o reproductiva.
- K capacidad del medio ambiente para las presas.
- ν tasa de transformación de la presa del estado x al estado y .
- μ tasa de mortalidad de la presa en el estado y , en ausencia de depredadores.
- γ , tasa de reproducción del depredador condicionado a los encuentros con las presas en el estado x e y , respectivamente, cuando la depredación es por la clase no reproductiva.

- λ tasa de reproducción del depredador condicionado a los encuentros con las presas en el estado x e y , respectivamente, cuando la depredación es por la clase reproductiva.
- D tasa de mortalidad del depredador.
- $f(x, y)$ función que describe el efecto sobre la tasa de crecimiento de la clase joven, de los encuentros del depredador con la presa, tanto del estado x como del estado y . Esto significa la biomasa de la clase x que se come una unidad de biomasa del depredador por unidad de tiempo, cuando la población de juveniles es de tamaño x y la de adultas es y . Aquí la expresión $xf(x, y)$ corresponde a una respuesta funcional tipo II de Holling del depredador sobre la clase juvenil de la presa.
- $g(x, y)$ esta función describe el efecto sobre la tasa de crecimiento de clase adulta, de los encuentros del depredador con la presa, tanto en su estado juvenil como adulta. La expresión $yg(x, y)$ corresponde a una respuesta funcional del tip II de Holling del depredador sobre la clase adulta de la presa.

Nuestro modelo propone estudiar el efecto de la depredación sobre la clase reproductiva (adulta) y la no reproductiva (juvenil), cuando una de ellas o ambas o ninguna presentan mecanismo de defensa. En la interacción entre depredadores y presas consideraremos un mecanismo de defensa de una clase de edad, basada en su tamaño poblacional y la depredación por una de las clases de edad. Para determinar el efecto de los mecanismos anteriores sobre la dinámica o evolución en el tiempo de las diferentes especies, se analizarán las siguientes tres posibilidades: Ninguna clase presenta mecanismo defensivo; Sólo una de las dos clases presenta mecanismo defensivo (la depredación es del tipo II de Holling sobre la clase no reproductiva o sobre la clase reproductiva); Ambas presentan mecanismo defensivo. Dado que el depredador puede presentar depredación por una o ambas clases de la presa, se tendrán un total de nueve posibles escenarios. En este modelo la clase juvenil de la presa puede desarrollarse e un medio diferente a la del estado adulto, a diferencia del modelo semejante estudiado por Falconi en [4]. El modelo propuesto en dicho trabajo es:

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= x \left(\left[\gamma - \frac{x+y}{K} \right] - f(x, y)z - \nu \right) \\
 \dot{y} &= \nu x - \tau y - g(y)z \\
 \dot{z} &= z[\mu x f(x, y) + \beta g(y)y - D]
 \end{aligned} \tag{1.2}$$

donde $f(x, y) = \frac{1}{1+x^a+y}$ donde $a = 1$ (no existe mecanismo de defensa de la clase juvenil) o $a = 2$ (existe mecanismo de defensa de la clase juvenil) y $g(y) = y$ (la tasa de depredación

no depende del tamaño de la población adulta) o $g(y) = \frac{\delta y}{1+y}$ (la tasa de depredación depende del tamaño de la población adulta). Note que en este modelo a diferencia del nuestro (1.1), la clase juvenil y adulta interfieren en la capacidad del medio.

Para obtener la descripción de la dinámica del modelo (1.1) hemos organizado el trabajo de la siguiente forma. En el capítulo 2 hacemos una rápida pero importante descripción del modelo de depredador-presa bi-dimensional con el objetivo de facilitar la descripción de nuestro modelo. El capítulo 3 presenta nuestro modelo, dando una detallada descripción del significado de cada uno de los parámetros involucrados como también de las funciones que aparecen. Además se hace una revisión de los diferentes mecanismos de defensa Tipo Holling de acuerdo a [7] y [8]. La dinámica de nuestro modelo (1.1) es estudiada en el capítulo 4. De hecho, caracterizamos todas las soluciones de equilibrios para caso planar $z = 0$, luego determinamos el tipo de estabilidad de cada uno de ellos. Enseguida caracterizamos el número de equilibrios para el caso espacial, aquí hacemos uso de resultantes (vea [3]). Para valores específicos en los parámetros considerados en nuestro modelo determinamos la existencia de soluciones periódicas. El dominio máximo de definición y la acotabilidad de las soluciones es considerado en función de los parámetros. Informaciones sobre el comportamiento asintótico de las soluciones de (1.1), en particular, de acuerdo a los parámetros caracterizamos cuando el sistema (1.1) es uniformemente persistente o impermanente. El capítulo 5 se hace un resumen de los principales resultados obtenidos en capítulo 4 en referencia a nuestro modelo (1.1). En el apéndice 6 se presentan explícitamente los teoremas y resultados usados en el desarrollo de la tesis, tales como el criterio de Dulac, Resultantes, y el Teorema de Bifurcación de Hopf.

Este trabajo de tesis fue desarrollado como participante del proyecto "Efecto de mecanismos defensivos de la presa y la preferencia alimentaria del depredador en la dinámica de modelos depredador-presa con estructura de edades", apoyado por PAPIIT 111410 de la Universidad Nacional Autónoma de México-UNAM, proyecto coordinado por el Doctor Manuel Falconi.

Capítulo 2

Revisión modelo depredador-presa

El modelo matemático que se considera como la primera teoría determinista sistematizada de la dinámica de poblaciones, fue creada por el matemático italiano Volterra [12]. El concepto **depredador** corresponde a un animal que se alimenta de otro y la **presa** es un animal que sirve de alimento a un depredador. La **depredación** consiste en la explotación de una población, por una población de otra especie, que obtiene así el alimento. Los depredadores consumen su presa o una cantidad suficiente como para eliminarla. La **respuesta funcional** de los depredadores expresa la influencia del comportamiento de los enemigos naturales como individuos sobre la dinámica poblacional.

A continuación se considera el sistema depredador-presa formado por dos únicas especies, de las que una se come a la otra. Prescindiendo de todas las demás interacciones que pueda presentar con otros elementos de su ambiente, el sistema se dice ser feed-back o circuito recurrente. El efecto de una causa repercute sobre la propia causa produciendo otro efecto, este proceso implica una serie de oscilaciones del tamaño de las poblaciones, desfasada una de la otra, que se repiten periódicamente. En algunos casos, al introducir la población depredadora, se regula la población de presa, estabilizándola.

Una formulación que describa la interacción depredador-presa tiene un enorme interés aplicado sobre todo en problemas de caza, pesca y control de plagas. Por ello en 1925 Lotka (ver [10]) y en 1926 Volterra (ver [12] y [13]), formularon una dinámica de dos poblaciones que se influían mutuamente; concretamente la relación depredador-presa y la de dos especies

compitiendo por los mismos recursos. Estas formulaciones, con más o menos modificaciones, son las que prevalecen hoy en día, no habiéndose progresado mucho más en los modelos de dinámica de especies interactuantes.

Es importante tener presente que de acuerdo a Holling (1959) (ver [7] y [8]) existen tres tipos de respuestas funcionales del depredador frente a la presa considerando la búsqueda de la presa y la manipulación de la presa (captura, muerte, ingesta, digestión) como sigue:

$$(1) p_1(x) = ax, \quad (2) p_2(x) = \frac{ax}{m+x}, \quad (3) p_3(x) = \frac{ax^2}{m+x^2}$$

donde x representa la densidad de las presas. Las funciones $p_1(x)$, $p_2(x)$ y $p_3(x)$ son como referencias para las repuestas funcionales tipo I, II y III de Holling ([15]). La función $p_2(x)$ es también refererida como función de Michaelis-Menten en el estudio de reacciones enzimáticas. El principio que asume un depredador, es pasar su tiempo en dos tipos de actividades: búsqueda y manipulación de la presa, la cual incluye: perseguir, capturar, matar y digerir la presa.

Tipo I (lineal) el número de presas capturadas es proporcional a la densidad de las presas. Se encuentra los depredadores pasivos como las arañas, toda presa que cae en la trampa es devorada.

Tipo II son las más comunes el depredador se especializa en una o unas pocas presas. Aquí $a > 0$ denota la tasa de búsqueda del depredador y $m > 0$ es la contante de semi-saturación de él. La mortalidad de la presas decrece con la densidad de ellas. Los depredadores de este tipo causa una maxima mortalidad a una baja densidad de las presas. Por ejemplo pequeños mamíferos destruyen la mayoría de las pupas polilla gitana en las poblaciones dispersas de éstas. Sin embargo, en altas densidad de poblaciones, estos pequeños mamíferos matan a una proporción insignificante de las pupas.

Tipo III el riesgo de ser presa es pequeña a bajas densidades, pero crece hasta un cierto punto cuando la densidad de las presas crece. Esto es llamado como densidad-dependiente positiva o mortalidad estabilizante. Muchos factores pueden pesar para una respuesta funcional del tipo III tales como el aprendizaje del depredador, el refugio de la presa y la presencia de presas alternativas. La presencia de un refugio para la presa ha implicado ser un factor positivo contribuyendo a la densidad de mortalidad dependiente en varios sistemas depredador-presa.

En la Figura 2. x representa las presas y p representa el número de presas comidas por un depredador por unidad de tiempo, cuando se mantiene constante el espacio de la

actividad en éste. Los modelos más sencillos suponen una respuesta funcional lineal del tipo recta discontinua que se ilustra.

funcionales

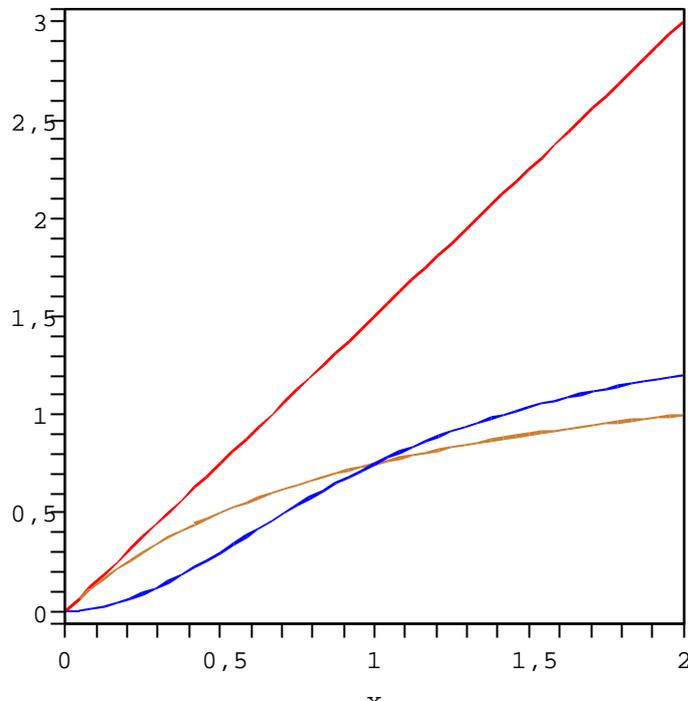


Figura 2.1: Tipos de respuesta funcional

El modelo de la relación depredador-presa de Lotka-Volterra se fundamenta en dos proposiciones:

- 1) La tasa de aumento del depredador es directamente proporcional al número de presas.
- 2) La tasa de mortalidad de la presa es directamente proporcional a la abundancia de depredadores.

Este modelo predice las oscilaciones periódicas antes dichas proporciones. Volterra, profundizó posteriormente más en dichas relaciones, deduciendo de su modelo una serie de reglas de gran interés práctico comprobadas empíricamente con posterioridad.

Consideremos ahora el siguiente ejemplo, en el cual consideramos el habitat en donde coexisten dos especies que interaccionan entre ellas. Por una parte tenemos la especie P (la presa, por ejemplo conejos) y que en ausencia de depredadores, es capaz de crecer de forma ilimitada a una tasa de crecimiento $a > 0$ (los conejos se alimentan de hierbas y en un ambiente

sin depredadores y con recursos ilimitados, crecerá). Por otra parte, tenemos la otra especie D (depredador, por ejemplo los zorros) que en ausencia de presa y, por tanto, de comida, decrece con una tasa negativa $-b$. Es decir,

$$\begin{aligned} P'(t) &= aP(t), & \text{si } D = 0 \\ D'(t) &= -bD(t), & \text{si } P = 0. \end{aligned} \tag{2.1}$$

Pero, obviamente, los zorros se comen a los conejos y, por tanto, la población de conejos se verá mermada en presencia de zorros y viceversa, la población de zorros se verá aumentada en presencia de conejos. Esta descripción explica la interacción existente entre ambas especies y nos da ideas para encontrar los términos adecuados que modelen esta situación.

En términos de las tasas de crecimientos y mortalidad parece natural asumir que la tasa de mortalidad de la presa P debe ser proporcional al número de depredadores presentes, es decir, $-cD$, de forma que la tasa de crecimiento de P será $a - cD$. De forma similar, la tasa de nacimientos del depredador D será proporcional al número de presas, eP , de forma que la tasa de crecimiento de este es de la forma $-b + eP$. Las ecuaciones que modelan este problema son:

$$\begin{aligned} P'(t) &= [a - cD(t)]P(t) \\ &= \text{[tasa de cambios de una población de presas en ausencia de depredadores]} - \text{[tasa de captura de presas por depredador]} D \\ D'(t) &= [-b + eP(t)]D(t) \\ &= \text{[tasa a la cual cada depredador convierte las presas capturadas en nacimientos de depredadores]} D - \\ &\quad \text{[tasa a la que los depredadores mueren en ausencia de las presas]}, \end{aligned} \tag{2.2}$$

con a, b, c y e constantes positivas y características de las especies en cuestión. Es importante destacar los componentes del sistema (2.2).

- a tasa de reproducción de las presas en ausencia de depredadores
- c tasa de eficiencia de captura de presas en el instante t
- $aP(t)$ crecimiento de la presa en ausencia del depredador
- $-cD(t)P(t)$ los depredadores consumen presas, tendiendo a desaparecer la población de éstas.
- $-b$ tasa de muerte del depredador en ausencia de la presa.

- e tasa de eficacia en que cada presa capturada se transforma en progenitor.
- $-bD(t)$ decrecimiento de los depredadores en ausencia de presas.
- $eD(t)P(t)$ crecimiento de los depredadores, en abundancia de presas.

Reforcemos que en este modelo tenemos los siguientes supuestos:

- i) Que la presa crece en forma exponencial en ausencia del depredador, dicho de otra forma: la densidad de los depredadores se incrementa con el incremento de la densidad de las presas;
- ii) una respuesta funcional lineal para el depredador (respuesta funcional tipo I de Holling), dicho de otra forma: el número de presas consumido por depredador cambia con la densidad de las presas;
- iii) que la respuesta numérica es un número constante de veces la respuesta funcional y una tasa de muerte constante en los depredadores.

Estas son las ecuaciones de Lotka-Volterra, que fueron propuestas por Volterra en el año 1926 para explicar las oscilaciones encontradas en el volumen de pesca de ciertas especies de peces en el mar adriático. También Lotka había estudiado estas ecuaciones, para explicar las oscilaciones observadas en cierta reacción química (Dinámica semejante: ley de acción de masas de la química, los cambios se hacen proporcionales al producto de las concentraciones de los elemento que reaccionan o actúan recíprocamente).



Figura 2.2: Ejemplos depredador-presa, depredación de la serpiente sobre sapos y roedores

Para obtener la solución general del sistema (2.2), dividimos la primera ecuación por la segunda y obtenemos una ecuación en términos de las variables P y D que es de variables separables. Separando las variables e integrando obtenemos

$$-b \ln(P) + eP = a \ln(D) - cD + K, \quad (2.3)$$



Figura 2.3: Ejemplos depredador-presa, depredación de la liebre por los lince-control de plagas arañas sobre la mosca de la fruta

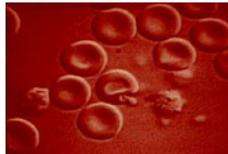


Figura 2.4: ejemplos depredador-presa, virus de la malaria

donde K es una constante que depende de las condiciones iniciales y debe ser $K = eP(0) + cD(0) - \ln(P(0)bD(0)a)$. Por tanto, dado los valores iniciales $(P(0), D(0))$ se calcula la constante K y la solución esta sobre la curva dada por la ecuación anterior. Un análisis detallado de las curvas dadas por la ecuación (2.3) en el plano (P, D) revela que todas ellas son curvas cerradas alrededor del punto de equilibrio ($b = e, a = c$). Las funciones $P(t)$ y $D(t)$ son periódicas, con el mismo periodo pero con distinta fase (vea Figura 2). Esto es lo que intentaba

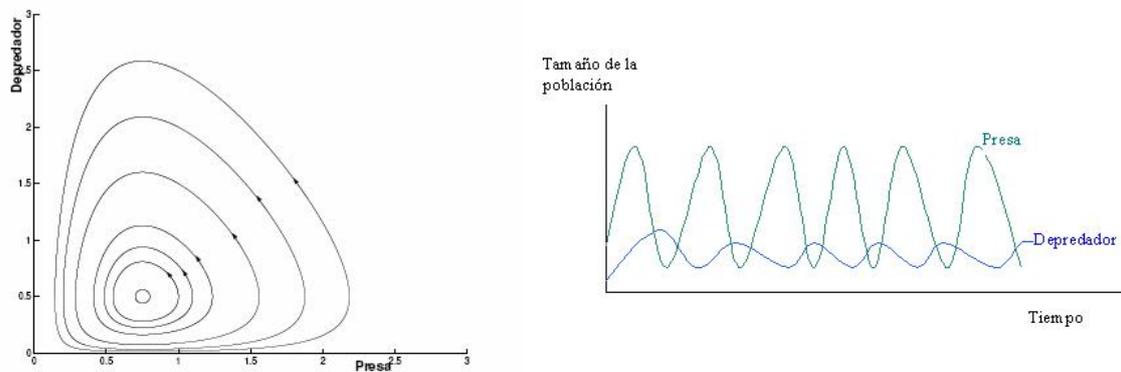


Figura 2.5: Izquierda: Diagrama de fase del problema (2.2). Derecha: Soluciones del problema (2.2)

explicar V. Volterra con su modelo aplicado a dos especies de peces distintas, una depredadora

y la otra presa. Se observaba que el volumen de recogida de peces de ambas especies en el mar Adriático era periódico, aunque la fase era distinta.

Capítulo 3

Formulación del problema

Se considera un modelo de depredador-presa, en el que la presa tiene dos clases de edades:

1. una clase no-reproductiva cuyo tamaño denotamos por x (a los individuos de esta clase los llamaremos juveniles);
2. una clase reproductiva cuyo tamaño denotamos por y (a los individuos de esta clase los llamaremos padres o adultas).

En general, asumiremos que la clase no-reproductiva se desarrolla y viven en un medio ambiente diferente a la clase reproductiva. Por ejemplo, una población de mosquitos que ovodepositan en un cierto substrato, los huevos eclosionan y dan lugar a una población de larvas; una proporción de estas larvas llega a la etapa reproductiva. Este comportamiento es similar al de ciertas especies de crustáceos que desovan en lagunas costeras, donde los nuevos individuos nacen y después de su etapa larval emigran hacia el mar.

El tamaño de la población de depredadores la denotaremos por z .

En la interacción entre depredadores y presa consideraremos dos mecanismos:

1. Defensa de una clase de edad, basada en su tamaño poblacional;
2. Depredación por parte del depredador por una de las clases de edad.

Para determinar el efecto sobre la dinámica de los mecanismos 1) y 2), se analizarán las siguientes posibilidades:

- (a) Ninguna clase presenta mecanismo defensivo;
- (b) Sólo una de las dos clases presenta mecanismo defensivo;
- (c) Ambas clases presentan mecanismo defensivo.

Dado que la depredación por una o ambas o ninguna de las clases de presa, se tendrán en total 9 escenarios, los cuales resultan de la combinación de la dinámica de los mecanismos 1) y 2). Notemos que en el modelo que proponemos estamos suponiendo que la clase x vive en un ambiente diferente al de la clase y (por ejemplo, la clase x está en un estado larval y la clase y son los individuos adultos), entonces K es la capacidad del medio donde vive x .

Decimos que hay mecanismo de defensa, si la tasa de depredación (número de presas capturadas por un depredador por unidad de tiempo) decrece cuando la densidad (tamaño poblacional) de la presa aumenta. Así, si

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} xf(x, y) = 0$$

decimos que la población cuyo tamaño es x presenta un mecanismo de defensa. En general, no es necesario que el límite anterior sea cero, de hecho se requiere que para cada y , la función $xf(x, y)$ sea decreciente a partir de un cierto valor de x . En el caso particular

$$f(x, y) = \frac{1}{x + y + 1}$$

se tendrá que la función $xf(x, y)$ para cada y es creciente, luego no modela un mecanismo de defensa de la clase x .

De acuerdo a la literatura existen esencialmente 3 clases de respuestas funcionales:

1. Dependen de la densidad de la presa, i.e., f sólo depende de x e y ;
2. Dependientes de la densidad del depredador, i.e., f depende de x , y y z ;
3. Dependientes de los tamaños de la presa y el depredador. Por ejemplo $\frac{1}{1+ax+by+cz}$.

En relación a la función g . Para el depredador y es una presa más y por lo tanto g modela la respuesta funcional de z en su interacción con y . Puede ser diferente de f , ya que esta interacción con y puede ser diferente a la interacción con x .

Los posibles escenarios que se presentan, según la depredación del depredador y el tipo de defensa de la presa, están dados en la siguiente tabla:

Depredación	$f(x, y) = \frac{\delta_i}{x^a + y + 1}$	$g(x, y) = \frac{\delta_i}{x + y^b + 1}$	mecanismo de defensa
x	$a = 1$	$g \equiv 0$	x s.m.d.
x	$a > 1$	$g \equiv 0$	x c.m.d.
y	$f \equiv 0$	$b = 1$	y s.m.d.
y	$f \equiv 0$	$b > 1$	y c.m.d.
x e y	$a = 1$	$b = 1$	ambas s.m.d.
x e y	$a = 1$	$b > 1$	x s.m.d. e y c.m.d.
x e y	$a > 1$	$b = 1$	x c.m.d. e y s.m.d.
x e y	$a > 1$	$b > 1$	x ambas c.m.d.
No existe depredación	$f \equiv 0$	$g \equiv 0$	nada

En la tabla anterior, *s.m.d.* significa sin mecanismo defensivo y *c.m.d.* significa con mecanismo defensivo, $\delta_i = 0, 1$, $i = 1, 2$.

Con el objetivo de tornar claro el modelo a estudiar, recordaremos inicialmente los elementos importantes del modelo depredador-presa. Consideraremos que cada padre tiene en promedio la misma capacidad reproductiva, por lo tanto, contribuye por unidad de tiempo con la misma cantidad de nuevos individuos de la clase x . Así,

$$\dot{x} = \alpha y,$$

donde α es la tasa de reproducción de la presa por unidad de tiempo. Sin embargo, el substrato puede sustentar a lo más una cantidad K , de modo que los nutrientes disponibles para cada individuo disminuyen conforme x crece y por lo tanto la tasa α debe ser una función decreciente de x . En el modelo supondremos que α disminuye proporcionalmente a la disminución de la disponibilidad de medios de subsistencia, es decir, $\alpha = r \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ y por lo tanto, el modelo de crecimiento para la clase juvenil se convierte en

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y.$$

Sea ν la proporción de juveniles que llega a la clase reproductiva por unidad de tiempo y μ la tasa de mortalidad de la clase adulta o reproductiva. Así,

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x, \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y. \end{aligned}$$

Por otro lado, el depredador, representado por la variable z , y asumiendo que tiene como único alimento, ya sea a la presa juvenil o adulta o ambas, las cuales presentan un mecanismo de defensa, basado en el número de ellas, es decir, a mayor cantidad de presas menor eficiencia tiene el depredador en la captura de estas. La respuesta funcional del depredador, que depende de la depredación por una o ambas clases y el mecanismo de defensa que presenta una o ambas clases de presas. Para el caso de la clase juvenil, la respuesta funcional viene dada por $xf(x, y) = \frac{x}{1+x+y}$, si tiene depredación por ésta y además si presenta defensa, entonces la respuesta funcional toma la forma $xf(x, y) = \frac{x}{1+x^2+y}$. De este modo, la clase juvenil, su crecimiento se ve afectado por los encuentros con el depredador, resultando la ecuación diferencial

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - xf(x, y)z. \quad (3.1)$$

En forma análoga, si la depredación es por la clase adulta, presentando o no mecanismo de defensa, la respuesta funcional del depredador viene dada por $xg(x, y)$ donde $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ si no presenta mecanismo de defensa y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$ si presenta mecanismo de defensa. De esta forma, el crecimiento de la clase adulta, queda modelado por la ecuación diferencial

$$\dot{y} = \nu x - \mu y - yg(x, y)z. \quad (3.2)$$

La forma como se ve afectado el crecimiento de la población del depredador, por las respuestas funcionales es el siguiente: si asumimos que la depredación es por la clase juvenil, y γ representa la tasa de crecimiento del depredador condicionado a los encuentros con la presa en los estados x e y respectivamente, entonces $\gamma xf(x, y)$ es la tasa de crecimiento de la población de depredadores, con depredación sólo por clase juvenil. En forma similar, si depredación es por la clase adulta, se tiene la tasa de crecimiento de la población de depredadores dada por $\lambda yg(x, y)$, cuando solo presenta depredación por la clase adulta. Si D es la tasa de muerte del depredador, luego la ecuación que modela el crecimiento de la población de depredadores es

$$\dot{z} = [\gamma xf(x, y) + \lambda yg(x, y) - D]z.$$

Así, el sistema que modela la interacciones del depredador z con la presa, ya sea en su estado juvenil x o adulta y , es

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y)xz \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y - g(x, y)yz \\ \dot{z} &= [\gamma f(x, y)x + \lambda g(x, y)y - D]z, \end{aligned} \quad (3.3)$$

donde $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ son diferenciables.

El significado de cada uno de los elementos que envuelven nuestro modelo es como sigue:

- x población o densidad de presas jóvenes o no-reproductivas.

- y población o densidad de presas adultas o reproductivas.
- z población o densidad de depredadores.
- r tasa (intrínseca) de reproducción (o crecimiento) de la presa adulta o reproductiva.
- K capacidad del medio ambiente para las presas.
- ν tasa de transformación de la presa del estado x al estado y .
- μ tasa de mortalidad de la presa en el estado y , en ausencia de depredadores.
- γ tasa de reproducción del depredador condicionado a los encuentros con las presas en el estado x e y respectivamente, cuando la depredación es por la clase juvenil.
- λ tasa de reproducción del depredador condicionado a los encuentros con las presas en el estado x e y respectivamente, cuando por la clase adulta o reproductiva.
- D tasa de mortalidad del depredador.
- $f(x, y)$ función que describe el efecto sobre la tasa de crecimiento de la clase joven, de los encuentros del depredador con la presa, tanto del estado x como del estado y . Esto significa la biomasa de la clase x que se come una unidad de biomasa del depredador por unidad de tiempo, cuando la población de juveniles es de tamaño x y la de adultas es y . Aquí la expresión $xf(x, y)$ corresponde a una respuesta funcional tipo II de Holling del depredador sobre la clase juvenil de la presa.
- $g(x, y)$ esta función describe el efecto sobre la tasa de crecimiento de clase adulta, de los encuentros del depredador con la presa, tanto en su estado juvenil como adulta. La expresión $yg(x, y)$ corresponde a una respuesta funcional del tip II de Holling del depredador sobre la clase adulta de la presa.

La descripción de cada componente del modelo es como sigue:

1. ry número de juveniles que han reproducido los adultos en unidad de tiempo.
2. $r(1 - \frac{x}{K})y$ número total de juveniles que han reproducido los adultos y están en el medio por unidad de tiempo.
3. ν tasa de conversión de juvenil en adulto.
4. $f(x, y)xz$ número de presas juveniles que son consumidas por los depredadores en unidad de tiempo.
5. μ tasa de mortalidad de los adultos, en ausencia de depredadores.

6. $g(x, y)$ número de adultos que son consumidos por los depredadores por unidad de tiempo.
7. $\gamma_x f(x, y)$ tasa de crecimiento de la población del depredador, cuando la depredación es por la clase juvenil.
8. $\lambda_y g(x, y)$ tasa de crecimiento de la población del depredador, cuando la depredación es por la clase adulta o reproductiva.

Capítulo 4

Dinámica del problema

Recordemos que nuestro modelo está dado por

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y)xz \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y - g(x, y)yz \\ \dot{z} &= [\gamma f(x, y)x + \lambda g(x, y)y - D]z,\end{aligned}\tag{4.1}$$

luego es claro que el espacio de fase del sistema (4.1) corresponde al primer octante en \mathbb{R}^3

$$M = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 / x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\}$$

y el campo vectorial asociado es analítico sobre M . Denotaremos por $\varphi(t, (x_0, y_0, z_0)) = (x(t), y(t), z(t))$ una solución de (4.1) satisfaciendo $\varphi(t_0, (x_0, y_0, z_0)) = (x_0, y_0, z_0) \in M$, y como estamos interesados en la evolución del tamaño de las poblaciones, nos restringiremos a tiempos $t \geq 0$ y supondremos que $t_0 = 0$.

4.1. Conjuntos invariantes

De las ecuaciones de movimiento se deduce que el subconjunto de M ,

$$V = \{(x, y, z) \in M / z = 0\},$$

es invariante por el flujo de (4.1) es decir, si tenemos una solución $\varphi(t, (x_0, y_0, z_0)) = (x(t), y(t), z(t))$ de (4.1) tal que $z_0 = 0$ entonces $z(t) \equiv 0$. Así una solución del sistema (4.1) no puede "tocar la pared" $z = 0$, a menos que ella esté sobre el plano xy durante todo el tiempo en donde esté definida. Un primer resultado elemental que nos demuestra que nuestro modelo está bien planteado, es el siguiente.

Proposición 1 *El primer octante definido por $x \geq 0$, $y \geq 0$ y $z \geq 0$ es invariante por el flujo definido por el sistema (4.1).*

Demostración. Es suficiente observar el comportamiento del campo de direcciones asociado al sistema (4.1). De hecho, sobre el plano $x = 0$ se tiene $\dot{x} > 0$, $\dot{y} < 0$; sobre el plano $y = 0$ se satisface $\dot{x} < 0$ y $\dot{y} > 0$; y el plano $z = 0$ es invariante. ■

4.2. Dinámica del modelo en ausencia de depredadores

El modelo propuesto (4.1), en ausencia de depredadores asume la forma:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r\left(1 - \frac{x}{K}\right)y - \nu x \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y.\end{aligned}\tag{4.2}$$

Es evidente que en este caso, las funciones f y g no influyen en la evolución de las presas.

Proposición 2 *En el modelo (4.1) en ausencia de depredadores se tiene lo siguiente:*

1. Si $r \leq \mu$ existe exactamente un equilibrio dado por $P_1 = (0, 0)$.
2. Si $r > \mu$ existen exactamente dos soluciones de equilibrio, dadas por $P_1 = (0, 0)$ y $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K\left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r}\right)\right)$.

Demostración. De la segunda ecuación en (4.2) se tiene que $y = \frac{\nu}{\mu}x$. Reemplazando en la primera ecuación en (4.2), se tendrá que $x = \frac{(r-\mu)K}{r}$. De donde se sigue la conclusión de la proposición. ■

Para obtener información sobre el tipo de estabilidad de cada solución de equilibrio, procederemos a linealizar el sistema (4.2). Así, la matriz asociada al equilibrio $P = (x_0, y_0)$ es dada por,

$$A = \begin{pmatrix} \frac{-x}{K}y_0 - \nu & r\left(1 - \frac{x_0}{K}\right) \\ \nu & -\mu \end{pmatrix}.$$

Proposición 3 En el modelo (4.1) en ausencia de depredadores o equivalentemente en el sistema (4.2) se tiene lo siguiente:

- Si $r < \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0)$ es asintóticamente estable.
- Si $r = \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0)$ es linealmente estable.
- Si $r > \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0)$ es tipo silla, luego inestable. El equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K \left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r} \right) \right)$ es asintóticamente estable.

Demostración. En general, para el equilibrio $P_1 = (0, 0)$, la matriz A del sistema linealizado tiene la forma

$$A_1 = \begin{pmatrix} -\nu & r \\ \nu & -\mu \end{pmatrix}.$$

Luego los valores propios son

$$\lambda_{\pm} = \frac{-(\nu + \mu) \pm \sqrt{(\nu + \mu)^2 + 4\nu(r - \mu)}}{2}. \quad (4.3)$$

Note que si $r = \mu$ los valores propios son $\lambda_+ = 0$ y $\lambda_- = -(\nu + \mu) < 0$. Así, se prueba el ítem 2.

Por otro lado, para $r \neq \mu$, tenemos que el discriminante

$$\begin{aligned} \Delta &= (\nu + \mu)^2 + 4\nu(r - \mu) \\ &= (\nu - \mu)^2 + 4\nu r \\ &> 0. \end{aligned}$$

Luego, en cualquier caso los valores propios λ_{\pm} asociados a P_1 λ_{\pm} , son ambos reales.

Para el caso $r < \mu$, tenemos $(\nu + \mu)^2 > \Delta$, así claramente $\lambda_+ < 0$ y también $\lambda_- < 0$. De donde se concluye la demostración del ítem 1.

Ahora considerando el caso $r > \mu$, se tiene $(\nu + \mu)^2 < \Delta$. Luego, se sigue que $\lambda_+ > 0$ y $\lambda_- < 0$. Por lo tanto hemos demostrado el ítem 3 para el equilibrio P_1 .

Aún en el caso $r > \mu$, para el equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K \left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r} \right) \right)$, la matriz del sistema linealizado ahora asume la forma

$$A_2 = \begin{pmatrix} -\frac{\nu r}{\mu} & \mu \\ \nu & -\mu \end{pmatrix}.$$

Luego los valores propios están dados por

$$\lambda_{\pm} = \frac{-(\mu + \frac{\nu r}{\mu}) \pm \sqrt{(\mu + \frac{\nu r}{\mu})^2 - 4\nu(r - \mu)}}{2}. \quad (4.4)$$

En este caso el discriminante satisface,

$$\begin{aligned} \Delta &= (\mu + \frac{\nu r}{\mu})^2 - 4\nu(r - \mu) \\ &= \frac{1}{\mu^2}[(r\nu - \mu^2)^2 + 4\nu\mu^3] \\ &> 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto, λ_{\pm} son reales. Dado que $\Delta < (\frac{\nu r}{\mu} + \mu)^2$ se sigue que $\lambda_{\pm} < 0$ en ambos casos, de donde se concluye la demostración del ítem 3 y de la proposición. ■

A continuación aún en el caso planar procederemos a analizar los espacios tangentes a las variedades invariantes (estables e inestables) asociadas a cada solución de equilibrio del sistema (4.2).

Inicialmente consideraremos el equilibrio $P_1 = (0, 0)$, aquí denotaremos por \mathbf{v}_{\pm} al vector propio asociado al valor propio λ_{\pm} , respectivamente.

1. En el caso $r < \mu$ o $r > \mu$, los vectores propios son $\mathbf{v}_{+} = (2r, \nu - \mu + \sqrt{\Delta})$ y $\mathbf{v}_{-} = (2r, \nu - \mu - \sqrt{\Delta})$. Es importante observar que $\nu - \mu + \sqrt{\Delta} > 0$ y $\nu - \mu - \sqrt{\Delta} < 0$ puesto que en cualquier caso $\Delta = (\nu - \mu)^2 + 4\nu r$ y $(\nu - \mu)^2 < \Delta^2$. Se sigue en particular, que la dirección del espacio tangente a la variedad estable se encuentra en el segundo y cuarto cuadrante, el cual no es parte del espacio en estudio.
2. Para $r = \mu$ los vectores propios son $\mathbf{v}_{+} = (r, \nu)$ asociado al valor propio $\lambda_{+} = 0$ y $\mathbf{v}_{-} = (1, -1)$ asociado al valor propio $\lambda_{-} = -(\nu + \mu)$. De esta forma la dirección del espacio tangente a la variedad estable se encuentra en el cuarto y segundo cuadrante, el cual no es parte del espacio en estudio.

Por otro lado, para el equilibrio P_2 que existe para $r > \mu$, se tiene que los vectores propios asociados son

$$\mathbf{v}_{+} = \left(-\frac{\nu r}{\mu} + \mu + \sqrt{\Delta}, 2\nu \right), \quad \mathbf{v}_{-} = \left(\frac{\nu r}{\mu} - \mu + \sqrt{\Delta}, -2\nu \right).$$

Corolario 1 *Las dimensiones de las variedades estables e inestables en cada solución de equilibrio del sistema (4.2) están dadas en el Cuadro 4.1.*

	$\dim W^s(P_j)$	$\dim W^u(P_j)$	$\dim W^c(P_j)$
$j = 1, r < \mu$	2	0	0
$j = 1, r = \mu$	1	0	1
$j = 1, r > \mu$	0	1	0
$j = 2, r > \mu$	2	0	0

Cuadro 4.1: Dimensión de las variedades invariantes para los equilibrios P_1 y P_2 del sistema (4.2) restringidas al primer cuadrante.

Otro resultado importante es el siguiente.

Lema 1 *Si $r \leq \mu$, entonces $(x + y)(t)$ es decreciente.*

Demostración. Para probar que $(x + y)(t)$ es decreciente, basta sumar las ecuaciones del sistema, para $z = 0$, y se obtiene que $\dot{x} + \dot{y} = (r - \mu)y - \frac{r}{K}xy$, y como $r < \mu$, entonces, $\dot{x} + \dot{y} < 0$. ■

Proposición 4 *Si $r \leq \mu$, para el sistema (4.2), entonces $x(t)$ e $y(t)$ tienden a 0 cuando t tiende a ∞ .*

Demostración. Por el lema anterior, y como ambas funciones son no negativas, esto es $x(t) \geq 0$ e $y(t) \geq 0$, entonces $(x + y)(t)$ tienden a l_0 , lo cual implica que $x(t)$ e $y(t)$ tienden a x^* e y^* cuando t tiende a ∞ , respectivamente. Como el sistema tiene un único equilibrio, que es $(0, 0)$, entonces $x(t)$ e $y(t)$ tienden a 0, cuando t tiende a ∞ . ■

Comentario 1 *En el lema anterior, en ausencia de depredadores, tanto la población de presas juveniles como adultas, en el futuro tienden a desaparecer.*

Proposición 5 *Para los equilibrios de la Proposición 3, se tiene lo siguiente:*

- *Si $r \leq \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0)$ es un atractor global.*
- *Si $r > \mu$, el equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K \left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r} \right) \right)$ es un atractor global.*

Demostración. Para el primer caso, por la proposición anterior, cualquier solución $(x(t), y(t))$ del sistema 4.2 en el primer cuadrante debe tener como conjunto ω -límite el equilibrio $(0, 0)$.

El segundo caso se sigue observando que la variedad estable del equilibrio $(0, 0)$ está enteramente contenida en el cuarto cuadrante dada la forma de los vectores propios asociados; además no existen soluciones periódicas debido al Criterio de Bendixson-Dulac (ver resultado en Apéndice 7-8) una vez que el divergente del campo en estudio (4.2) es de signo definido; todas las soluciones del sistema son acotadas; y por otro lado, el equilibrio P_2 es asintóticamente estable. ■

Comentario 2 *Si la tasa de nacimiento es menor o igual que la tasa de muerte de las presas adultas, en ausencia de depredadores, entonces ambas clases de presa en el futuro tienen a desaparecer.*

Comentario 3 *Si la tasa de nacimiento es mayor que la tasa de muerte de las presas adultas, entonces en el futuro la población de presas tienden a estabilizarse.*

Como información complementaria, para entender la dinámica de las presas, a continuación describiremos el campo de direcciones asociado al sistema (4.2), el cual como será estudiado, sólo depende de los parámetros r y μ .

En el primer cuadrante, definamos las funciones $\psi_1(x, y) = \nu x - \mu y$ y $\psi_2 = r(1 - \frac{x}{K})y - \nu x$. Para el caso $r < \mu$ y $r = \mu$ se divide el primer cuadrante en 3 regiones, a saber:

$$\begin{aligned} I &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) > 0, \psi_2(x, y) < 0\}, \\ II &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) < 0, \psi_2(x, y) < 0\}, \\ III &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) < 0, \psi_2(x, y) > 0\}. \end{aligned}$$

Tomando en cuenta la definición del campo asociado al sistema (4.2) y las regiones anteriormente definidas, obtenemos que el campo de direcciones asociado es cualitativamente dado por la Figura 4.1 para $r < \mu$ y $r = \mu$.

De la Figura 4.1 se desprende inmediatamente que en el caso $r \leq \mu$ y en ausencia de depredadores toda solución del sistema (4.1) tiende asintóticamente al equilibrio P_1 .

Otras informaciones relevantes que se derivan de la Figura 4.1 son las siguientes:

1. Para cada solución que tenga condiciones iniciales en la región I, la población de presas juveniles decrece, mientras que la de adultos crece, hasta llegar a la región II, donde ambas poblaciones comienzan a extinguirse.

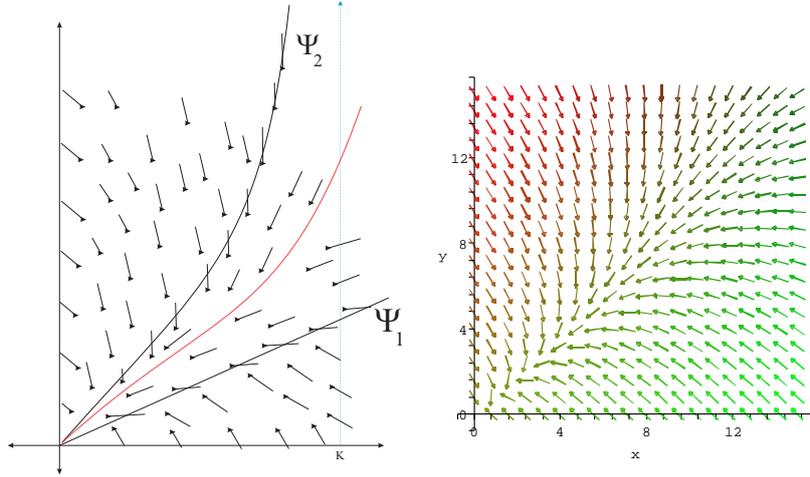


Figura 4.1: Campo de direcciones del sistema (4.2) para $r \leq \mu$.

2. Toda solución que comience en la región III, la clase juvenil crece, mientras que la adulta decrece, hasta llegar a la región II, donde ambas tienden a desaparecer.
3. Existe una separatriz en la región II, la cual divide el comportamiento de las soluciones que provienen de las regiones I y III.

Para el caso $r > \mu$ divide el primer cuadrante en 4 regiones, a saber:

$$\begin{aligned}
 I &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) > 0, \psi_2(x, y) < 0\}, \\
 II &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) < 0, \psi_2(x, y) < 0\}, \\
 III &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) < 0, \psi_2(x, y) > 0\}, \\
 IV &= \{(x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ / \psi_1(x, y) > 0, \psi_2(x, y) > 0\}.
 \end{aligned}$$

Tomando en cuenta la definición del campo asociado al sistema (4.2) y las regiones anteriormente definidas, obtenemos que el campo de direcciones asociado es cualitativamente dado por la Figura 4.2 para $r > \mu$.

De Figura 4.2 para $r > \mu$ y en ausencia de depredadores toda solución del sistema (4.2) tiende asintóticamente al equilibrio P_2 . Más explícitamente, $x(t) \rightarrow \frac{K}{r}(r-\mu)$, $y(t) \rightarrow \nu K(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r})$ cuando $t \rightarrow +\infty$. En particular, el número de presas jóvenes y adultas no se extingue.

Otras informaciones relevantes que se derivan de la Figura 4.2 son las siguientes:

1. Para cada solución que comience en la región I, se tiene que las presas juveniles decrecen y los adultos crecen hasta llegar a la región IV, donde ambos tienden al equilibrio P_2 .

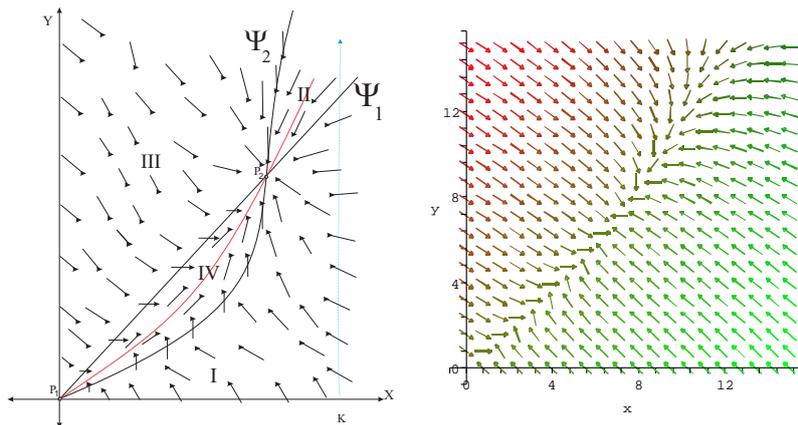


Figura 4.2: Campo de direcciones del sistema (4.2) para $r > \mu$.

2. Para cada solución que comience en la región III, se tiene que las presas juveniles crecen y los adultos decrecen hasta llegar a la región IV, donde ambos tienden al equilibrio P_2 .
3. Existe una separatriz en las regiones II y IV, la cual divide el comportamiento de las soluciones que provienen de la región I y III.

4.3. Dinámica en la presencia de depredadores bajo la existencia o no de mecanismos de defensa

En esta sección nos dedicaremos al estudio del sistema depredador presa definido en (4.1).

4.3.1. Soluciones de equilibrio

Inicialmente consideraremos el estudio de las soluciones de equilibrio del sistema (4.1) con $z = 0$. Es evidente que este caso corresponde al analizado en ausencia de depredadores. Por lo tanto, los equilibrios son dados en este caso por:

1. Si $r \leq \mu$ el sistema (4.1) tiene al $P_1 = (0, 0, 0)$ como único equilibrio.
2. Si $r > \mu$ el sistema (4.1) tiene como equilibrios a los puntos $P_1 = (0, 0, 0)$ y $P_2 = (\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r}), 0)$.

Para obtener información sobre el tipo de estabilidad de cada solución de equilibrio, procederemos a linealizar el sistema (4.1). Así, la matriz asociada al equilibrio $P = (x_0, y_0, z_0)$

es dada por

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}y_0 - \nu - \frac{\partial f}{\partial x}x_0z_0 - f z_0 & r(1 - \frac{x_0}{K}) - \frac{\partial f}{\partial y}x_0z_0 & -f x_0 \\ \nu - \frac{\partial g}{\partial x}y_0z_0 & -\mu - \frac{\partial g}{\partial y}y_0z_0 - g z_0 & -gy_0 \\ (\gamma\frac{\partial f}{\partial x}x_0 + \gamma f + \lambda\frac{\partial g}{\partial x}y_0)z_0 & (\gamma\frac{\partial f}{\partial y}x_0 + \lambda\frac{\partial g}{\partial y}y_0 + \lambda g)z_0 & \gamma f x_0 + \lambda g y_0 - D \end{pmatrix}. \quad (4.5)$$

Para el equilibrio P_1 , obtenemos que los valores propios del sistema linealizado son:
 $\lambda_1 = \frac{-(\nu+\mu)+\sqrt{(\nu+\mu)^2+4\nu(r-\mu)}}{2}$, $\lambda_2 = \frac{-(\nu+\mu)-\sqrt{(\nu+\mu)^2+4\nu(r-\mu)}}{2}$, $\lambda_3 = -D$.

Para el equilibrio P_2 , obtenemos que los valores propios del sistema linealizado son:

$$\lambda_1 = \frac{-(\mu + \frac{\nu r}{\mu}) + \sqrt{(\mu + \frac{\nu r}{\mu})^2 - 4\nu(r - \mu)}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{-(\mu + \frac{\nu r}{\mu}) - \sqrt{(\mu + \frac{\nu r}{\mu})^2 - 4\nu(r - \mu)}}{2},$$

$$\lambda_3 = \gamma f(x_0, y_0) x_0 + \lambda g(x_0, y_0) y_0 - D.$$

Proposición 6 *En el modelo (4.1) para cualquier función f y g se tiene lo siguiente:*

- Si $r < \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ es asintóticamente estable.
- Si $r = \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ es linealmente estable.
- Si $r > \mu$ el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ es tipo silla (pero con una dirección fuera del primer cuadrante), luego inestable, y el equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r}), 0\right)$ es asintóticamente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 + \lambda g(x_0, y_0) y_0 < D$; inestable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 + \lambda g(x_0, y_0) y_0 > D$ y linealmente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 + \lambda g(x_0, y_0) y_0 = D$.

Inmediatamente se sigue el siguiente corolario.

Corolario 2 *Las dimensiones de las variedades estables e inestables sobre el primer octante en cada solución de equilibrio del sistema (4.1) para f y g arbitrarios, con $z = 0$ están dadas por la Tabla 4.2, donde $\alpha := \gamma f(x_0, y_0) x_0 + \lambda g(x_0, y_0) y_0$.*

De lo anterior, se puede hacer los siguientes comentarios con respecto a la dinámica de la población de las presas, en una vecindad de $(0, 0, 0)$.

	$\dim W^s(P_j)$	$\dim W^u(P_j)$	$\dim W^c(P_j)$
$j = 1, r < \mu$	3	0	0
$j = 1, r = \mu$	2	0	1
$j = 1, r > \mu$	2	1	0
$j = 2, r > \mu, \alpha < D$	3	0	0
$j = 2, r > \mu, \alpha > D$	2	1	0
$j = 2, r > \mu, \alpha = D$	2	0	1

Cuadro 4.2: Dimensión de las variedades invariantes para los equilibrios P_1 y P_2 del sistema (4.2), para f y g arbitrarios restringidas al primer cuadrante.

Comentario 4 Si la tasa de nacimiento es menor o igual a la tasa de muerte de la clase adulta, sin importar la depredación y el mecanismo de defensa de la presa frente al depredador, entonces la presa tiende en el futuro a desaparecer.

Comentario 5 Si la tasa de nacimiento es mayor que la tasa de muerte de las presas adultas y la efectividad de captura de presas no supera a la densidad de muerte del depredador, entonces en el futuro el depredador tiende a desaparecer, mientras que la población de presas se estabiliza.

Comentario 6 Si la tasa de nacimiento es mayor que la tasa de muerte de la presa y la efectividad de captura de las presas es mayor que la densidad de muerte del depredador, entonces la población de depredadores comienza a aumentar.

Ahora describiremos las soluciones equilibrios con $z > 0$. De acuerdo a la notación utilizada en [4] las soluciones de equilibrio en donde todas sus coordenadas son no nulas, son llamadas puntos de equilibrio de coexistencia. Para esto, inicialmente estudiaremos el caso donde la depredación del depredador es sólo por la clase juvenil, es decir, $g = 0$.

Proposición 7 En el modelo (4.1) cuando la depredación es sólo por la clase juvenil, i.e., $g = 0$, $z > 0$, se tiene lo siguiente:

1. Si la clase juvenil no presenta defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, existe exactamente un punto de equilibrio de coexistencia.

$$P_0 = \left(\frac{\mu D}{\mu(\gamma - D) - D\nu}, \frac{\nu D}{\mu(\gamma - D) - D\nu}, \frac{\nu\mu\gamma}{\mu(\gamma - D) - D\nu} \left[\frac{r}{\mu} - \frac{rD}{K[\mu(\gamma - D) - D\nu]} - 1 \right] \right),$$

siempre que $\frac{\gamma - D}{D} > \frac{\nu}{\mu}$, $\gamma > D$, $\frac{rD\mu}{K[\mu(\gamma - D) - D\nu]} < r - \mu$ y $r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrios coexistencia.

2. Si la clase juvenil presenta defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ existen a lo más dos soluciones de equilibrio de coexistencia o ninguna, dependiendo de restricciones sobre los parámetros. De hecho,

a) Si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} = -2$, existe exactamente un equilibrio de co-existencia dado por

$$P_0 = \left(1, \frac{\nu}{\mu}, \nu \left[2 + \frac{\nu}{\mu} \right] \left[\frac{r}{K\mu}(K-1) - 1 \right] \right),$$

siempre que $\frac{\mu}{r} < \frac{K-1}{K}$ con $K > 1$ y $r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrio de co-existencia.

b) Si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} < -2$, existe exactamente dos equilibrios de co-existencia dados por

$$P_1 = \left(\frac{1}{2} \left[\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} + \sqrt{\Delta} \right], \frac{\nu}{2\mu} \left[\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} + \sqrt{\Delta} \right], \right. \\ \left. \nu \left[1 + \frac{\gamma}{2D} \left(\frac{\gamma}{D} + \sqrt{\Delta} - \frac{\nu}{\mu} - 2\frac{D}{\gamma} \right) \right] \left[\frac{r}{\mu} \left(1 - \frac{1}{2K} \left(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} + \sqrt{\Delta} \right) \right) - 1 \right] \right), \\ P_2 = \left(\frac{1}{2} \left[\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} - \sqrt{\Delta} \right], \frac{\nu}{2\mu} \left[\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} - \sqrt{\Delta} \right], \right. \\ \left. \nu \left[1 + \frac{\gamma}{2D} \left(\frac{\gamma}{D} - \sqrt{\Delta} - \frac{\nu}{\mu} - 2\frac{D}{\gamma} \right) \right] \left[\frac{r}{\mu} \left(1 - \frac{1}{2K} \left(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} - \sqrt{\Delta} \right) \right) - 1 \right] \right),$$

donde $\Delta = \left(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} \right)^2 - 4$, con $\sqrt{\Delta} < 2K \left(1 - \frac{\mu}{r} \right) + \frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D}$, $r - \mu > \frac{r}{K}$, donde $r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrio de co-existencia.

c) Si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} > -2$, no existen equilibrios de co-existencia.

Demostración. El cálculo de las soluciones de equilibrio de co-existencia del sistema (4.1) en las condiciones $z > 0$ y $g \equiv 0$, implica que el sistema (4.1) toma la forma

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K} \right) y - \nu x - xz f(x, y) \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y \\ \dot{z} &= (\gamma x f(x, y) - D) z \end{aligned} \tag{4.6}$$

de la segunda ecuación de (4.6) se obtiene $y = \frac{\nu}{\mu}x$. Reemplazando en la tercera ecuación (4.6) con $z > 0$ se tiene

$$x f \left(x, \frac{\nu}{\mu}x \right) = \frac{D}{\gamma} \tag{4.7}$$

Luego, se tienen las siguientes situaciones:

1. Para el caso $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, se tiene $f(x, \frac{\nu}{\mu}x) = \frac{1}{1+(1+\frac{\nu}{\mu})x}$. Luego, sustituyendo este valor en la ecuación (4.7), y asumiendo que (x_0, y_0, z_0) es un equilibrio de co-existencia, obtenemos que $x_0 = \frac{\mu D}{(\gamma-D)\mu-D\nu}$. Por tanto, se sigue que $y_0 = \frac{D\nu}{\mu(\gamma-D)-D\nu}$, siempre que $\frac{\gamma-D}{D} > \frac{\nu}{\mu}$, $\gamma > D$ Reemplazando en la primera ecuación de (4.6) se tiene

$$z_0 = \frac{\nu\mu\gamma}{\mu(\gamma-D)-D\nu} \left[\frac{r}{\mu} - \frac{rD}{K[\mu(\gamma-D)-D\nu]} - 1 \right],$$

siempre que $\frac{r\mu D}{K(\mu(\gamma-D)-D\nu)} < r - \mu$. En particular, debemos tomar $r > \mu$, en caso contrario, $\frac{\mu D}{K(\mu(\gamma-D)-D\nu)} < 0$, y esto lleva a que $y_0 = \frac{D\nu}{\mu(\gamma-D)-D\nu} < 0$ lo cual no puede suceder.

2. En el caso $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$, y del hecho que $y_0 = \frac{\nu}{\mu}x_0$, reemplazando en la tercera ecuación de (4.6) se obtiene

$$x_0 = \frac{-(D\nu - \mu\gamma) \pm \sqrt{(D\nu - \mu\gamma)^2 - 4\mu^2 D^2}}{2D\mu} = \frac{1}{2} \left[-\left(\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D}\right) \pm \sqrt{\left(\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D}\right)^2 - 4} \right] \quad (4.8)$$

donde $|\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D}| \geq 2$.

- a) Para el caso $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} = -2$ se obtiene de (4.8), $x_0 = 1$, $y_0 = \frac{\nu}{\mu}$ y $z_0 = \nu(2 + \frac{\nu}{\mu})[\frac{r}{K\mu}(K-1) - 1]$. En particular $r > \mu$, en caso contrario, $r \leq \mu$ y como $K-1 < K$, entonces se tiene $\frac{r}{\mu} \frac{K-1}{K} - 1 < 0$, lo cual nos lleva a que $z_0 < 0$ y esto no puede suceder.

- b) Para el caso $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} < -2$ y de (4.8) se concluye que $\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} > \sqrt{(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu})^2 - 4}$, entonces existen dos soluciones para x_0 , por tanto también para y_0 . De la primera ecuación en (4.1) y reemplazando $y_0 = \frac{\nu}{\mu}x_0$, se tiene que

$$z_0 = \nu \left[1 + x_0^2 + \frac{\nu}{\mu}x_0 \right] \left[\frac{r}{\mu} \left(1 - \frac{x_0}{K} \right) - 1 \right]. \text{ Reemplazando el valor de } x_0 \text{ se tiene:}$$

$$z_0 = \nu \left\{ 1 + \frac{1}{4} \left[\left(\frac{\gamma}{D} \pm \sqrt{\Delta} \right)^2 - \left(\frac{\nu}{\mu} \right)^2 \right] \right\} \left\{ \frac{r}{\mu} \left[1 - \frac{1}{2K} \left(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu} \mp \sqrt{\Delta} \right) \right] - 1 \right\},$$

siempre que $x_0 < K(1 - \frac{\mu}{r})$ y $\mu < r$. En el caso que, $r \leq \mu$, $K(1 - \frac{\mu}{r}) < 0$, por consiguiente $x_0 < 0$, lo cual no puede suceder.

- c) Para el caso $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} > 2$ y de (4.8) se concluye que $-\left(\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D}\right) \pm \sqrt{(\frac{\gamma}{D} - \frac{\nu}{\mu})^2 - 4} < 0$, luego no existe solución para x .

Por lo tanto, hemos concluido la demostración. ■

Proposición 8 En el modelo (4.1) cuando la depredación es sólo por la clase adulta, i.e., $f = 0$, con $z > 0$ se tiene lo siguiente:

1. Si la clase adulta no presenta defensa, es decir, $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ existe exactamente un equilibrio co-existencial dado por $P_0 = (x_0, y_0, z_0)$, donde

$$\begin{aligned} x_0 &= \frac{1}{2} \left[- \left(1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right) + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \right] \\ y_0 &= \frac{D}{2(\lambda - D)} \left[1 - \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) + K \right] + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \\ z_0 &= \frac{\lambda}{\lambda - D} \left[\left(\frac{\nu}{D}(\lambda - D) - \mu \right) x_0 - \mu \right], \end{aligned}$$

siempre que $\lambda > D$, $x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda - D) - \mu D}$ y $\nu(\lambda - D) - \mu > 0$.

2. Si la clase adulta presenta defensa, es decir, $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$ existen a lo más dos o ninguna solución de equilibrio, dependiendo de restricciones sobre los parámetros.

Demostración. Si $f(x, y) = 0$, el sistema (4.1) se reduce a:

$$\begin{aligned} r \left(1 - \frac{x}{K} \right) y - \nu x &= 0 \\ \nu x - \mu y - g(x, y) y z &= 0 \\ \lambda g(x, y) y - D &= 0. \end{aligned} \tag{4.9}$$

1. Para el caso que $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, de la tercera ecuación de (4.9) se tiene que

$$y = \frac{D}{\lambda - D} (1 + x), \lambda > D. \tag{4.10}$$

Reemplazando el valor de y en la primera ecuación de (4.9), se llega a la ecuación de segundo grado,

$$x^2 + \left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right] x - K = 0,$$

de donde se obtiene, la única solución positiva

$$x_0 = \frac{1}{2} \left\{ - \left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right] + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \right\}.$$

Y sustituyendo este valor en (4.10), se tiene que

$$y_0 = \frac{D}{2(\lambda - D)} \left[1 - \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) + K + \sqrt{\left(1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K\right)^2 + 4K} \right].$$

Ahora reemplazando ambos valores en la segunda ecuación del sistema (4.9), se concluye que,

$$z_0 = \frac{\lambda}{\lambda - D} \left[\left(\frac{\nu}{D}(\lambda - D) - \mu \right) x - \mu \right]$$

siempre que $x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda - D) - \mu D}$.

2. Para $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$, en (4.9), combinando la primera y tercera ecuación, se obtiene el polinomio cúbico

$$y^3 + \left(\frac{K\nu}{r} - \frac{\lambda}{D} \right) y^2 + \left(K + 1 - \frac{K\lambda\nu}{rD} \right) y + \frac{K\nu}{r} = 0, \quad (4.11)$$

de la cual, como el último término es positivo, entonces el polinomio cúbico corta al eje Y a lo más en dos puntos. Si $\frac{K\nu}{r} > \frac{\lambda}{D}$ y $K + 1 > \frac{K\lambda\nu}{rD}$, no existen equilibrios co-existenciales. ■

De la Proposición 7 y Proposición 4.7 observamos lo siguiente:

Comentario 7 *Si la depredación es sobre la clase juvenil o adulta y éstas no presentan defensa, existe exactamente una solución de equilibrio de co-existencia. De echo, se verifica que:*

1. Si la depredación sobre la clase x , con $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, existe un equilibrio de co-existencia, siempre y cuando $\frac{\gamma-D}{D} > \frac{\mu}{\nu}$, y $r - \mu > \frac{rD\mu}{K[\mu(\gamma-D) - D\nu]}$.
2. Depredación sobre la clase y , con $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, existe exactamente un equilibrio de co-existencia, siempre y cuando $\frac{\lambda-D}{D} > \frac{\mu}{\nu}$, y $x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda-D) - \mu D}$, donde $x_0 = \frac{1}{2} \left\{ - \left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right] + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \right\}$.

En particular, notamos que en ambos casos una condición necesaria para la existencia de una solución de equilibrio de co-existencia es que la razón entre el beneficio del depredador menos la tasa de mortalidad sobre la tasa de mortalidad del depredador debe superar a la razón entre la tasa de mortalidad de la clase adulta sobre la tasa de conversión de juveniles en adultos.

Comentario 8 Si la depredación es sobre la clase juvenil o adulta y éstas presenta defensa, entonces existen a lo mas dos soluciones equilibrio de co-existencia, dependiendo de restricciones sobre los parámetros.

Proposición 9 En el modelo (4.1) cuando la depredación es por ambas clases y ellas no presentan defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, existen a lo más 3 soluciones de equilibrio de co-existencia.

Demostración. Haremos uso de resultantes (ver 6.2), para determinar el número soluciones de equilibrio de co-existencia. De las ecuaciones del modelo (4.1), se obtienen los siguientes polinomios

$$\begin{aligned} p_1 &= rx^2y + rxy^2 + \nu Kx^2 - rKy^2 + (\nu K - rK + r)xy + Kxz + \nu Kx - rKy \\ p_2 &= \nu x^2 - \mu y^2 + (\nu - \mu)xy - yz + \nu x - \mu y \\ p_3 &= (\gamma - D)x + (\lambda - D)y - D. \end{aligned}$$

Calculando la resultante con respecto a la variable z sobre los polinomios p_1 y p_2 , se obtiene el polinomio.

$$p(x, y) = rx^2y^2 + rxy^3 + K\nu x^3 + (2\nu - \mu)Kx^2y + (r - Kr - K\mu + K\nu)xy^2 - rKy^3 + \nu Kx^2 + (\nu - \mu)Kxy.$$

Ahora, calculemos la resultante entre los polinomios p y p_3 , con respecto a la variable y , sea $q(x)$ este polinomio,

$$q(x) = \{(\gamma - \lambda)x - \lambda\} \{r(\gamma - D)^2x^3 + [-rK\gamma^2 - \gamma K\mu D - \gamma\nu K\lambda + \gamma\nu KD + 2\gamma DrK - 2rD\gamma + \gamma K\mu\lambda - \nu K\lambda D - rKD^2 + K\mu D^2 + K\nu\lambda^2 + 2rD^2 - \lambda K\mu D]x^2 + [2\gamma DrK - 2rKD^2 - \nu KD^2 - \lambda K\mu D + \nu K\lambda D + K\mu D^2 + rD^2]x - rKD^2\}.$$

Sea (x_0, y_0, z_0) un equilibrio de co-existencia. Para el caso $x_0 = \frac{\lambda}{\gamma - \lambda}$, $\gamma > \lambda$, se tendrá que $y = -\frac{\gamma}{\gamma - \lambda} < 0$, lo cual no puede suceder. Si $\gamma = \lambda$, entonces reemplazando en $p_3 = 0$, se obtiene que $(\gamma - D)(x + y) = D$, de lo cual se deduce que $\gamma > D$, en caso contrario, $D < 0$. En este caso $y = \frac{D}{\gamma - D}$ y lo cual nos lleva a una ecuación cúbica para x en $p(x, y) = 0$, por lo tanto, existen a lo más 3 soluciones para x_0 . Por otro lado, de la tercera ecuación en (4.1), obtenemos que $y_0 = \frac{1}{\lambda - D}[D - (\gamma - D)x_0]$, con $\lambda \neq D$, así para cada valor de x_0 existe a lo más un único valor de y_0 . De la segunda ecuación de (4.1) encontramos que $z_0 = (\nu \frac{x_0}{y_0} - \mu)(1 + x_0 + y_0)$, así para cada x_0 e y_0 existe a lo más una única solución para z_0 . De esta forma se tiene el teorema. ■

Proposición 10 En el modelo (4.1) cuando la depredación es por ambas clases y solo la clase juvenil presenta defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, existen a lo

más 8 soluciones de equilibrio de co-existencia, siendo una de ellas $(1, y_0, z_0)$, donde $y_0 = \frac{-K\mu \pm \sqrt{K^2\mu^2 + 4K\nu r(K-1)}}{2r(K-1)}$, $z_0 = \frac{1}{y_0}(\nu - \mu y_0)(2 + y_0)$, siempre que $K > 1$, en caso contrario no existe solución con $x_0 = 1$.

Demostración. De las ecuaciones del modelo (4.1), con $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ se obtienen los siguientes polinomios (de los numeradores):

$$\begin{aligned} p_1 &= rx^3y + K\nu x^3 - rKx^2y + rxy^2 - rKy^2 + (r + K\nu)xy + Kxz + K\nu x - rKy \\ p_2 &= \nu x^2 - \mu y^2 + (\nu - \mu)xy - yz + \nu x - \mu y \\ p_3 &= -Dx^3 + (\lambda - D)x^2y + (\gamma - D)x^2 + (\lambda - D)y^2 + (\gamma - D)xy + (\gamma - D)x + \\ &\quad (\lambda - 2D)y - D. \end{aligned}$$

Calculando la resultante con respecto a la variable z sobre los polinomios p_1 y p_2 , se obtiene el polinomio:

$$\begin{aligned} p &= rx^3y^2 + K\nu x^3y - rKx^2y^2 + rxy^3 + K\nu x^3 + K(\nu - \mu)x^2y - rKy^3 + \\ &\quad (r + K\nu - K\mu)xy^2 + K\nu x^2 - rKy^2 + K(\nu - \mu)xy. \end{aligned}$$

Ahora, calculemos la resultante entre los polinomios p y p_3 , con respecto a la variable y . Sea $q(x)$ este polinomio, $q(x) = x^2(x-1)(x+1)\tilde{q}(x)$ donde

$$\tilde{q}(x) = a_7x^7 + a_6x^6 + a_5x^5 + a_4x^4 + a_3x^3 + a_2x^2 + a_1x + a_0$$

con

$$\begin{aligned} a_7 &= D^2r^2\gamma, \\ a_6 &= D^2r^2\gamma + D^2rK\mu\lambda - \lambda r\nu KD^2 - 2\gamma^2r^2D + \lambda r\nu K\lambda D - 2\lambda r^2KD^2 - D^3rK\mu, \\ a_5 &= -D^2rK^2\mu\lambda + 4\gamma^2r^2KD - 2K^2\mu\lambda\nu D^2 + 2D^2r^2\gamma - 2\lambda r^2KD^2 + \gamma^3r^2 + K^2\mu D^3\nu + \\ &\quad D^2rK\mu\lambda - \lambda r\nu K\lambda D - 3\lambda rK\mu\lambda D + \lambda rK^2\nu D^2 + K^2\mu D\nu\lambda^2 - \lambda rK^2\nu\lambda D - \gamma^2r\nu K\lambda + \\ &\quad D^2r\nu K\lambda - 2\gamma^2r^2D + 2\gamma^2r\nu KD + \lambda r^2K^2D^2 + 2\lambda rK\mu D^2 - D^3r\nu K - \lambda r\nu KD^2 + \\ &\quad D^3rK^2\mu + \lambda rK\nu\lambda^2, \\ a_4 &= 2D^2r^2\gamma + \lambda r^2K^2D^2 - D^2rK^2\mu\lambda + D^3rK^2\nu - K^2\mu D^3\nu - 2\nu^2K^2\lambda D^2 + \nu^2K^2\lambda^2D + \\ &\quad \gamma^3r^2 + K^2\nu^2D^3 - 2\gamma^3r^2K - 2\gamma^2r^2D - D^2rK^2\nu\lambda + D^2r\nu K\lambda + 4\gamma^2r^2KD - \\ &\quad 4\lambda r^2KD^2 - 2Dr^2K^2\gamma^2 + K^2\mu^2\lambda D^2 + K^2\mu\lambda^3\nu - K^2\mu^2\lambda^2D + \nu^2K^2D^2\gamma - \gamma^3rK\nu + \\ &\quad \gamma^2rK^2\nu\lambda + \lambda rK^2\nu\lambda D - 2\gamma^2rK^2\nu D + 3\lambda rK^2\mu\lambda D - 2\lambda rK^2\mu D^2 - \lambda rK^2\nu\lambda^2 + \\ &\quad \lambda rK\mu D^2 + \lambda rK^2\nu D^2 - 2\lambda r\nu KD^2 + 2\gamma^2rK\mu\lambda - \gamma^2rK\mu D + \gamma^2r\nu K\lambda - \lambda r\nu K\lambda D + \\ &\quad \gamma^2r\nu KD - 3\lambda rK\mu\lambda D + 2D^2rK\mu\lambda + 2K^2\mu\lambda\nu D^2 - 2K^2\mu D\nu\lambda^2 - K^2\mu\lambda^2\nu\gamma + \\ &\quad 3K^2\mu\lambda\nu D\gamma - 2K^2\mu D^2\nu\gamma - \nu^2K^2\lambda D\gamma, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 a_3 = & D^2r^2\gamma + 2\lambda r^2K^2D^2 - 2D^2rK^2\mu\lambda + D^3r\nu K + K^2\mu D^3\nu + 2\nu^2K^2\lambda D^2 - 2\nu^2K^2\lambda^2\gamma - \\
 & 2\nu^2K^2\lambda^2D + \nu^2K^2\lambda^3 - K^2\nu^2D^3 + \gamma^3r^2K^2 - 2\gamma^3r^2K - 2\gamma^2r^2D - D^2rK^2\nu\lambda + \\
 & D^2r\nu K\lambda + 4\gamma^2r^2KD - 4\lambda r^2KD^2 - 2Dr^2K^2\gamma^2 + K^2\mu^2\lambda D^2 + K^2\mu^2\lambda^2\gamma - K^2\mu^2\lambda^2D - \\
 & \nu^2K^2D^2\gamma + \gamma^3rK^2\nu + \nu^2K^2\lambda\gamma^2 - \nu^2K^2D\gamma^2 - 2\gamma^2rK^2\mu\lambda + \gamma^2rK^2\mu D - \gamma^2rK^2\nu\lambda + \\
 & \lambda rK^2\nu\lambda D - \gamma^2rK^2\nu D + 3\lambda rK^2\mu\lambda D - \lambda rK^2\mu D^2 + \lambda rK\nu\lambda^2 + 2\lambda rK^2\nu D^2 + \\
 & 2\gamma^2rK\mu\lambda - \gamma^2rK\mu D - \gamma^2r\nu K\lambda - 4\lambda r\nu K\lambda D + 3\gamma^2r\nu KD - 3\lambda rK\mu\lambda D + 2D^2rK\mu\lambda - \\
 & 2K^2\mu\lambda\nu D^2 + K^2\mu D\nu\lambda^2 - K^2\mu^2\lambda D\gamma + K^2\mu\lambda^2\nu\gamma - 2K^2\mu\lambda\nu D\gamma + K^2\mu D^2\nu\gamma + \\
 & 3\nu^2K^2\lambda D\gamma - K^2\mu\lambda\nu\gamma^2 + K^2\mu D\nu\gamma^2, \\
 a_2 = & D^2r^2\gamma + 2\lambda r^2K^2D^2 - 2D^2rK^2\mu\lambda + D^3rK\mu - D^3rK^2\nu - K^2\mu D^3\nu - \nu^2K^2\lambda D^2 + \\
 & \nu^2K^2\lambda^2D + \gamma^3r^2K^2 - D^2rK^2\nu\lambda + D^2r\nu K\lambda + 4\gamma^2r^2KD - 2\lambda r^2KD^2 - 2Dr^2K^2\gamma^2 + \\
 & K^2\mu^2\lambda D^2 + K^2\mu\lambda^3\nu + K^2\mu^2\lambda^2\gamma - K^2\mu^2\lambda^2D + \nu^2K^2D^2\gamma - 2\gamma^2rK^2\mu\lambda + \gamma^2rK^2\mu D + \\
 & \gamma^2rK^2\nu\lambda + 4\lambda rK^2\nu\lambda D - 3\gamma^2rK^2\nu D + 3\lambda rK^2\mu\lambda D - \lambda rK^2\nu\lambda^2 + \lambda rK\mu D^2 - \\
 & 2\lambda r\nu KD^2 + \lambda r\nu K\lambda D - 3\lambda rK\mu\lambda D + D^2rK\mu\lambda + 3K^2\mu\lambda\nu D^2 - 3K^2\mu D\nu\lambda^2 - \\
 & K^2\mu^2\lambda D\gamma - K^2\mu\lambda^2\nu\gamma + 2K^2\mu\lambda\nu D\gamma - K^2\mu D^2\nu\gamma - \nu^2K^2\lambda D\gamma, \\
 a_1 = & \lambda r^2K^2D^2 + K^2\mu^2\lambda D^2 - \lambda rK^2\mu D^2 + 2\lambda rK^2\nu D^2 + K^2\mu D\nu\lambda^2 - 2Dr^2K^2\gamma^2 - \\
 & K^2\mu\lambda\nu D^2 - D^2rK^2\nu\lambda + 3\lambda rK^2\mu\lambda D - K^2\mu^2\lambda^2D - \lambda rK^2\nu\lambda D - D^2rK^2\mu\lambda - \\
 & D^3rK^2\mu - 2\lambda r^2KD^2 + D^2rK\mu\lambda, \\
 a_0 = & \lambda rK^2D^2(r - \mu).
 \end{aligned}$$

Sea (x_0, y_0, z_0) un equilibrio de co-existencia. Por lo tanto, existen a lo más 8 soluciones para x_0 . Por otro lado, de la tercera ecuación en (4.1), obtenemos que

$$y_0 = \frac{-(Bx_0^2 + Ax_0 + B - D) + \sqrt{(Bx_0^2 + Ax_0 + B - D)^2 + 4BD(x_0^3 + 1)}}{2B},$$

donde $A = \gamma - D$ y $B = \lambda - D$, es evidente que

$$\frac{-(Bx_0^2 + Ax_0 + B - D) - \sqrt{(Bx_0^2 + Ax_0 + B - D)^2 + 4BD(x_0^3 + 1)}}{2B} < 0,$$

De la primera y segunda ecuación del sistema 4.1 encontramos que

$$z_0 = \frac{1}{D} \left[r\gamma \left(1 - \frac{x_0}{K}\right) y_0 + (\lambda - \gamma)\nu x_0 - \lambda\mu y_0 \right],$$

así para cada x_0 e y_0 existe a lo más una única solución para z_0 . De esta forma se tiene el teorema. \blacksquare

De los argumentos usados en la proposición anterior, se observa que para $r = \mu$ el coeficiente $a_0 = 0$, así el polinomio $\tilde{q}(x)$ asume la forma

$$\tilde{q}(x) = x(a_7x^6 + a_6x^5 + a_5x^4 + a_4x^3 + a_3x^2 + a_2x + a_1).$$

De donde $x = 0$ es una solución, y luego la componente en y será

$$y = \frac{-(\lambda - \gamma) + \sqrt{(\lambda - \gamma)^2 + 4(\lambda - D)(\gamma - D)}}{2(\lambda - D)}.$$

Proposición 11 En el modelo (4.1) cuando la depredación es por ambas clases y solo la clase adulta presenta defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$, existen a lo más 7 soluciones de equilibrio de co-existencia y una de ellas tiene la forma $(x_0, 1, z_0)$, donde:

- a) para $\gamma = D$, se obtiene que $\lambda = 2D$, $x_0 = \frac{\mu - \nu - \frac{r}{K} + \sqrt{(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu}}{2\nu}$ y $z_0 = (2+x_0)(\nu x_0 - \mu)$, siempre y cuando $(r - \mu)K\nu > r\mu$, con $r > \mu$. Si $r \leq \mu$ no hay solución de equilibrio de co-existencia.
- b) Para $\gamma > D$, se tiene $x_0 = \frac{2D-\lambda}{\gamma-D}$, con $2D > \lambda$ y $z_0 = \frac{2\gamma-\lambda}{\gamma-D} \left[\nu \frac{2D-\gamma}{\gamma-D} - \mu \right]$, siempre y cuando $(2\nu + \mu)D > \nu\gamma + \lambda\nu$ y $\left[\left(\frac{r}{K} + \nu - \mu \right) (\gamma - D) + \nu(2D - \lambda) \right] (2D - \lambda) = r(\gamma - D)^2$.
- para $\gamma < D$, $x_0 = \frac{\lambda-2D}{D-\gamma}$, con $\lambda > 2D$ y $z_0 = \frac{\lambda-2\gamma}{D-\gamma} \left[\nu \frac{\gamma-2D}{D-\gamma} - \mu \right]$, siempre y cuando $\frac{\lambda-2D}{D-\gamma} > \frac{\mu}{\nu}$ y $\left[\left(\frac{r}{K} + \nu - \mu \right) (D - \gamma) + \nu(\lambda - 2D) \right] (\lambda - 2D) = r(D - \gamma - D)^2$.

Demostración. De las ecuaciones del modelo (4.1), con $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$ se obtienen los siguientes polinomios (de los numeradores):

$$\begin{aligned} p_1 &= rx^2y + rxy^2 + \nu Kx^2 - rKy^2 + (\nu K - rK + r)xy + Kxz + \nu Kx - rKy \\ p_2 &= \nu xy^2 - uy^3 + \nu x^2 + -\mu xy - yz\nu x - \mu y \\ p_3 &= (\gamma - D)xy^2 - Dy^3 + (\gamma - D)x^2 + (\lambda - D)y^2 + (\lambda - D)xy + (\gamma - 2D)x + (\lambda - D)y - D. \end{aligned}$$

Calculando la resultante con respecto a la variable z sobre los polinomios p_1 y p_2 , se obtiene el polinomio:

$$p = (K\nu + r)x^2y^2 + (r - K\mu)xy^3 + K\nu x^3 + K(\nu - \mu)x^2y + (r - rK + K\nu)xy^2 - rKy^3 + \nu Kx^2 - rKy^2 + K(\nu - \mu)xy.$$

Ahora, calculemos la resultante entre los polinomios p y p_3 , con respecto a la variable x . Sea $q(y)$ este polinomio,

$$q(y) = y^2(y - 1)(y + 1)\tilde{q}(y),$$

donde $\tilde{q}(y) = a_6y^6 + a_5y^5 + a_4y^4 + a_3y^3 + a_2y^2 + a_1y + a_0$ con

$$\begin{aligned}
 a_6 &= K\nu D^3 r + rD^3 K\mu + r\gamma^2 K\mu D - r\gamma K\nu D^2 - r^2\gamma^2 D - 2rD^2 K\mu\gamma + r^2\gamma D^2, \\
 a_5 &= r\gamma K\nu D^2 - rD^3 K\mu - r^2\gamma^2 D + 3r\gamma K\mu D\lambda + K^2\nu D^3\mu - 2K^2\nu D^2\mu\gamma - 2K\nu\lambda rD^2 - \\
 &\quad K^2\nu^2 D^2\gamma - 2rD^2 K\mu\lambda + K^2\nu\gamma^2\mu D + K^2\nu^2 D^3 - 2r\gamma^2 K\nu D - K^2\nu\lambda\mu\gamma D + \\
 &\quad K^2\nu D^2\mu\lambda + K^2\nu^2\lambda D^2 - r^2\gamma D\lambda - 2r^2 K\gamma^2 D + r^2 K\gamma D^2 - r\gamma^2 K\mu\lambda + 3r\gamma K\nu\lambda D + \\
 &\quad r^2\gamma^3 K + r^2\gamma^2\lambda + r^2\gamma D^2 + rD^2 K\mu\gamma, \\
 a_4 &= -K^2\nu^2\lambda D^2 - r^2\gamma^2 D + rD\lambda^2 K\mu - rK^2\gamma^2\nu\lambda + 2r\gamma^2 K\mu D - r\gamma K\mu D\lambda + r\gamma K\nu\lambda D - \\
 &\quad 2r\gamma^2 K\nu D - 2r\gamma K\nu\lambda^2 - r\gamma\lambda^2 K\mu + 2r\gamma^2 K\nu\lambda - K^2\mu^2\gamma D\lambda - 2K^2\nu D r\gamma^2 + rD^3 K\mu - \\
 &\quad 2K^2\nu^2 D\lambda^2 + r^2 K\gamma^2\lambda - r^2 K\gamma^2 D + r^2\gamma D^2 + r^2\gamma^2\lambda - 2rK^2 D^2\mu\gamma - K^2\nu\gamma^2\mu\lambda - \\
 &\quad K\nu\lambda rD^2 + 3K^2\nu^2\lambda\gamma D + K^2\nu\lambda^2\mu\gamma + K^2\nu\lambda r\gamma D + 3K^2\nu\lambda\mu\gamma D - 2K^2\nu\lambda^2\mu D + \\
 &\quad rD^2 K\mu\lambda + rDK\nu\lambda^2 - K^2\nu D^2\mu\lambda - 3rD^2 K\mu\gamma + rK^2\gamma^2\mu D - r^2 K\gamma D\lambda + \\
 &\quad K^2\nu D^2\mu\gamma + K^2\nu D^3 r - K^2\nu^2\gamma^2 D + r^2 K\gamma D^2 + rK^2 D^3\mu - r^2\gamma D\lambda + K^2\nu\gamma^3 r + \\
 &\quad K^2\mu^2 D^2\lambda - K^2\nu D^3\mu, \\
 a_3 &= K^2\nu^2\lambda D^2 - K^2\nu^2 D^2\gamma + r^2 K^2\gamma^3 - r^2\gamma^2 D - rK^2 D^2\mu\lambda + rK^2\gamma^2\nu\lambda - r\gamma^2 K\mu\lambda + \\
 &\quad 2r\gamma K\mu D\lambda + r\gamma K\nu\lambda D - 2r\gamma^2 K\nu D - 2r\gamma K\nu\lambda^2 + 2r\gamma^2 K\nu\lambda + 2K^2\nu\gamma^2\mu D - \\
 &\quad K^2\nu D r\gamma^2 - rD^3 K\mu + K^2\nu\lambda^3\mu - 2K^2\nu^2\lambda^2\gamma - K^2\nu^2 D\lambda^2 - 3r^2 K\gamma^2 D + r^2\gamma D^2 + \\
 &\quad K^2\nu^2\lambda^3 + rK^2 D^2\mu\gamma + 2K^2\nu^2\lambda\gamma D - K^2\nu\lambda^2\mu\gamma + 2K^2\nu\lambda r\gamma D - 3K^2\nu\lambda\mu\gamma D - \\
 &\quad rD^2 K\mu\lambda + rDK\nu\lambda^2 - K^2\nu\lambda rD^2 + 4K^2\nu D^2\mu\lambda + rD^2 K\mu\gamma + 3rK^2\gamma\mu D\lambda - \\
 &\quad rK^2\gamma\nu\lambda^2 + r^2 K^2\gamma D^2 - 2r^2 K^2\gamma^2 D - 2rK^2\gamma^2\mu\lambda - 3K^2\nu D^2\mu\gamma - K^2\nu^2\gamma^2 D + \\
 &\quad K^2\nu^2\gamma^2\lambda + 2r^2 K\gamma D^2 - rK^2 D^3\mu + K^2\mu^2\gamma\lambda^2 - K^2\mu^2 D\lambda^2 + K^2\nu D^3\mu + r^2\gamma^3 K, \\
 a_2 &= 2K^2\nu^2\lambda D^2 - K^2\nu^2 D^2\gamma - rK^2\gamma^2\nu\lambda + r\gamma^2 K\mu D + 3r\gamma K\nu\lambda D - 2r\gamma^2 K\nu D + \\
 &\quad r\gamma K\nu D^2 - K^2\mu^2\gamma D\lambda - 3K^2\nu D r\gamma^2 - 2K^2\nu^2\lambda^2\gamma - K^2\nu^2 D\lambda^2 - K\nu D^3 r + \\
 &\quad K^2\nu^2\lambda^3 - rK^2 D^2\mu\gamma - K^2\nu\gamma^2\mu\lambda - K\nu\lambda rD^2 + 2K^2\nu^2\lambda\gamma D + K^2\nu\lambda^2\mu\gamma + \\
 &\quad 4K^2\nu\lambda r\gamma D + 2K^2\nu\lambda\mu\gamma D - 3K^2\nu\lambda^2\mu D - K^2\nu\lambda rD^2 - rD^2 K\mu\gamma + \\
 &\quad rK^2\gamma^2\mu D + rK^2\gamma\nu D^2 + K^2\nu D^2\mu\gamma - K^2\nu D^3 r - K^2\nu^2\gamma^2 D + K^2\nu^2\gamma^2\lambda + \\
 &\quad K^2\nu\gamma^3 r + K^2\mu^2 D^2\lambda - K^2\nu D^3\mu, \\
 a_1 &= -K^2\nu\lambda\mu\gamma D + 3K^2\nu^2\lambda\gamma D + 2K^2\nu D^2\mu\lambda - 2K^2\nu^2 D\lambda^2 - K^2\nu^2\gamma^2 D - \\
 &\quad rK^2\gamma\nu D^2 + K^2\nu\gamma^2\mu D - r\gamma K\nu D^2 - K^2\nu^2 D^3 - K^2\nu D^2\mu\gamma, \\
 a_0 &= K^2\nu^2 D^2(\lambda - \gamma).
 \end{aligned}$$

Sea (x_0, y_0, z_0) un equilibrio de co-existencia. Por lo tanto, existen a lo más 7 soluciones para y_0 . Por otro lado, de la tercera ecuación en (4.1), obtenemos que

$$x = \frac{-(Ay^2 + By + A - D) + \sqrt{(Ay^2 + By + A - D)^2 + 4A(y+1)(Dy^2 - \lambda y + 1)}}{2A}$$
 donde $A = \gamma - D$, $B = \lambda - D$, así para cada valor de y_0 existe a lo más un único valor de x_0 . Del sistema encontramos que: $z = \frac{1}{D} [(r\gamma(1 - \frac{x}{K}) - \mu\lambda)y + (\lambda - \gamma)\nu x]$, así para cada x_0 e y_0 existe a lo más una única solución para z_0 . De esta forma se tiene el teorema. \blacksquare

De los argumentos usados en la proposición anterior, se observa que para $\lambda = \gamma$ el coeficiente $a_0 = 0$, así el polinomio $\tilde{q}(y)$ asume la forma

$$\tilde{q}(y) = y(a_6y^5 + a_5y^4 + a_4y^3 + a_3y^2 + a_2y + a_1).$$

De donde $y = 0$ es una solución, y luego la componente en x será

$$x = \frac{-(\gamma - 2D) + \sqrt{(\gamma - 2D)^2 + 4(\gamma - D)}}{2(\gamma - D)}.$$

Proposición 12 *En el modelo (4.1) cuando la depredación es por ambas clases y ambas clases presentan defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$, existen a lo más 9 soluciones de equilibrio de co-existencia.*

Demostración. De las ecuaciones del modelo (4.1), con $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$ se obtienen los siguientes polinomios (de los numeradores):

$$\begin{aligned} p_1 &= rx^3y + \nu Kx^3 - rKx^2y + rxy^2 - rKy^2 + (r + \nu K)xy + Kxz + \nu Kx - rKy \\ p_2 &= \nu xy^2 - \mu y^3 + \nu x^2 - \mu xy - yz + \nu x - \mu y \\ p_3 &= Dx^2y^2 + Dx^3 - \lambda x^2y - \gamma xy^2 + Dy^3 + (D - \gamma)x^2 + Dxy + (D - \lambda)y^2 + \\ &\quad (D - \gamma)x + (D - \lambda)y + D. \end{aligned}$$

Calculando la resultante con respecto a la variable z sobre los polinomios p_1 y p_2 , se obtiene el polinomio:

$$p = rx^3y^2 + K(\nu - r)x^2y^2 + \nu Kx^3y + (r - K\mu)xy^3 + \nu Kx^3 - K\mu x^2y - rKy^3 + (r + \nu K)xy^2 + K\nu x^2 - rKy^2 + K(\nu - \mu)xy. \quad (4.12)$$

Ahora, calculemos la resultante entre los polinomios p y p_3 , con respecto a la variable x . Sea $q(x)$ este polinomio, $q(x) = y(y + 1)(y^2 - y + 2)(y^2 + y + 1)\tilde{q}(y)$, con

$$\tilde{q}(y) = b_9y^9 + b_8y^8 + b_7y^7 + b_6y^6 + b_5y^5 + b_4y^4 + b_3y^3 + b_2y^2 + b_2y + b_0,$$

donde

$$\begin{aligned}
 b_9 &= -D^3 K^2 \mu^2 r, \\
 b_8 &= -2D^2 \nu K r^2 \gamma - 2D^2 r^2 K^2 \gamma \mu - D^3 \nu^2 K^2 r - D^3 \nu K^3 \mu^2 + Dr^2 \gamma^2 K \mu - Dr^3 \gamma^2 + \\
 &\quad 3D^2 r \lambda K^2 \mu^2 + D^2 \nu K^2 \gamma \mu r, \\
 b_7 &= -2D \nu K^2 \lambda r \gamma \mu + 2D^2 r^2 \gamma K \mu - D^3 \nu^3 K^3 + \gamma^3 r^3 K - 4D^2 \nu^2 K^2 \gamma r - \\
 &\quad 2D^2 K^3 \mu \gamma \nu r - 3D \nu K \gamma^2 r^2 + 2D \gamma^2 \nu K^2 \mu r + D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu - D^3 \nu^2 K^2 r + 4 \\
 &\quad Dr^2 \lambda K^2 \gamma \mu - 3D \lambda^2 r K^2 \mu^2 + \gamma^2 r^3 \lambda - 2D^2 \nu K r^2 \gamma - D^3 r K^3 \mu^2 + 3D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 + \\
 &\quad 3D^2 \lambda r \nu^2 K^2 + D \nu K^2 \gamma^2 r^2 - \gamma^2 \lambda r^2 K \mu + 4D \lambda r^2 \nu K \gamma - Dr^3 \gamma^2 K^2 - 3D^3 r K^2 \mu^2 - \\
 &\quad Dr^3 \gamma^2. \\
 b_6 &= 4D \lambda r^2 \nu K \gamma - 2DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu - \gamma^2 \lambda r^2 \nu K^2 - 2\gamma^2 \lambda r \nu K^2 \mu + 3\gamma^2 \lambda r^2 \nu K + \\
 &\quad 7D^2 \nu K^2 \gamma \mu r + 2\gamma^3 r^2 \nu K^2 - 3D^3 \nu^2 K^2 r - D^3 \nu^2 K^3 r + \lambda^3 r K^2 \mu^2 + 2D^2 r K^3 \lambda \mu^2 - \\
 &\quad D^3 r K^2 \mu^2 - 4D^2 r^2 \nu K^2 \gamma - 2Dr^2 \lambda \gamma K \mu - 2D^2 \nu^3 K^3 \gamma - Dr^3 \gamma^2 K + D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 + \\
 &\quad \gamma^2 r^3 K^2 \lambda - 3D^3 \nu K^3 \mu^2 + D^2 K^3 \mu \gamma \nu r - D^2 \gamma \nu K^3 \mu^2 + 8D \nu^2 K^2 \lambda \gamma r + 3D^2 \nu^3 K^3 \lambda + \\
 &\quad 2Dr^2 \gamma^2 K \mu - 4D^2 \nu K r^2 \gamma - 4D \nu K \gamma^2 r^2 + 2D^2 r^2 \gamma K \mu - 4D^2 r^2 K^2 \gamma \mu + \gamma^2 r^3 \lambda - \\
 &\quad 2\gamma r^2 K^2 \lambda^2 \mu + D \gamma^2 \nu K^2 \mu r - D^3 \nu^3 K^3 + 6D^2 r \lambda K^2 \mu^2 - 5D^2 \nu^2 K^2 \gamma r + 4D \nu K^3 \lambda r \gamma \mu - \\
 &\quad 3D \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu 2D^2 r^2 K^3 \gamma \mu - 3D \nu^2 K^2 \gamma^2 r - D \nu K^3 \gamma^2 r^2 + D \nu^2 K^3 \gamma^2 r + D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu - \\
 &\quad 3\lambda^2 r D \nu^2 K^2 - Dr^3 \gamma^2 + 3D^2 \lambda r \nu^2 K^2 + \lambda^2 r \nu K^2 \gamma \mu - 2\lambda^2 r^2 \nu K \gamma, \\
 b_5 &= 4D \lambda r^2 \nu K \gamma - DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu + 4\lambda D \nu^3 K^3 \gamma + \gamma \lambda^2 K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda r \nu K^2 \mu + \\
 &\quad 4\gamma^2 \lambda r^2 \nu K + 5D^2 \nu K^2 \gamma \mu r + \gamma^3 r^2 \nu K^2 - 4D^3 \nu^2 K^2 r - D^3 \nu^2 K^3 r + \gamma^3 r^3 K^2 - \\
 &\quad 4D^3 r K^2 \mu^2 - 4D^2 r^2 \nu K^2 \gamma + 4Dr^2 \lambda K^2 \gamma \mu + 3\gamma^2 \lambda r \nu^2 K^2 - 2Dr^2 \lambda \gamma K \mu - 3D^2 \nu^3 K^3 \gamma - \\
 &\quad \gamma^2 D \nu^3 K^3 + \gamma^3 r K^3 \nu^2 + \gamma^3 r^3 K - Dr^3 \gamma^2 K + 6D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 - Dr^3 \gamma^2 K^2 + 2D \lambda r^2 K^3 \gamma \mu + \\
 &\quad D^2 K^3 \mu^3 \lambda - 2D^3 r K^3 \mu^2 - D^3 \nu K^3 \mu^2 - D^2 K^3 \mu^2 \gamma r + \gamma^2 \lambda r^2 K^3 \nu - D \lambda^2 r K^3 \mu^2 - \\
 &\quad 4D^2 K^3 \mu \gamma \nu r + 11D \nu^2 K^2 \lambda \gamma r + 4D^2 \nu^3 K^3 \lambda - 3\lambda^2 D \nu^3 K^3 - Dr^3 K^3 \gamma^2 + \lambda^3 K^3 \mu^2 \nu + \\
 &\quad \lambda^3 r \nu^2 K^2 - 3D \lambda^2 r K^2 \mu^2 + \lambda^2 r K^2 \mu^2 \gamma - \gamma^2 \lambda r^2 K \mu - 2\gamma^2 \lambda r^2 K^2 \mu - \\
 &\quad 4\gamma \lambda^2 r \nu^2 K^2 + 4D \lambda r^2 K^2 \nu \gamma - 4D^2 \nu K r^2 \gamma - 4D \nu K \gamma^2 r^2 + 2D^2 r^2 \gamma K \mu + 2D^2 r^2 K^2 \gamma \mu + \\
 &\quad 4D \gamma^2 \nu K^2 \mu r - 3D^3 \nu^3 K^3 + D^2 r \lambda K^2 \mu^2 - 8D \nu K^2 \lambda r \gamma \mu - 4D^2 \nu^2 K^3 \gamma r + 5D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu - \\
 &\quad 9D^2 \nu^2 K^2 \gamma r + D \nu K^3 \lambda r \gamma \mu - 2D \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu - 2\lambda^2 r K^3 \nu \gamma \mu - 5D \nu^2 K^2 \gamma^2 r + D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu + \\
 &\quad 2D^2 \lambda r K^3 \nu^2 - 3\lambda^2 r D \nu^2 K^2 - Dr^3 \gamma^2 + 6D^2 \lambda r \nu^2 K^2 - 2\lambda^2 r^2 \nu K \gamma,
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 b_4 = & -\gamma^2 \lambda r K^3 \nu^2 + 4D \lambda r^2 \nu K \gamma - 6DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu - Dr^2 K^3 \gamma^2 \mu + 7\lambda D \nu^3 K^3 \gamma + \gamma \lambda^2 K^3 \mu \nu^2 - \\
 & \gamma^2 \lambda K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda r^2 \nu K^2 - 2\gamma^2 \lambda r \nu K^2 \mu + \gamma^2 \lambda r^2 \nu K - D \lambda^2 K^3 \mu^3 - 2\gamma^2 \lambda r K^3 \nu \mu + \\
 & 8D^2 \nu K^2 \gamma \mu r + \gamma^2 \nu^3 K^3 \lambda + 2\gamma^3 r^2 \nu K^2 - 5D^3 \nu^2 K^2 r - 2D^3 \nu^2 K^3 r + 2Dr K^3 \lambda \mu^2 \gamma + \\
 & 2D^2 r K^3 \lambda \mu^2 - D^3 r K^2 \mu^2 - 4D^2 r^2 \nu K^2 \gamma + 5\gamma^2 \lambda r \nu^2 K^2 - 5D^2 \nu^3 K^3 \gamma - 2\gamma^2 D \nu^3 K^3 + \\
 & \gamma^3 r K^3 \nu^2 - 2D^2 \nu K^3 r^2 \gamma - D \nu K^3 \lambda \mu^2 \gamma + 3D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 - D \nu^2 K^3 \lambda^2 r - D^3 r K^3 \mu^2 - \\
 & 4D^3 \nu K^3 \mu^2 + \lambda^3 \nu^3 K^3 + \gamma^2 \lambda r^2 K^3 \nu + 4D^2 K^3 \mu \gamma \nu r - 2D^2 \gamma \nu K^3 \mu^2 + D \gamma^2 \nu K^3 \mu r + \\
 & 4D \nu^2 K^3 \lambda \gamma r + D^2 \nu^2 K^3 \lambda \mu + 11D \nu^2 K^2 \lambda \gamma r + 7D^2 \nu^3 K^3 \lambda - 5\lambda^2 D \nu^3 K^3 + \lambda^3 K^3 \mu^2 \nu + \\
 & \lambda^3 r \nu^2 K^2 + Dr^2 \gamma^2 K \mu - 6\gamma \lambda^2 r \nu^2 K^2 + 4D \lambda r^2 K^2 \nu \gamma - 2D^2 \nu K r^2 \gamma - 4D \nu K \gamma^2 r^2 + \\
 & 2D^2 r^2 \gamma K \mu - 3D \nu K^2 \gamma^2 r^2 + 2D \gamma^2 \nu K^2 \mu r - 4D^3 \nu^3 K^3 + 4D^2 r \lambda K^2 \mu^2 - \\
 & 5D \nu K^2 \lambda r \gamma \mu - 5D^2 \nu^2 K^3 \gamma r + 3D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu - 10D^2 \nu^2 K^2 \gamma r + 4D \nu K^3 \lambda r \gamma \mu + \\
 & \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu \gamma - 3D \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu - 2D^2 r^2 K^3 \gamma \mu - 2\lambda^2 r K^3 \nu \gamma \mu - 5D \nu^2 K^2 \gamma^2 r - D \nu K^3 \gamma^2 r^2 + \\
 & D \nu^2 K^3 \gamma^2 r + 2D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu + 2D^2 \lambda r K^3 \nu^2 - 3\lambda^2 r D \nu^2 K^2 + 7D^2 \lambda r \nu^2 K^2 + \\
 & \lambda^2 r \nu K^2 \gamma \mu - 2\gamma \nu^3 K^3 \lambda^2, \\
 b_3 = & -\gamma^2 \lambda r K^3 \nu^2 - 5DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu + 7\lambda D \nu^3 K^3 \gamma + \gamma \lambda^2 K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda r \nu K^2 \mu - \\
 & 2\gamma^2 \lambda r K^3 \nu \mu + 5D^2 \nu K^2 \gamma \mu r + 2\gamma^2 \nu^3 K^3 \lambda + \gamma^3 \nu K^3 r^2 + \gamma^3 r^2 \nu K^2 - 5D^3 \nu^2 K^2 r - \\
 & 3D^3 \nu^2 K^3 r - 2D^3 r K^2 \mu^2 - 4D^2 r^2 \nu K^2 \gamma + 2\gamma^2 \lambda r \nu^2 K^2 - 6D^2 \nu^3 K^3 \gamma - 2\gamma^2 D \nu^3 K^3 + \\
 & \gamma^3 r K^3 \nu^2 - 2D^2 \nu K^3 r^2 \gamma + 4D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 - D \nu^2 K^3 \lambda^2 r + D^2 K^3 \mu^3 \lambda - 2D^3 r K^3 \mu^2 - \\
 & D^3 \nu K^3 \mu^2 + 2\lambda^3 \nu^3 K^3 - D^2 \gamma r K^2 \mu^2 - D^2 K^3 \mu^2 \gamma r + D^2 K^3 \mu \gamma \nu r + 7D \nu^2 K^3 \lambda \gamma r + \\
 & D^2 \nu^2 K^3 \lambda \mu + 11D \nu^2 K^2 \lambda \gamma r + 9D^2 \nu^3 K^3 \lambda - 5\lambda^2 D \nu^3 K^3 - D \nu^2 K^3 \lambda^2 \mu - \\
 & 2\gamma \lambda^2 r \nu^2 K^2 + 2D^2 \nu K r^2 \gamma - D \nu K \gamma^2 r^2 + 2D \gamma^2 \nu K^2 \mu r - 5D^3 \nu^3 K^3 - 3D \nu K^2 \lambda r \gamma \mu - \\
 & 5D^2 \nu^2 K^3 \gamma r + 6D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu - 6D^2 \nu^2 K^2 \gamma r + D \nu K^3 \lambda r \gamma \mu + \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu \gamma - \\
 & 2D \lambda^2 K^3 \mu^2 \nu + D \nu K^3 \gamma^2 r^2 - 2D \nu^2 K^3 \gamma^2 r + 2D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu + 2D^2 \lambda r K^3 \nu^2 - \\
 & 3\lambda^2 r D \nu^2 K^2 + 5D^2 \lambda r \nu^2 K^2 - 4\gamma \nu^3 K^3 \lambda^2, \\
 b_2 = & -\gamma^2 \lambda r K^3 \nu^2 - 3DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu + 7\lambda D \nu^3 K^3 \gamma + \gamma \lambda^2 K^3 \mu \nu^2 - \gamma^2 \lambda K^3 \mu \nu^2 + \\
 & 2D^2 \nu K^2 \gamma \mu r + \gamma^2 \nu^3 K^3 \lambda - 3D^3 \nu^2 K^2 r - 3D^3 \nu^2 K^3 r - 4D^2 \nu^3 K^3 \gamma - 2\gamma^2 D \nu^3 K^3 + \\
 & \gamma^3 r K^3 \nu^2 - D \nu K^3 \lambda \mu^2 \gamma + D^2 \nu K^3 \lambda \mu^2 - 2D^3 \nu K^3 \mu^2 + \lambda^3 \nu^3 K^3 + 2D^2 K^3 \mu \gamma \nu r - \\
 & D^2 \gamma \nu K^3 \mu^2 + D \gamma^2 \nu K^3 \mu r + 3D \nu^2 K^3 \lambda \gamma r + D^2 \nu^2 K^3 \lambda \mu + 3D \nu^2 K^2 \lambda \gamma r + 7D^2 \nu^3 K^3 \lambda - \\
 & 5\lambda^2 D \nu^3 K^3 - D \nu^2 K^3 \lambda^2 \mu + D \gamma^2 \nu K^2 \mu r - 5D^3 \nu^3 K^3 - 5D^2 \nu^2 K^3 \gamma r + 3D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu - \\
 & 5D^2 \nu^2 K^2 \gamma r - 2D \nu^2 K^2 \gamma^2 r + D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu + 2D^2 \lambda r K^3 \nu^2 + 4D^2 \lambda r \nu^2 K^2 - \\
 & 2\gamma \nu^3 K^3 \lambda^2, \\
 b_1 = & -DK^3 \nu^2 \lambda \gamma \mu + 2D^2 \nu^2 K^3 \gamma \mu + 3\lambda D \nu^3 K^3 \gamma + D^2 \nu^2 K^3 \lambda \mu - 2\lambda^2 D \nu^3 K^3 - \\
 & D^2 \nu^2 K^2 \gamma r - \gamma^2 D \nu^3 K^3 - 2D^3 \nu^2 K^2 r - 2D^3 \nu^2 K^3 r + 5D^2 \nu^3 K^3 \lambda + D \nu^2 K^3 \gamma^2 \mu - \\
 & D^2 \nu^2 K^3 \gamma r - 3D^2 \nu^3 K^3 \gamma - 3D^3 \nu^3 K^3, \\
 b_0 = & D^2 \nu^3 K^3 [\lambda - \gamma - 2D].
 \end{aligned}$$

Sea (x_0, y_0, z_0) un equilibrio de co-existencia y del hecho que de los factores del polinomio $q(y)$, $y, y + 1, y^2 - y + 2, y^2 + y + 1$ no se obtienen soluciones físicas posibles, por lo tanto, del polinomio $\tilde{q}(y)$, existen a lo más 9 soluciones para y_0 . Por otro lado, del sistema (4.1), obtenemos que

$$x_0 = \frac{-[D\nu y_0^2 + \frac{r\gamma}{K}y_0^2 + \nu\gamma y_0 - (D\mu + \nu\lambda)y_0 + D\nu] \pm \sqrt{\Delta}}{2D\nu}$$

donde $\Delta = [D\nu y_0^2 + \frac{r\gamma}{K}y_0^2 + \nu\gamma y_0 - (D\mu + \nu\lambda)y_0 + D\nu]^2 + 4D\nu y_0(D\mu + D\mu y_0^2 + (r\gamma - \mu\lambda)y_0)$. Así para cada valor de y_0 existe a lo más un único valor de x_0 . Del sistema (4.1) encontramos que

$$z_0 = \frac{1}{D} \left[r\gamma \left(1 - \frac{x_0}{K} \right) y - \mu\lambda y_0 + (\lambda - \gamma)\nu x_0 \right],$$

luego, para cada x_0 e y_0 existe a lo más una única solución para z_0 . De esta forma, se tiene el teorema. \blacksquare

De los argumentos usados en la proposición anterior, se observa que para $\lambda = \gamma$ el coeficiente $a_0 = 0$, así el polinomio $\tilde{q}(y)$ asume la forma

$$\tilde{q}(y) = y(a_9y^8 + a_8y^7 + a_6y^5 + a_5y^4 + a_4y^3 + a_3y^2 + a_2y + a_1).$$

De donde $y = 0$ es una solución, y luego la componente en x será

$$x = \frac{-D\nu \pm D\nu}{2D\nu}.$$

Luego no existe solución real no nula para x en esta situación. De esta forma deben existir a lo más 8 soluciones reales para el polinomio $\tilde{q}(y)$.

4.3.2. Equilibrios espaciales, casos particulares

Proposición 13 *Asumamos que tenemos una solución de equilibrio de co-existencia de (4.1), para $f(x, y) = \frac{1}{1+x^2+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, con $x = 1$, entonces el sistema tiene los siguientes equilibrio de co-existencia,*

1. $P_1 = (1, y_1, z_1)$ donde, $y_1 = \frac{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}}{2\frac{r}{K}(K-1)}$,
 $z_1 = \frac{4r}{K} \left[\frac{K-1}{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}} \right] \left[\nu - \mu K \frac{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}}{2r(K-1)} \right]$, siempre que $\lambda = D, \gamma = 2D, K > 1$, y $\nu r < (r - \mu)\nu K, r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrio de co-existencia.
2. $P_2 = (1, y_2, z_2)$ donde $y_2 = \frac{2D - \gamma}{\lambda - D}$, $z_2 = \left(\frac{2\lambda - \gamma}{D + \lambda - \gamma} \right) \left(\frac{2D - \gamma}{\lambda - D} \right) \left(r - \mu - \frac{r}{K} \right)$, en el caso que $D < \lambda, \gamma < 2D$, siempre y cuando $r - \mu > \frac{r}{K}$ y $r > \mu$.
3. $P_3 = (1, y_3, z_3)$ donde $y_2 = \frac{\gamma - 2D}{D - \lambda}$, $z = \left[\frac{\gamma - 2\lambda}{\gamma - 2D} \right] \left[\frac{(\nu + 2\mu)D - (\lambda\nu + \gamma\mu)}{D - \lambda} \right]$, en el caso que $D - \lambda > 0, \gamma - 2D > 0$, siempre y cuando $D > \frac{\nu\lambda + \mu\gamma}{\nu + 2\mu}$ y

$$\frac{r}{K}(K-1)(\gamma - 2D)^2 = \nu(\lambda - D)^2 + (D - \lambda)(\gamma - 2D)(\nu - \mu).$$

Demostración. Reemplazando $x = 1$ en (4.1), con $z > 0$, se obtiene el sistema

$$\begin{aligned} r \left(1 - \frac{1}{K}\right) y - \nu - \frac{z}{2+y} &= 0 \\ \nu - \mu y - \frac{yz}{2+y} &= 0 \\ \frac{\gamma}{2+y} + \frac{\lambda y}{2+y} - D &= 0 \end{aligned} \quad (4.13)$$

De la tercera ecuación de (4.13) se tiene

$$(\lambda - D)y = 2D - \gamma, \quad (4.14)$$

1. En (4.14), si $\lambda = D$, entonces $\gamma = 2D$ y de la diferencia de la primera ecuación y la segunda multiplicada por y en 4.13 se obtiene la ecuación de segundo grado para y , dada por

$$\frac{r}{K}(K-1)y^2 - (\nu - \mu)y - \nu = 0 \quad (4.15)$$

- a) Si $K = 1$, entonces $y = \frac{\nu}{\mu - \nu}$, $\mu > \nu$, y sustituyendo en la ecuación (4.13) se obtiene $z = \frac{2\mu - \nu}{\nu} (-\nu^2) < 0$ lo cual es un absurdo.
- b) Si $K > 1$, entonces de (4.15) se obtiene $y_1 = \frac{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}}{2\frac{r}{K}(K-1)}$. Despejando z de la segunda ecuación de (4.13), se tiene $z = \left(\frac{y+2}{y}\right)(\nu - \mu y)$, reemplazando el valor de y_1 , se obtiene

$$z_1 = \frac{4r}{K} \left[\frac{K-1}{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}} \right] \left[\nu - \mu K \frac{\nu - \mu + \sqrt{(\nu - \mu)^2 + 4\frac{\nu r}{K}(K-1)}}{2r(K-1)} \right],$$

siempre que $\lambda = D, \gamma = 2D, K > 1$, y $\nu r < (r - \mu)\nu K, r > \mu$.

2. Para el caso que $\lambda > D$, se tiene de (4.14) que $y_2 = \frac{2D - \gamma}{\lambda - D}$, con $\gamma < 2D$. Sumando la primera y la segunda ecuación en (4.13) y despejando z , se obtiene

$$z_2 = \frac{y_2 + 2}{y_2 + 1} \left(r - \mu - \frac{r}{K} \right) y_2,$$

sustituyendo el valor de y_2 , se tiene $z_2 = \left(\frac{2\lambda - \gamma}{D + \lambda - \gamma} \right) \left(\frac{2D - \gamma}{\lambda - D} \right) \left(r - \mu - \frac{r}{K} \right)$, siempre y cuando $r - \mu > \frac{r}{K}$ y $r > \mu$.

■

Proposición 14 *Si asumimos que tenemos una solución de equilibrio de co-existencia de (4.1) para $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$, con $y = 1$, entonces el sistema tiene los siguientes equilibrios de co-existencia.*

$$1. P_1 = (x_1, 1, z_1) \text{ donde, } x_1 = \frac{-(\frac{r}{K} + \nu - \mu) + \sqrt{(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu}}{2\nu},$$

$$z_1 = \left(1 + \frac{2\nu}{\nu + \mu - \frac{r}{K} + \sqrt{\Delta}}\right) \left[r - \mu - \frac{r}{2\nu K} \left(\mu - \nu - \frac{r}{K} + \sqrt{\Delta}\right)\right],$$

en el caso que $\lambda = 2D, \gamma = D$, siempre y cuando $\frac{r}{K}x_1 < r - \mu$, con $r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrios de co-existencia.

$$2. P_2 = (x_2, 1, z_2) \text{ donde, } x_2 = \frac{2D - \lambda}{\gamma - D},$$

$$z_2 = \frac{2\gamma - \lambda}{\gamma + D - \lambda} \left(r - \mu - \frac{r(2D - \lambda)}{K(\gamma - D)}\right), \text{ en el caso que } \frac{\lambda}{2} < D < \gamma, \text{ siempre y cuando } K(\gamma - D)(r - \mu) > r(2D - \lambda) \text{ y } r > \mu.$$

$$3. P_3 = (x_3, 1, z_3) \text{ donde, } x_3 = \frac{\lambda - 2D}{D - \gamma} \quad z_3 = \frac{\lambda - 2\gamma}{\lambda - \gamma - D} \left(r - \mu - \frac{r(\lambda - 2D)}{K(D - \gamma)}\right), \text{ para el caso } \gamma < D < \frac{\lambda}{2}, \text{ siempre y cuando } K(D - \gamma)(r - \mu) > r(\lambda - 2D) \text{ y } r > \mu.$$

Demostración. Sustituyendo $y = 1$ en (4.1), con $z > 0$, se obtiene el sistema

$$\begin{aligned} r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \nu x - \frac{xz}{2+x} &= 0 \\ \nu x - \mu - \frac{z}{2+x} &= 0 \\ \frac{\gamma x}{2+x} + \frac{\lambda}{2+x} - D &= 0 \end{aligned} \quad (4.16)$$

De la tercera ecuación de (4.16) se tiene

$$(\gamma - D)x = 2D - \lambda, \quad (4.17)$$

1. Si $\gamma = D$, entonces $\lambda = 2D$ y eliminando z en las dos primeras ecuaciones de (4.16) se tiene la ecuación de segundo grado para x

$$\nu x^2 + \left(\nu - \mu + \frac{r}{K}\right)x - r = 0,$$

de donde $x_1 = \frac{-(\frac{r}{K} + \nu - \mu) \pm \sqrt{(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu}}{2\nu}$, de las cuales, la única solución de equilibrio de co-existencia es $x_1 = \frac{-(\frac{r}{K} + \nu - \mu) + \sqrt{(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu}}{2\nu}$.

En efecto, $(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 < (\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu$, extrayendo raíz cuadrada, se tiene $|\frac{r}{K} + \nu - \mu| < \sqrt{(\frac{r}{K} + \nu - \mu)^2 + 4r\nu}$, así la raíz cuadrada con signo negativo no es solución.

De la suma de la primera y segunda ecuación de (4.16), se obtiene

$$\begin{aligned} z_1 &= \frac{2 + x_1}{1 + x_1} \left(r - \mu - \frac{r}{K}x_1\right) \\ z_1 &= \left(1 + \frac{2\nu}{\nu + \mu - \frac{r}{K} + \sqrt{\Delta}}\right) \left[r - \mu - \frac{r}{2\nu K} \left(\mu - \nu - \frac{r}{K} + \sqrt{\Delta}\right)\right], \end{aligned}$$

siempre y cuando $\frac{r}{K}x_1 < r - \mu$, con $r > \mu$

2. En el caso que $\gamma > D$ y $2D > \lambda$, es decir, $\frac{\lambda}{2} < D < \gamma$, se obtiene $x_2 = \frac{2D-\lambda}{\gamma-D}$. De la suma de primera y segunda ecuación en (4.16), se obtiene $z_2 = \frac{2+x_2}{1+x_2} \left(r - \mu - \frac{r}{K} x_2 \right)$. Sustituyendo el valor de x_2 obtenemos,

$$z_2 = \frac{2\gamma - \lambda}{\gamma + D - \lambda} \left(r - \mu - \frac{r(2D - \lambda)}{K(\gamma - D)} \right),$$

siempre y cuando $K(\gamma - D)(r - \mu) > r(2D - \lambda)$ y $r > \mu$.

3. Para el caso $D > \gamma$ y $\lambda > 2D$, es decir, $\gamma < D < \frac{\lambda}{2}$, se tiene $x_3 = \frac{\lambda-2D}{D-\gamma}$ y reemplazando en $z_3 = \frac{2+x_3}{1+x_3} \left(r - \mu - \frac{r}{K} x_3 \right)$, se obtiene

$$z_3 = \frac{\lambda - 2\gamma}{\lambda - \gamma - D} \left(r - \mu - \frac{r(\lambda - 2D)}{K(D - \gamma)} \right),$$

siempre y cuando $K(D - \gamma)(r - \mu) > r(\lambda - 2D)$ y $r > \mu$.

■

Proposición 15 *En el modelo (4.1) cuando equilibrios espaciales por ambas clases de presas, y ellas no presentan defensa, es decir, $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ y $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, dependiendo de las restricciones sobre los parámetros, se tienen los siguientes equilibrio de co-existencia:*

1. Para los casos $\gamma = \lambda = D$ o $\gamma = D \wedge \lambda < D$, o $\lambda = D \wedge \gamma < D$ o $\gamma < D \wedge \lambda < D$, el sistema no presenta soluciones de equilibrio de co-existencia.
2. Para $\lambda > D$ y $D = \gamma$, existe exactamente un equilibrio de co-existencia dado por $P_0 = (x_0, y_0, z_0)$, donde:

$$\begin{aligned} x_0 &= \frac{D}{2\nu(\lambda-D)} \left[\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda-D)} + \sqrt{\Delta_1} \right] \\ y_0 &= \frac{D}{\lambda-D} \\ z_0 &= \frac{1}{4\nu(\lambda-D)} \left[2\nu\lambda + (\mu - \nu)D - \frac{rD}{K(\lambda-D)} + \sqrt{\Delta_1} \right] \left[-\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda-D)} + \sqrt{\Delta_1} \right]. \end{aligned}$$

siempre que, $\frac{rD\mu}{K(\lambda-D)} < \nu(r - \mu)$, con $r > \mu$. En particular, si $r \leq \mu$, no existen equilibrio de co-existencia.

3. Si $D = \lambda$ y $\gamma > D$

a) Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} = 1$, entonces no existen equilibrios.

b) Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} < 1$, existe un solo equilibrio de co-existencia, dado por: (x_1, y_1, z_1) , con

$$\begin{aligned} x_1 &= \frac{D}{\gamma-D} \\ y_1 &= \frac{K}{2r(K(\gamma-D)-D)} [D(\nu - \mu) + \sqrt{\Delta_2}] \\ z_1 &= \left[\frac{2Dr\nu(K((\gamma-D)-D)}{K(\gamma-D)(D(\nu-\mu)+\sqrt{\Delta_2})} - \mu \right] \left[1 + \frac{D}{\gamma-D} + \frac{k}{2r} \left(\frac{D(\nu-\mu)+\sqrt{\Delta_2}}{K(\gamma-D)-D} \right) \right]. \end{aligned}$$

Donde $\Delta_2 = D^2(\nu - \mu)^2 + \frac{4Dr\mu}{K}(K(\gamma - D) - D)$ y siempre que $\frac{D(\nu-\mu)+\sqrt{\Delta_2}}{K(\gamma-D)-D} < \frac{2Dr\nu}{K\nu(\gamma-D)}$

c) Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} > 1$ y $\nu \geq \mu$, entonces no existen equilibrios.

d) Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} > 1$ y $\nu < \mu$, entonces existen dos puntos de equilibrio de co-existencia dados por (x_2, y_2, z_2) y (x_3, y_3, z_3) , con

$$\begin{aligned} x_2 &= x_3 = \frac{D}{\gamma-D} \\ y_2 &= \frac{DK}{2r(D-K(\gamma-D))} [\mu - \nu + \sqrt{\Delta_3}] \\ y_3 &= \frac{DK}{2r(D-K(\gamma-D))} [\mu - \nu - \sqrt{\Delta_3}] \\ z_2 &= \left[\frac{2r\nu(D+KD-K\gamma)}{K(\gamma-D)(\mu-\nu+\sqrt{\Delta_3})} - \mu \right] \left[\frac{\gamma}{\gamma-D} + \frac{DK}{2r(D+KD-K\gamma)} (\mu - \nu + \sqrt{\Delta_3}) \right] \\ z_3 &= \left[\frac{2r\nu(D+KD-K\gamma)}{K(\gamma-D)(\mu-\nu-\sqrt{\Delta_3})} - \mu \right] \left[\frac{\gamma}{\gamma-D} + \frac{DK}{2r(D+KD-K\gamma)} (\mu - \nu - \sqrt{\Delta_3}) \right] \end{aligned}$$

donde $\Delta_3 = (\nu - \mu)^2 - 4r\nu\left(\frac{D}{K(\gamma-D)} - 1\right)$ y siempre que $(\nu - \mu)^2 \geq 4r\nu\left(\frac{D}{K(\gamma-D)} - 1\right)$

y $\frac{2r\nu(D+KD-K\gamma)}{K(\gamma-D)(\mu-\nu\pm\sqrt{\Delta_3})} > \mu$

4. Para $\lambda > D$, $D > \gamma$ y $\nu \geq \mu$, existe exactamente un equilibrio dado por $P_5 = (x_5, y_5, z_5)$, donde:

$$x_5 = \frac{rB - ACD - ED + \sqrt{(\Delta_2)}}{2(ABC + BE + A^2\nu)}$$

$$y_5 = \frac{D}{A} + \frac{B}{2A} \left[\frac{Br - ACD - DE + \sqrt{\Delta_2}}{ABC + BE + A^2\nu} \right]$$

$$z_5 = \frac{(Br+\sqrt{\Delta_2})(A\nu-B\mu)-AD\nu(AC+E-2A)-BD\mu(AC+E)}{((A+B)(Br+\sqrt{\Delta_2})+(B-A)(AC+E)D+2AB(A+E)+2(A+D)A^2\nu^2)2A(ABC+BE+A^2\nu)}$$

donde $A = \lambda - D$, $B = D - \gamma$, $C = \nu - \mu$, $E = \frac{r}{K}$, $\Delta_2 = (Br - ACD - DE)^2 + 4Dr(ABC + EB + A^2\nu)$ y siempre que $\gamma\mu + \nu\lambda > (\mu + \nu)D$

5. Para $\lambda > D$, $D > \gamma$ y $\nu < \mu$, se tiene:

- si $\mu - \nu > \frac{r}{K(\lambda-D)} + \nu\frac{\lambda-D}{D-\gamma}$, entonces no hay puntos de equilibrios
- Para $\mu - \nu < \frac{r}{K(\lambda-D)} + \nu\frac{\lambda-D}{D-\gamma}$ existe exactamente un equilibrio de co-existencia dado por $P_5 = (x_5, y_5, z_5)$, con

$$\begin{aligned}
 x_5 &= \frac{rB+ACD-ED+\sqrt{(\Delta_2)}}{2(BE+A^2\nu-ABC)} \\
 y_5 &= \frac{1}{2A} \left[\frac{2A^2D\nu+2BCD+rB^2-ABCD-BDE+B\sqrt{\Delta_2}}{BC+A^2\nu-ABC} \right] \\
 z_5 &= \frac{(B^2r+2A^2D\nu+2BCD-ABCD-BDE+B\sqrt{\Delta_2})}{(A+B)(Br+ACD-DE+\sqrt{\Delta_2})+2(A+D)(BC+A^2\nu-ABC)} \\
 &\quad \frac{(A\nu-B\mu)(Br+ACD-DE+\sqrt{\Delta_2})-2D\mu(BC+A^2\nu-ABC)}{2A(BC+A^2\nu-ABC)}
 \end{aligned}$$

donde $A = \lambda - D$, $B = D - \gamma$, $C = \mu - \nu$, $E = \frac{r}{K}$, $\Delta = (Br + ACD - DE)^2 + 4Dr(BE + A^2\nu - ABC)$ y siempre que $ABC < EB + A^2\nu$, $A\nu > B\mu$ y $x_5 > \frac{D\mu}{A\nu - B\mu}$

- Para $\mu - \nu = \frac{r}{K(\lambda - D)} + \nu \frac{\lambda - D}{D - \gamma}$ existe exactamente un equilibrio dado por $P_5 = (x_5, y_5, z_5)$, con

$$\begin{aligned}
 x_5 &= \frac{rD}{DE - Br - ACD} \\
 y_5 &= \frac{D^2(E - AC)}{A(DE - Br - ACD)} \\
 z_5 &= \frac{D^2(E - AC)[Br(A\nu - B\mu) - D\nu(DE - Br - ACD)]}{A[(A + D)(DE + Br - ACD) + Br(A + B)][DE - Br - ACD]},
 \end{aligned}$$

siempre que $A\nu > B\mu$ y $x_5 > \frac{D\mu}{A\nu - B\mu}$.

Demostración. En el sistema (4.1), reemplazando $f(x, y) = \frac{1}{1+x+y} = g(x, y)$, se tiene el sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned}
 r\left(1 - \frac{x}{K}\right)y - \nu x - \frac{xz}{1+x+y} &= 0 \\
 \nu x - \mu y - \frac{yz}{1+x+y} &= 0 \\
 \gamma \frac{x}{1+x+y} + \lambda \frac{y}{1+x+y} y - D &= 0,
 \end{aligned} \tag{4.18}$$

De la tercera ecuación en (4.18), se tiene que:

$$(\gamma - D)x + (\lambda - D)y = D. \tag{4.19}$$

De la diferencia de la primera ecuación multiplicada por y y segunda ecuación multiplicada por x se tiene

$$ry^2 - \frac{r}{K}xy^2 - \nu x^2 + (\mu - \nu)xy = 0. \tag{4.20}$$

y de la segunda ecuación en (4.19) se obtiene

$$z = \frac{1}{y}(1 + x + y)(\nu x - \mu y). \tag{4.21}$$

1. Para los casos donde no existen soluciones de equilibrio espaciales, se tiene

a) Si $\gamma = \lambda = D$, entonces de la ecuación 4.19 se obtiene $D = 0$ lo cual no puede suceder.

b) Si $\gamma = D$ y $\lambda < D$, entonces de la ecuación 4.19, $y = \frac{D}{\lambda - D} < 0$, lo cual es imposible.

- c) Si $\lambda = D$ y $\gamma < D$, entonces reemplazando en 4.19 se tiene $x = \frac{D}{\gamma-D} < 0$, lo cual es una contradicción.
- d) Si $\gamma < D$ y $\lambda < D$, entonces de 4.19, se tiene $(\gamma - D)x + (\lambda - D)y < 0$ lo cual no puede suceder.
2. Para $D = \gamma$ y $\lambda > D$, se tiene de (4.19) que $y_0 = \frac{D}{\lambda-D}$, reemplazando en (4.20) resulta

$$x_0 = \frac{D}{2\nu(\lambda - D)} \left[\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda - D)} \pm \sqrt{\Delta_1} \right],$$

donde $\Delta_1 = \left[\frac{rD}{K(\lambda-D)} - \mu + \nu \right]^2 + 4r\nu$, el cual es positivo. Por otro lado, como $\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda-D)} < \sqrt{\Delta_1}$, entonces existe sólo un valor para x_0 , este es

$$x_0 = \frac{D}{2\nu(\lambda - D)} \left[\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda - D)} + \sqrt{\Delta_1} \right].$$

Ahora sustituyendo los valores de x_0 e y_0 en la ecuación (4.21) se obtiene

$$z_0 = \frac{1}{4\nu(\lambda - D)} \left[2\nu\lambda + (\mu - \nu)D - \frac{rD}{K(\lambda - D)} + \sqrt{\Delta_1} \right] \left[-\mu - \nu - \frac{rD}{K(\lambda - D)} + \sqrt{\Delta_1} \right].$$

el cual es positivo siempre que, $\frac{rD\mu}{K(\lambda-D)} < \nu(r - \mu)$, con $r > \mu$.

3. En el caso de $\lambda = D$ y $\gamma > D$, reemplazando en (4.19) se tiene que $x = \frac{D}{\gamma-D}$, y sustituyendo en (4.20) obtenemos la ecuación de segundo grado:

$$r \left(1 - \frac{D}{K(\gamma - D)} \right) y^2 - \frac{D}{\gamma - D} (\nu - \mu)y - \frac{\nu D^2}{(\gamma - D)^2} = 0, \quad (4.22)$$

de la cual obtenemos los siguientes casos:

- Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} = 1$, se tiene que $y_0 = \frac{\nu D}{(\gamma-D)(\mu-\nu)}$, $\mu > \nu$, reemplazando en (4.21) se tiene $z_0 = -\nu \left[\frac{\gamma}{\gamma-D} + \frac{\nu D}{(\gamma-D)(\mu-\nu)} \right]$, lo cual es imposible.
- Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} < 1$, entonces en la ecuación (4.22) se tiene un solo valor para y , dado por

$$y_0 = \frac{K}{2r [K(\gamma - D) - D]} \left[D(\nu - \mu) + \sqrt{\Delta_2} \right]$$

, donde $\Delta_2 = D^2(\nu - \mu)^2 + \frac{4Dr\mu}{K}(K(\gamma - D) - D)$, puesto que $D(\nu - \mu) < \sqrt{\Delta_2}$, ahora reemplazando en (4.21) se tiene

$$z_0 = \left[\frac{2Dr\nu K((\gamma - D) - D)}{K(\gamma - D)(D(\nu - \mu) + \sqrt{\Delta_2})} - \mu \right] \left[1 + \frac{D}{\gamma - D} + \frac{k}{2r} \left(\frac{D(\nu - \mu) + \sqrt{\Delta_2}}{K(\gamma - D) - D} \right) \right]$$

siempre que $\frac{D(\nu-\mu)+\sqrt{\Delta_2}}{K(\gamma-D)-D} < \frac{2Dr\nu}{K\nu(\gamma-D)}$

- Si $\frac{D}{K(\gamma-D)} > 1$, entonces se tienen dos casos:
 - Si $\mu \leq \nu$, entonces $\Delta_2 < 0$, por tanto no existe solución para y .
 - Si $\mu > \nu$, entonces $\Delta_2 > 0$ y como $(\mu - \nu) > \sqrt{(\mu - \nu)^2 - 4r\nu \left[\frac{D}{K(\gamma-D)-1} \right]}$, entonces existen dos soluciones para y dadas por:

$$y_0 = \frac{DK}{2r [D - K(\gamma - D)]} \left[\mu - \nu \pm \sqrt{\Delta_2} \right].$$

Luego, reemplazando en la ecuación (4.21), se tienen dos soluciones para z , de esta forma se encuentran los dos puntos de equilibrios de co-existencia. ■

4.3.3. Soluciones periódicas

A continuación estudiaremos la existencia de soluciones periódicas del sistema (4.1). Para esto, consideraremos valores particulares para las constantes involucradas.

Considerando $r = 1,5 > \mu = 1, \nu = 0,4, \gamma = 1,5, \lambda = 1, D = 1$, y dejando K como variable. En este caso consideraremos, $f(x, y) = g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, el cual por la proposición 10 tiene a los más tres soluciones de equilibrio de co-existencia.

$$\begin{aligned} 1,5\left(1 - \frac{x}{K}\right)y - 0,4x - \frac{xz}{1+x+y} &= 0 \\ 0,4x - y - \frac{yz}{1+x+y} &= 0 \\ \left(\frac{1,5x}{1+x+y} + \frac{y}{1+x+y} - 1\right)z &= 0, \end{aligned} \tag{4.23}$$

Resolviendo el sistema, o en particular aplicando la Proposición 15-3b, obtenemos un equilibrio de co-existencia ($z > 0$) en función de K dado por

$$\begin{aligned} x_K &= 2 \\ y_K &= \frac{2}{15(K-2)} \left[-3K + \sqrt{69K^2 - 120K} \right] \\ z_K &= \frac{3+y_K}{5y_K} (4 - 5y_K). \end{aligned}$$

Para este equilibrio sustituyéndolo en la parte lineal del sistema dada en (4.5) obtenemos que el polinomio característico es dado por

$$p(t) = m(at^3 + bt^2 + ct + d) \tag{4.24}$$

donde

$$\begin{aligned}
 m &= \frac{18}{5(k(k-2)[39k-90+2\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)}]^3[3k-\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)}]^2[3k-\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)}]^2)} \\
 a &= -5400000K^2\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 53755K^6\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 3776100K^4\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} \\
 &\quad + 7547000K^3\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + 783810K^5\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} \\
 &\quad + 343742400K^5 - 770784000K^4 + 6975480K^7 - 77096160K^6 + 866160000K^3 - \\
 &\quad 388800000K^2 - 297000K\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 374700K^2\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + \\
 &\quad 21705K^4\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} - 156510K^3\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + \\
 &\quad 20K^2\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^5} - 40K\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^5} \\
 b &= -144720000K^2 - 30262K^3\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 94360K^2\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} - \\
 &\quad 96000K\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 545853K^6\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - \\
 &\quad 6480000K\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 5216412K^5\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 19092180K^4\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 32709600K^3\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 25200000K^2\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + 3145K^4\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} - \\
 &\quad 540\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^5} + 313248000K^3 + 134146800K^5 - 283394400K^4 + \\
 &\quad 3292356K^7 - 32879040K^6 + 222K\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^5} \\
 c &= -272160000K + 705744000K^2 - 9048K^3\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} - 112325328K^5 - \\
 &\quad 808584K^7 - 46080K\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 2727624K^4\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 1521K^4\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 14085K^6\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - \\
 &\quad 5184000K\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + 15715608K^6 - 8034240K^3\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 395523840K^4 - 739200000K^3 - 391752K^5\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 32400\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + 26664K^2\sqrt{3}\sqrt{[K(23K-40)]^3} + \\
 &\quad 10606800K^2\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} \\
 d &= 12960000K - 1216800K^4\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 2908350K^6 + 14522400K^5 - \\
 &\quad 37998000K^4 + 54986400K^3 - 41724000K^2 + 238050K^7 + 1116000K \\
 &\quad \sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + 2692800K^2\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + 2574000K^3\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} + \\
 &\quad 283950K^5\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)} - 26100K^6\sqrt{3}\sqrt{K(23K-40)}.
 \end{aligned}$$

En la Figura 4.3 mostramos el discriminante asociado al polinomio característico dado en (4.24). De la figura observamos que para los valores de $K \in [10, 20]$ el polinomio característico posee dos raíces complejas.

Resolviendo el sistema (4.23) para $K = 10$ (ver gráfica en 4.4), se tienen los puntos de equilibrios $(0, 0, 0)$, $(3.\bar{3}, 1.\bar{3}, 0)$, $(2, -1, 758305739, -1, 806644591)$, $(2, 0, 7583057392, 0, 2066445914)$, de los cuales el único punto de equilibrio sería $(2, 0, 7583057392, 0, 2066445914)$, ya que las componentes tienen que ser positivas. Linealizando el sistema (4.1), y calculando los valores propios de la matriz asociada para este equilibrio, se tienen a: $\delta_1 = -1,545743511$, $\delta_2 = -0,1880782081 + 0,1180572015i$, $\delta_3 = -0,1880782081 - 0,1180572015i$.

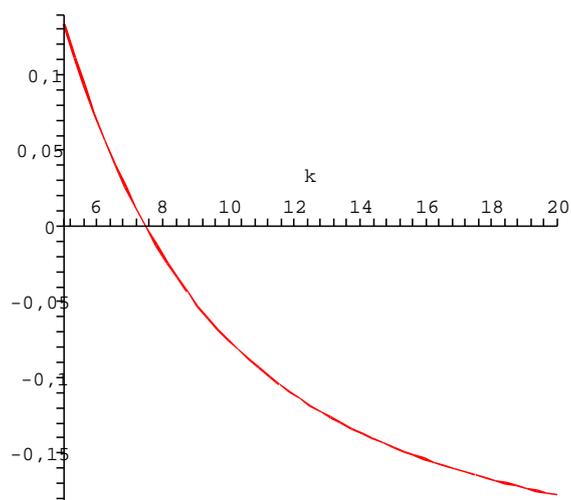


Figura 4.3: Bosquejo del polinomio característico para $K \in [5, 20]$.

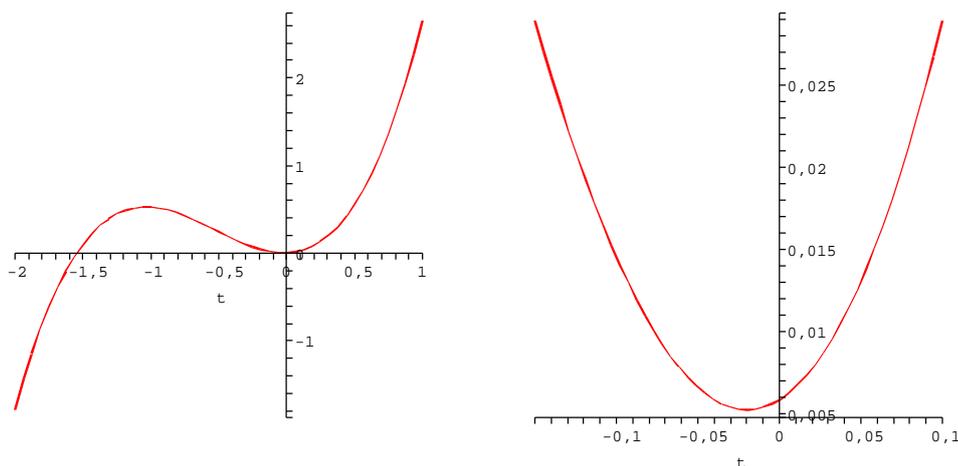


Figura 4.4: Bosquejo del polinomio característico para $K = 10$.

De forma similar, para $K = 20$ (ver gráfica en 4.5), se tienen los equilibrios: $(0, 0, 0)$, $(6.\bar{6}, 2.\bar{6}, 0)$, $(2, -1,620333916, -2,060842264)$, $(2, 0,7314450271, 0,3497311528)$, de los cuales el único equilibrio para el sistema es: $(2, 0,7314450271, 0,3497311528)$. Linealizando el sistema (4.1), y calculando los valores propios de la matriz asociada para este equilibrio, se tienen a: $\delta_1 = -1,604642992$, $\delta_2 = 0,1547075046 + 0,1568734018i$, $\delta_3 = 0,1547075046 - 0,1568734018i$.

Por la continuidad del sistema, existe un valor de K tal que, la matriz asociada a la

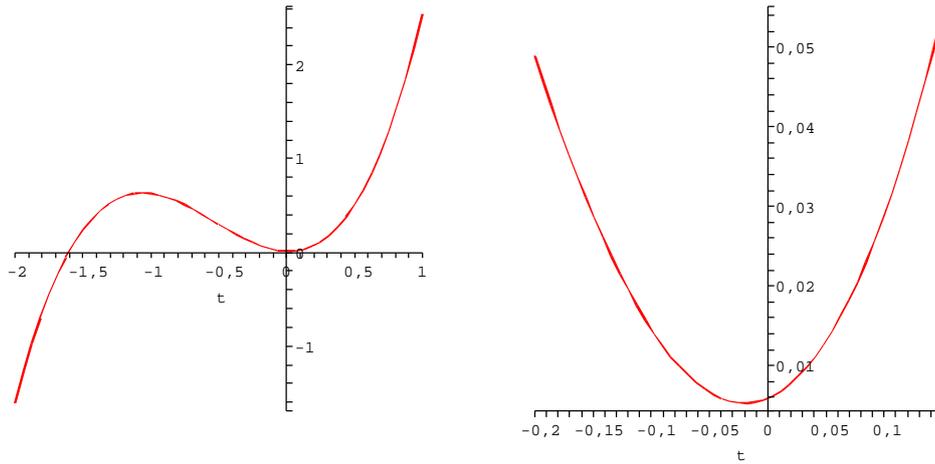


Figura 4.5: Bosquejo del polinomio característico para $K = 20$.

linealización del sistema tiene valores propios imaginarios puros, luego por el Teorema de Bifurcación de Hopf 6 (enunciado en el Apéndice), existe una solución periódica del sistema. De esta forma se tiene el siguiente teorema.

Teorema 1 *Para el sistema (4.1), si consideramos $r = 1,5$, $\mu = 1$, $\nu = 0,4$, $\gamma = 1,5$, $\lambda = 1$ y $f(x, y) = g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ con $K = 13,6842\dots$, entonces el sistema tiene una solución periódica.*

4.4. Dominio máximo de definición

Consideremos una solución $\varphi(t) = (x(t), y(t), z(t))$ del sistema (4.1) definida sobre su dominio maximal $(0, \omega_+)$.

Proposición 16 *Sea $\varphi_t(x_0, y_0, z_0) = (x(t), y(t), z(t))$ solución del sistema (4.1) que no es de equilibrio. Entonces $x(t)$ y $y(t)$ son acotadas (de hecho, cada una es acotada superiormente) sobre su dominio maximal.*

Demostración. Supongamos por absurdo que $x(t)$ no es acotada, i.e.,

$$\limsup_{t \rightarrow \omega_+} x(t) = +\infty.$$

El otro caso se estudia de la misma forma. Entonces tenemos dos opciones:

1º) $x(t) \rightarrow +\infty$ cuando $t \rightarrow \omega_+$. De donde a partir de un cierto de valor de t tendremos $1 - \frac{x}{K} < 0$. Así, de la primera ecuación del sistema (4.1) se tendrá que $\dot{x} < 0$, luego $x(t)$ es decreciente y por lo tanto debe existir el límite de $x(t)$ y este debe ser finito, lo cual es una contradicción.

2º) $x(t)$ no es acotada pero no tiende a infinito, es decir, no tiene límite. Por lo tanto, dado $K > 0$ existe intervalo $I = (t_1, \omega_+)$ tal que $x(t) > K$ para todo $t \in I$. Luego de la primera ecuación en (4.1) se tiene que

$$\dot{x}(t) < 0 \quad \forall t \in I.$$

Por otro lado, dada la diferenciabilidad de $x(t)$ y como $\limsup_{t \rightarrow \omega_+} x(t) = +\infty$ debe existir $t_* \in I$ tal que $\dot{x}(t_*) = 0$. Así llegamos a una contradicción.

Siendo $x(t)$ acotada (superiormente por $X = \lim_{t \rightarrow \omega_+} x(t)$) de la segunda ecuación en (4.1) se sigue que

$$\dot{y}(t) \leq \nu X - \mu y(t),$$

o equivalentemente

$$\dot{y}(t) + \mu y(t) \leq \nu X.$$

Multiplicando por $e^{\mu t}$ se obtiene

$$e^{\mu t} \dot{y}(t) + \mu e^{\mu t} y(t) \leq \nu X e^{\mu t},$$

es decir,

$$\frac{d}{dt} [e^{\mu t} y(t)] \leq \nu X e^{\mu t}.$$

Integrando con respecto a t en el intervalo $J = [t_0, t]$, resulta

$$y(t)e^{\mu t} - y(t_0)e^{\mu t_0} \leq \frac{\nu}{\mu} X (e^{\mu t} - e^{\mu t_0})$$

$$y(t) \leq \frac{\nu}{\mu} X + \left(y(t_0) - \frac{\nu}{\mu} X \right) e^{\mu(t_0-t)}.$$

Como $e^{\mu(t_0-t)} < 1$, entonces se tiene

$$y(t) \leq y_0.$$

Así $y(t)$ también es acotada. ■

Demostración. (demostración alternativa de la proposición anterior). Observemos que en el modelo se tiene:

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y) xz.$$

Por lo tanto, $x(t)$ tiene un crecimiento menor que el dado por la ecuación:

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y,$$

con y una función de t , positiva. Resolvemos el problema de valor inicial

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y, \quad x(0) = x_0$$

por separación de variables, para obtener

$$x(t) = K + (x_0 - K)e^{-\frac{r}{K} \int_0^t y(s) ds}.$$

Claramente, $x(t)$ permanece acotada en su dominio de definición. Una vez que $x(t)$ está acotada (supongamos por un valor \tilde{K}), es fácil demostrar que $y(t)$ está acotada. Para esto, tomemos la desigualdad

$$\dot{y} \leq \nu \tilde{K} - \mu y,$$

entonces

$$\dot{y} \leq \nu \tilde{K}.$$

Así, $(e^{\mu t} y) \leq \nu \tilde{K} e^{\mu t}$, e integrando de 0 a t , se obtiene

$$e^{\mu t} y(t) - y_0 \leq + \int_0^t \nu \tilde{K} e^{\mu s} ds.$$

De esta desigualdad se sigue que $y(t)$ está acotada. ■

Proposición 17 *Sea $(x(t), y(t), z(t))$ solución de (4.1). Entonces existe $t_* > 0$ tal que $x(t) < K$ para todo $t \geq t_*$.*

Demostración. Supongamos por absurdo que para todo $t_* > 0$ existe $t_1 > t_*$ tal que $x(t_1) = K$ y por la continuidad de la función $x(t)$ existirá $\delta > 0$ tal que $x(t) > K$ para todo $t \in I_\delta := (t_1, t_1 + \delta)$. Luego, en I_δ se tiene que $1 - \frac{x(t)}{K} < 0$, de donde por la primera ecuación en (4.1) se obtiene $\dot{x}(t) < 0$ en I_δ , es decir, $x(t)$ es decreciente en dicho intervalo. Por lo tanto, $x(t) < x(t_1)$ para todo $t \in (t_1, t_1 + \delta)$. Así llegamos a una contradicción. ■

Comentario 9 En la proposición anterior, si la cantidad (biomasa) de presas juveniles es mayor que la capacidad que puede soportar el medio (K), entonces a partir de cierto instante, la cantidad de presas juveniles queda por debajo de K , es decir, parte de ellas abandona el medio (pasa a ser adulta) o muere.

Supongamos que $\gamma(t)$ es una solución de (4.1) tal que $\omega_+ < \infty$. De la proposición anterior sabemos que existe $t_* < \omega_+$ tal que $x(t) < K$, luego de la primera ecuación en (4.1) se tendrá que

$$\dot{x}(t) < 0,$$

luego como $x(t)$ es acotada se sigue que

$$\exists \lim_{t \rightarrow \omega_+} x(t) = x_* \in \mathbb{R}.$$

Así podemos definir $x(\omega_+)$ por x_* . Puede suceder $x_* = 0$ o $x_* > 0$.

Proposición 18 Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.1) con f, g arbitrarias.

1. Si $r \leq \mu$, entonces $(x + y)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow \omega_+} (x + y)(t)$.
2. Si $r \leq \mu$, entonces $(\mu x + r y)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow \omega_+} (\mu x + r y)(t)$.
3. Si $r \leq \mu$, entonces existe $\lim_{t \rightarrow \omega_+} x(t)$ y existe $\lim_{t \rightarrow \omega_+} y(t)$.

Demostración. Para probar el ítem 1, basta observar que del sistema (4.1) se tiene

$$\dot{x}(t) + \dot{y}(t) = (r - \mu)y(t) - \frac{r}{K}x(t)y(t) - x(t)z(t)f(x(t), y(t)) - y(t)z(t)g(x(t), y(t)).$$

La demostración del ítem 2, se sigue de manera análoga, notando que

$$\mu \dot{x}(t) + r \dot{y}(t) = \nu(r - \mu)x(t) - \frac{\mu r}{K}x(t)y(t) - \mu x(t)z(t)f(x(t), y(t)) - r y(t)z(t)g(x(t), y(t)).$$

El ítem 3 es consecuencia inmediata del ítem 1 y 2. ■

Teorema 2 Si $r \leq \mu$, entonces $\omega_+ = +\infty$.

Demostración. Consideremos el conjunto $W =]0, +\infty[\times]0, +\infty[\times]0, +\infty[$ y el campo F , definido en (4.1) sobre la clausura de W , es decir, $F : \overline{W} \rightarrow \mathbb{R}$. Se tiene que F es de clase C^∞ . Sea J el intervalo máximo de definición, entonces de acuerdo al Corolario 3.2, página 14 en [5] se debe cumplir una de las siguientes afirmaciones:

- (i) $J = [t_0, +\infty[$
- (ii) $J = [t_0, \omega_+]$, $\omega_+ < \infty$ y si $\gamma(t)$ es solución, $\gamma(\omega_+) \in \partial W$
- (iii) $J = [t_0, \omega_+]$, $\omega_+ < \infty$ y $\|\gamma(t)\| \rightarrow +\infty$ cuando $t \rightarrow \omega_+$.

Si $\omega_+ < \infty$, entonces $z(t) \rightarrow +\infty$ cuando $t \rightarrow \omega_+$ o bien $\gamma(\omega_+) \in \partial W$. Esto último no puede ser, en efecto, para cualquier solución con condiciones iniciales en el interior de W , esta permanece ahí, para $\omega_+ < \infty$. Si ocurre lo primero, y del hecho que $x(t)$ es decreciente, implica que existe $\lim_{t \rightarrow \omega_+} x(t) = x(\omega_+)$ y como $\dot{x} \rightarrow -\infty$, luego existe $M > 0$ muy grande tal que, $\dot{x} < -M$, integrando se tiene, $x(\omega_+) < x(t_0) - M(\omega_+ - t_0)$, lo cual es una contradicción, pues $x(t) \geq 0$, en particular para M muy grande $x(\omega_+) < 0$. Por lo tanto, $\omega_+ = \infty$ ■

4.5. Comportamiento asintótico

En esta sección deduciremos una serie de resultados que nos dan información sobre el comportamiento asintótico de las soluciones del sistema (4.1) dependiendo del valor de los parámetros que definen el modelo. Durante toda la sección $(x(t), y(t), z(t))$ denotará una solución del sistema (4.1). Un primer e importante resultado es el siguiente.

Teorema 3 *Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.1) con g y f arbitrarias, entonces para $r \leq \mu$ la solución es acotada y tiende al origen cuando t tiende a $+\infty$. Además $z(t) \rightarrow 0$ de manera exponencial.*

Demostración. Por Proposición 18 sabemos que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_*, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y_*.$$

Afirmamos que $x_* = 0$ y $y_* = 0$. Si esto es verdad entonces de la tercera ecuación en (4.1) se sigue que $z(t) \rightarrow 0$, cuando $t \rightarrow +\infty$ de manera exponencial.

Trataremos inicialmente el caso $r < \mu$. De la suma de dos primeras ecuaciones de (4.1), se obtiene

$$\dot{x} + \dot{y} \leq (r - \mu)y.$$

Por lo tanto, si asumimos que $y_* > 0$, entonces existe $\alpha > 0$ tal que $y(t) \geq \alpha > 0, \forall t, t > \tilde{t}$ con \tilde{t} suficientemente grande. Así,

$$\dot{x} + \dot{y} \leq \alpha(r - \mu),$$

y integrando con respecto a t de 0 a t , resulta

$$(x + y)(t) \leq \alpha(r - \mu)t + x_0 + y_0 \rightarrow -\infty, \text{ si } t \rightarrow +\infty.$$

Por lo tanto, $(x + y)(t) < 0$, lo cual es una contradicción. De donde, $y_* = 0$. Por otro lado, si suponemos que $x^* > 0$, entonces de la desigualdad

$$\mu\dot{x} + r\dot{y} \leq \nu(r - \mu)x,$$

se llega a una contradicción. Por lo tanto, $x_* = 0$.

Ahora consideraremos el caso $r = \mu$. Supondremos que $x_* > 0$ y $y_* > 0$. De la suma de las dos primeras ecuaciones de (4.1), se obtiene

$$\dot{x} + \dot{y} \leq -\frac{r}{K}xy.$$

Entonces existe $\beta > 0$ tal que $x(t)y(t) \geq \beta > 0, \forall t, t > \tilde{t}$ con \tilde{t} suficientemente grande. Así,

$$\dot{x} + \dot{y} \leq -\frac{r\beta}{K},$$

y integrando con respecto a t de 0 a t , resulta

$$(x + y)(t) \leq -\frac{r\beta}{K}t + x_0 + y_0 \rightarrow -\infty, \text{ si } t \rightarrow +\infty.$$

Por lo tanto, $(x + y)(t) < 0$, lo cual es una contradicción. De donde, $x_* = 0$ o $y_* = 0$. ■

A continuación recordaremos dos conceptos introducidos en [14].

Definición 1 (i) *El sistema (4.1) se dice uniformemente persistente si existe una región compacta $D \subset \mathbb{R}_+^3$ tal que cada solución $(x(t), y(t), z(t))$ del sistema (4.1) con condición inicial $x(0) > 0, y(0) > 0, z(0) > 0$ eventualmente entra y permanece en la región D .*

(ii) *El sistema (4.1) se dice impermanente si existe una solución positiva $(x(t), y(t), z(t))$ del sistema (4.1) satisfaciendo*

$$\min\{\liminf_{t \rightarrow +\infty} x(t), \liminf_{t \rightarrow +\infty} y(t), \liminf_{t \rightarrow +\infty} z(t)\} = 0.$$

Proposición 19 *Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.1) y f, g arbitrarias.*

1. Si $r \leq \mu$, $\gamma \leq 1$ y $\lambda \leq 1$, entonces $(x + y + z)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (x + y + z)(t)$. Además, la solución es acotada.
2. Si $1 \leq \frac{\gamma}{\lambda} \leq \frac{\mu}{r}$, entonces $(\gamma x + \lambda y + z)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (\gamma x + \lambda y + z)(t)$. Además, la solución es acotada.
3. Si $\mu > 1$, $\nu > 1$, $D \geq 1$ y $\frac{\nu}{\nu-1} \leq \frac{\gamma}{\lambda} \leq \frac{\mu-1}{r}$, entonces $(\gamma x + \lambda y + z)(t)$ tiende exponencialmente al origen de \mathbb{R}^3 . En particular, el sistema (4.1) es impermanente.

Demostración. Para probar el ítem 1, notemos que del sistema (4.1) se sigue que

$$\dot{x}(t) + \dot{y}(t) + \dot{z}(t) = (r - \mu)y(t) - \frac{r}{K}x(t)y(t) + (\gamma - 1)x(t)z(t)f(x(t), y(t)) + (\lambda - 1)y(t)z(t)g(x(t), y(t)).$$

La demostración del ítem 2, se sigue de

$$\gamma \dot{x}(t) + \lambda \dot{y}(t) + \dot{z}(t) = \nu(\lambda - \gamma)x(t) + (\gamma r - \lambda \mu)y(t) - Dz(t).$$

Para probar el ítem 3, vamos a imponer que las siguientes restricciones sean cumplidas:

- a) $\nu(\lambda - \gamma) \leq -\gamma \Leftrightarrow \frac{\gamma}{\lambda} \geq \frac{\nu}{\nu-1}$,
- b) $\gamma r - \lambda \mu \leq -\lambda \Leftrightarrow \frac{\gamma}{\lambda} \leq \frac{\mu-1}{r}$,
- c) $-D \leq -1 \Leftrightarrow D \geq 1$,

De donde obtenemos que,

$$\frac{d}{dt}[\gamma x + \lambda y + z](t) \leq -[\gamma x + \lambda y + z](t).$$

Así,

$$(\gamma x + \lambda y + z)(t) \leq (\gamma x + \lambda y + z)(t_0)e^{-(t-t_0)}, \quad t \geq t_0, t_0 > 0.$$

■

Otro importante resultado que relaciona la capacidad del medio K y la clase juvenil x es el siguiente.

Proposición 20 Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.1) con $f = g = \frac{1}{1+x+y}$ y asuma que $\gamma + \lambda < D$. Entonces $z(t) \rightarrow 0$, de manera exponencial. En particular, el sistema (4.1) es impermanente.

Demostración. Es fácil ver que $xf(x, y) < 1$ y $yg(x, y) < 1$, luego, de la tercera ecuación en (4.1) se tendrá que

$$\dot{z} < (-D + \gamma + \lambda)z.$$

De donde se obtiene

$$z(t) < z(t_0) e^{(-D+\gamma+\lambda)(t-t_0)}.$$

■

Comentario 10 *Si la suma de las tasas de reproducción del depredador condicionado a los encuentros con las presas juveniles y adultas es menor que la tasa de muerte del depredador, entonces en el futuro, el depredador se extingue.*

4.6. Discusión del modelo con $g \equiv 0$

Con el objetivo de analizar cuidadosamente la importancia e implicaciones del modelo en (4.1) asumiremos por un momento que la función $g(x, y) \equiv 0$, así el sistema se transforma en:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y)xz \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y \\ \dot{z} &= [\gamma f(x, y)x - D]z. \end{aligned} \tag{4.25}$$

La segunda la ecuación expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado y sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se especializa en la especie x , clase no reproductiva.

De acuerdo a la Proposición 6 sabemos que para este modelo (4.25) se tiene que

1. Si $r < \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ y es asintóticamente estable.
2. Si $r = \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ y es linealmente estable.
3. Si $r > \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ que es tipo silla (pero con una dirección fuera del primer cuadrante), luego inestable, y también existe el equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K\left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r}\right), 0\right)$ es asintóticamente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 < D$; inestable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 > D$ y linealmente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 = D$.

Por otro lado, de la Proposición 7 se tiene que

1. Si $r \leq \mu$ no existen puntos de equilibrios de co-existencia.
2. Si $r > \mu$ existen puntos de equilibrios de coexistencia, puede ser 0, 1, o 2.

Teorema 4 *Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.25) con f arbitraria, entonces para $r \leq \mu$ la solución es acotada y tiende al origen cuando t tiende a $+\infty$. Además $z(t) \rightarrow 0$ de manera exponencial.*

Demostración. Por Proposición 18 sabemos que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_*, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y_*.$$

Afirmamos que $x_* = 0$ y $y_* = 0$. Si esto es verdad entonces de la tercera ecuación en (4.25) se sigue que $z(t) \rightarrow 0$, cuando $t \rightarrow +\infty$ de manera exponencial.

Trataremos inicialmente el caso $r \leq \mu$. De la suma de dos primeras ecuaciones de (4.25), se obtiene

$$\dot{x} + \dot{y} \leq (r - \mu)y.$$

Por lo tanto, si asumimos que $y_* > 0$, entonces existe $\alpha > 0$ tal que $y(t) \geq \alpha > 0, \forall t, t > \tilde{t}$ con \tilde{t} suficientemente grande. Así,

$$\dot{x} + \dot{y} \leq \alpha(r - \mu),$$

y integrando con respecto a t de 0 a t , resulta

$$(x + y)(t) \leq \alpha(r - \mu)t + x_0 + y_0 \rightarrow -\infty, \text{ si } t \rightarrow +\infty.$$

Por lo tanto, $(x + y)(t) < 0$, lo cual es una contradicción. De donde, $y_* = 0$. Por otro lado, si suponemos que $x_* > 0$, entonces de la segunda ecuación en (4.25) se tiene $\dot{y} > 0$, para t suficientemente grande. Es decir, $y(t)$ es creciente, luego no puede tender a cero. Por lo tanto, $x_* = 0$.

Ahora consideraremos el caso $r = \mu$. Supondremos que $x_* > 0$ y $y_* > 0$. De la suma de las dos primeras ecuaciones de (4.25), se obtiene

$$\dot{x} + \dot{y} \leq -\frac{r}{K}xy.$$

Entonces existe $\kappa > 0$ tal que $x(t)y(t) \geq \kappa > 0, \forall t, t > \tilde{t}$ con \tilde{t} suficientemente grande. Así,

$$\dot{x} + \dot{y} \leq -\frac{r\kappa}{K},$$

y integrando con respecto a t de 0 a t , resulta

$$(x + y)(t) \leq -\frac{r\kappa}{K}t + x_0 + y_0 \rightarrow -\infty, \text{ si } t \rightarrow +\infty.$$

Por lo tanto, $(x + y)(t) < 0$, lo cual es una contradicción. De donde, $x_* = 0$ o $y_* = 0$. Si sucediera que $y_* = 0$ y $x_* > 0$, de la segunda ecuación en (4.25) se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \dot{y}(t) = \nu x_* > 0.$$

De donde $y(t)$ no puede tender a cero, lo cual es una contradicción, luego $y_* = 0$. De la tercera ecuación en (4.25) se tendrá que $z(t) \rightarrow 0$ de manera exponencial, cuando $t \rightarrow +\infty$. Suponiendo que $x_* > 0$ y $y_* = 0$, de la primera ecuación en (4.25) se obtiene que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \dot{x}(t) = r y_* > 0.$$

De donde $x(t)$ no puede tender a cero, lo cual es una contradicción, luego $x_* = 0$. ■

Comentario 11 *Se deduce del Teorema 4, que si la tasa de reproducción de la clase adulta es menor o igual que la tasa de mortalidad de ésta, entonces las especies tienden a extinguirse en el futuro, independiente si existe o no depredación y mecanismo de defensa. Además en esta situación el depredador tiende a desaparecer de manera exponencial.*

4.7. Discusión del modelo con $f \equiv 0$

Con el objetivo de analizar cuidadosamente la importancia e implicaciones del modelo en (4.1) asumiremos por un momento que la función $f(x, y) \equiv 0$, así el sistema se transforma en:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y - g(x, y)yz \\ \dot{z} &= [\lambda g(x, y)y - D]z, \end{aligned} \tag{4.26}$$

La primera ecuación expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado x sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se especializa en la especie y , clase adulta o reproductiva.

De acuerdo a la Proposición 6 sabemos que para este modelo (4.26) se tiene que

1. Si $r < \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ y es asintóticamente estable.
2. Si $r = \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ y es linealmente estable.
3. Si $r > \mu$ existe el equilibrio $P_1 = (0, 0, 0)$ que es tipo silla (pero con una dirección fuera del primer cuadrante), luego inestable, y también existe el equilibrio $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K\left(\frac{1}{\mu} - \frac{1}{r}\right), 0\right)$ es asintóticamente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 < D$; inestable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 > D$ y linealmente estable si $\gamma f(x_0, y_0) x_0 = D$.

Por la Proposición se tiene para el sistema (4.26)

1. Si la clase adulta no presenta defensa, es decir, $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$ existe exactamente un equilibrio de co-existencia dado por $P_0 = (x_0, y_0, z_0)$, donde

$$\begin{aligned} x_0 &= \frac{1}{2} \left[- \left(1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right) + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \right] \\ y_0 &= \frac{D}{2(\lambda - D)} \left[1 - \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) + K \right] + \sqrt{\left[1 + \frac{K\nu}{rD}(\lambda - D) - K \right]^2 + 4K} \\ z_0 &= \frac{\lambda}{\lambda - D} \left[\left(\frac{\nu}{D}(\lambda - D) - \mu \right) x_0 - \mu \right], \end{aligned}$$

siempre que $\lambda > D$, $x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda - D) - \mu D}$ y $\nu(\lambda - D) - \mu > 0$.

2. Si la clase adulta presenta defensa, es decir, $g(x, y) = \frac{1}{1+x+y^2}$ existen a lo más dos soluciones de equilibrio, dependiendo de restricciones sobre los parámetros.

De manera completamente análoga al caso $g = 0$ se demuestra lo siguiente.

Teorema 5 *Considere $(x(t), y(t), z(t))$ una solución del sistema (4.26) con g arbitraria, entonces para $r \leq \mu$ la solución es acotada y además tiende al origen cuando t tiende a $+\infty$. Además $z(t) \rightarrow 0$ de manera exponencial.*

Capítulo 5

Conclusiones

En el presente trabajo de tesis proponemos el siguiente modelo de depredador-presa

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) y - \nu x - f(x, y) xz \\ \dot{y} &= \nu x - \mu y - g(x, y)yz \\ \dot{z} &= [\gamma f(x, y)x + \lambda g(x, y)y - D]z,\end{aligned}\tag{5.1}$$

para entender el rol que desempeña la estructura de edades de una presa, en la dinámica o evolución a lo largo del tiempo en un habitat en donde tenemos poblaciones de depredadores y presas, las cuales interacción con el medio. Más precisamente, nosotros hemos estudiado el efecto de la depredación sobre la clase reproductiva (adulta) y la no reproductiva (juvenil), cuando una de ellas o ambas presentan o no algún mecanismo de defensa. En la interacción entre depredadores y presa se consideraron dos mecanismos de defensa: Defensa de una clase de las presas, basada en su tamaño poblacional; y la depredación por una de las clases de edad (Switching effect). Para determinar el efecto sobre la dinámica de los mecanismos anteriores, se analizarán las siguientes tres posibilidades: Ninguna clase presenta mecanismo defensivo; Sólo una de las dos clases presenta mecanismo defensivo (la depredación es del tipo II de Holling sobre la clase no reproductiva o sobre la clase reproductiva); Ambas presentan mecanismo defensivo. Dado que puede existir o no depredación, se tendrá un total de nueve posibles escenarios, los cuales están dados en la siguiente tabla:

Preferencia por	$f(x, y) = \frac{\delta_i}{x^a + y + 1}$	$g(x, y) = \frac{\delta_i}{x + y^b + 1}$	mecanismo de defensa
x	$a = 1$	$g \equiv 0$	x s.m.d.
x	$a > 1$	$g \equiv 0$	x c.m.d.
y	$f \equiv 0$	$b = 1$	y s.m.d.
y	$f \equiv 0$	$b > 1$	y c.m.d.
x e y	$a = 1$	$b = 1$	ambas s.m.d.
x e y	$a = 1$	$b > 1$	x s.m.d. e y c.m.d.
x e y	$a > 1$	$b = 1$	x c.m.d. e y s.m.d.
x e y	$a > 1$	$b > 1$	x ambas c.m.d.
\nexists depredación	$f \equiv 0$	$g \equiv 0$	nada

En la tabla anterior, *s.m.d.* significa sin mecanismo defensivo y *c.m.d.* significa con mecanismo defensivo, $\delta_i = 0, 1$, $i = 1, 2$.

Hemos demostrado de manera analítica que para cualquier solución $\varphi_t(x_0, y_0, z_0) = (x(t), y(t), z(t))$ del sistema (5.1) con condición inicial (x_0, y_0, z_0) en el instante t_0 , con f y g arbitrarias y sin restricción en los parámetros que definen el modelo, entonces se tiene que $x(t)$ y $y(t)$ son acotadas (de hecho, cada una es acotada superiormente) sobre su dominio maximal (t_0, ω_+) .

Por otro lado, para cada solución $\varphi_t(x_0, y_0, z_0) = (x(t), y(t), z(t))$ del (5.1), conseguimos verificar que existe $t_* > 0$ tal que $x(t) < K$ para todo $t \geq t_*$, es decir, si la cantidad (biomasa) de presas juveniles es mayor que la capacidad que puede soportar el medio (K), entonces a partir de cierto instante, la cantidad de presas juveniles queda por debajo de K , es decir, parte de ellas abandona el medio (pasa a ser adulta) o muere.

También conseguimos probar que: Si $f = g = \frac{1}{1+x+y}$ y $\gamma + \lambda < D$, entonces $z(t) \rightarrow 0$, de manera exponencial. En particular, el sistema (5.1) es impermanente. Esto nos dice que, si la suma de los beneficios del depredador sobre cada una de las clases es menor que su tasa de mortalidad, entonces el depredador en el futuro se extingue.

Como una forma de entender y aplicar los resultados obtenidos en el modelo propuesto enunciaremos los resultados de acuerdo a la relación entre la tasa de reproducción intrínseca de los adultos (r) y su tasa de mortalidad (μ).

5.1. La tasa de reproducción intrínseca de los adultos (r) es menor o igual que su tasa de mortalidad (μ).

5.1.1. Soluciones de equilibrio

Para las soluciones de equilibrio del sistema hemos obtenido las siguientes informaciones. Inicialmente, se prueba que en el caso planar, i.e., $z = 0$ existe un único equilibrio dado por $P_1 = (0, 0, 0)$ el cual es asintóticamente estable. En particular bajo la ausencia de depredadores, y si la tasa de reproducción intrínseca de los adultos es menor que su tasa de mortalidad, entonces se deduce que las especies juveniles y adultas tienden a desaparecer. En la práctica esto puede justificarse dado que mueren más especies adultas que aquellas que logran reproducirse. Para el caso $r = \mu$ también existe un único equilibrio planar el $(0, 0, 0)$ pero para este hemos probado sólo que es linealmente estable.

Para el estudio de las soluciones de equilibrio de co-existencia, esto es, con la componente $z > 0$, procedimos a estudiar inicialmente el caso particular $g = 0$, es decir, cuando no existe depredación por los adultos. La segunda ecuación en (5.1) expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado y sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se especializa en la especie x no reproductiva o juvenil. La Tabla 5.1.1 muestra que en este caso no existen soluciones de equilibrio de co-existencia independientemente de la existencia o no de mecanismo de defensa.

$f = \frac{1}{1+x^a+y}$	Equilibrios	Otra restricción
$a = 1$	\nexists	no
$a = 2$	\nexists	no

Cuadro 5.1: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo $g = 0$ con $r < \mu$.

Por otro lado, para el caso $f = 0$, la primera ecuación en (5.1) expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado x sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se especializa en la especie y no reproductiva. Aquí tenemos que la existencia de las soluciones de equilibrio no depende directamente de la relación entre μ y r . La Tabla

$g = \frac{1}{1+x+y^b}$	Equilibrios	Restricción
$b = 1$	$\exists !$	$\lambda > D, x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda-D)-\mu D}$
$b = 2$	\exists a lo más 2	raíces del pol. cúbico (4.11)

Cuadro 5.2: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo $f = 0$.

Para el caso general tenemos la información de la Tabla 5.1.1.

$f = \frac{1}{1+x^a+y}$	$g = \frac{1}{1+x+y^b}$	Equilibrios espaciales
$a = 1$	$b = 1$	existen a lo más 3
$a = 1$	$b = 2$	existen a lo más 7
$a = 2$	$b = 1$	existen a lo más 8
$a = 2$	$b = 2$	existen a lo más 9

Cuadro 5.3: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo el caso general $f = \frac{1}{1+x^a+y}$ y $g = \frac{1}{1+x+y^b}$.

5.2. Comportamiento asintótico

Para el caso $r \leq \mu$, hemos verificado de acuerdo al Corolario 3.2 página 14 en [5] que el dominio maximal de la solución satisface $\omega_+ = +\infty$ y además sin restricción en los otros parámetros que definen el modelo, se tiene:

1. Si $r \leq \mu$, entonces $(x + y)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (x + y)(t)$. Esto quiere decir, si la tasa de reproducción intrínseca del adulto es menor o igual que su tasa de mortalidad, entonces la población de presas en el futuro se extingue.
2. Si $r \leq \mu$, entonces $(\mu x + ry)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (\mu x + ry)(t)$. Esto significa, si la tasa de reproducción intrínseca del adulto es menor o igual que su tasa de mortalidad, entonces la población juvenil multiplicada por la tasa de mortalidad del adulto más la población de adultos multiplicada por su tasa de reproducción, en el futuro tiende a desaparecer.
3. Si $r \leq \mu$, entonces existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t)$ y existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t)$.

Un importante resultado es el siguiente: Para cualquier solución $(x(t), y(t), z(t))$ del sistema (4.1) con f arbitraria y $g = 0$, entonces para $r \leq \mu$ la solución es acotada y además tiende al origen cuando t tiende a $+\infty$. Se demuestra que $z(t)$ tiende a cero de manera exponencial. Esto significa, si la tasa de reproducción intrínseca del adulto es menor o igual que su tasa de mortalidad, y no existe depredación por la clase reproductiva, entonces las poblaciones de presa y depredadores crecen hasta un cierto límite y el futuro tienden a desaparecer, más aún la clase depredadora desaparece más rápidamente que la población de presas.

De manera análoga para cualquier solución $(x(t), y(t), z(t))$ del sistema (4.1) con $f = 0$ y g arbitraria, entonces para $r \leq \mu$ la solución es acotada y además tiende al origen cuando t tiende a $+\infty$. Se demuestra que $z(t)$ tiende a cero de manera exponencial. Al igual que lo anterior, si la tasa de reproducción intrínseca del adulto es menor o igual que su tasa de

mortalidad, y no existe depredación por la clase no-reproductiva, entonces las poblaciones de presa y depredadores crecen hasta un cierto límite y el futuro tienden a desaparecer, más aún la clase depredadora desaparece más rápidamente que la población de presas.

Además, para f y g arbitrarias y sin restricción en los otros parámetros que definen el modelo, se tiene:

1. Si $r \leq \mu$, $\gamma \leq 1$ y $\lambda \leq 1$, entonces $(x + y + z)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (x + y + z)(t)$. Además, cada solución de (5.1) es acotada.
2. Si $1 \leq \frac{\gamma}{\lambda} \leq \frac{\mu}{r}$, entonces $(\gamma x + \lambda y + z)(t)$ es decreciente, en particular existe $\lim_{t \rightarrow +\infty} (\gamma x + \lambda y + z)(t)$. Además, cada solución de (5.1) es acotada.
3. Si $\mu > 1$, $\nu > 1$, $D \geq 1$ y $\frac{\nu}{\nu-1} \leq \frac{\gamma}{\lambda} \leq \frac{\mu-1}{r}$, entonces $(\gamma x + \lambda y + z)(t)$ tiende exponencialmente al origen de \mathbb{R}^3 . En particular, el sistema (5.1) es impermanente.

5.3. La tasa de reproducción intrínseca de los adultos (r) es mayor que su tasa de mortalidad (μ).

5.3.1. Soluciones de equilibrio

A diferencia del caso $r < \mu$, en el caso planar se tiene la existencia de exactamente dos soluciones de equilibrio conforme Tabla 5.3.1.

	Equilibrios	Tipo de estabilidad
$r > \mu$	$P_1 = (0, 0, 0)$ $P_2 = \left(\frac{K}{r}(r - \mu), \nu K(\mu^{-1} - r^{-1})\right)$	tipo silla (inestable) asint. estable si $\alpha < D$, lineal. estable si $\alpha = D$ inestable si $\alpha > D$

Cuadro 5.4: Equilibrios y carácter en el caso $z = 0$ para el sistema (5.1). Aquí $\alpha = \gamma f(x_0, y_0)x_0 + \lambda g(x_0, y_0)y_0$.

Para el caso $g = 0$, la segunda ecuación en (5.1) expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado y sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se especializa en la especie x no reproductiva o juvenil. Aquí la información está resumida en la Tabla 5.3.1.

Para el caso $f = 0$, la primera ecuación en (5.1) expresa una tasa de mortalidad de la presa en estado x sin intervención del depredador. Esto significa que el depredador se

$f = \frac{1}{1+x^a+y}$	Equilibrios	Otra restricción
$a = 1$	$\exists !$	tipo silla (inestable)
$a = 2$	$\exists !$ existen 2 \nexists	si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} = -2$ si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} < -2$ y otras si $\frac{\nu}{\mu} - \frac{\gamma}{D} > -2$

Cuadro 5.5: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo $g = 0$.

especializa en la especie y no reproductiva. El número de soluciones es dado en la Tabla ??, y estos no dependen de la relación entre r y μ .

$g = \frac{1}{1+x+y^b}$	Equilibrios	Restricción
$b = 1$	$\exists !$	$\lambda > D, x_0 > \frac{\mu D}{\nu(\lambda-D)-\mu D}$
$b = 2$	\exists a lo más 2	raíces del pol. cúbico (4.11)

Cuadro 5.6: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo $f = 0$.

tabla-equi-g=0-r-mayor-mu

Como en el caso anterior, para el caso general tenemos la información de la Tabla 5.3.1.

$f = \frac{1}{1+x^a+y}$	$g = \frac{1}{1+x+y^b}$	Equilibrios espaciales
$a = 1$	$b = 1$	existen a lo más 3
$a = 1$	$b = 2$	existen a lo más 7
$a = 2$	$b = 1$	existen a lo más 8
$a = 2$	$b = 2$	existen a lo más 9

Cuadro 5.7: Equilibrios para el sistema (5.1) asumiendo el caso general $f = \frac{1}{1+x^a+y}$ y $g = \frac{1}{1+x+y^b}$.

5.3.2. Soluciones periódicas

Hemos probado usando el Teorema de Bifurcación de Hopf (de acuerdo a [11]) que para el modelo (5.1), si consideramos $r = 1,5$, $\mu = 1$, $\nu = 0,4$, $\gamma = 1,5$, $\lambda = 1$ y $f(x, y) = g(x, y) = \frac{1}{1+x+y}$, entonces el sistema tiene una solución periódica, para $K = 13,647$ aproximadamente. Esto significa, cuando la tasa de reproducción intrínseca del adulto es 1,5, su tasa de mortalidad es 1, la tasa de conversión de juvenil en adulto es 0,4, la tasa de beneficio del depredador sobre la clase juvenil es 1,5, la tasa de beneficio del depredador sobre la clase adulta es 1 y

la depredación es por ambas clases y estas no presentan defensa, entonces ambas poblaciones no desaparecen.

5.4. Proyectos futuros

Después de haber hecho un análisis de nuestro modelo, quedan problemáticas abiertas para futuros trabajos, tales como:

1. En el modelo (4.1), si hubiésemos colocado el término $x + y$ sobre K en la primera ecuación, estaríamos suponiendo que ambas clases compiten por los recursos existentes en K .
2. Otro interesante problema, es estudiar la dinámica del modelo, suponiendo que las presas juveniles toman un tiempo τ en llegar a ser adultas o reproductivas, obteniéndose un modelo con retardo de la forma

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r \left(1 - \frac{x(t-\tau)}{K} \right) y - \nu x(t-\tau) - f(x(t-\tau), y)x(t-\tau)z \\ \dot{y} &= \nu x(t-\tau) - \mu y - g(x(t-\tau), y)yz \\ \dot{z} &= [\gamma f(x(t-\tau), y)x(t-\tau) + \lambda g(x(t-\tau), y)y - D]z, \end{aligned} \tag{5.2}$$

3. Queda la tarea de hacer el análisis del modelo, cuando el depredador presenta preferencia alimentaria (Switching effect).
4. Otra alternativa es estudiar el modelo para funcionales del tipo III de Holling.

Capítulo 6

Apéndice

6.1. Teorema de Bifurcación de Hopf

Un resultado importante en la Teoría de Ecuaciones Diferenciales Ordinarias para la obtención de soluciones periódicas es el siguiente:

Teorema 6 (*Teorema de Bifurcación de Hopf*) *Consideremos el sistema autónomo n -dimensional de ecuaciones diferenciales dado por*

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

donde μ es un parámetro real. Asumamos que el sistema posee una familia analítica $x = x(\mu)$ de puntos de equilibrios, es decir, $F(x(\mu), \mu) = 0$. Sin pérdida de generalidad, asumamos que el equilibrio está dado por $x = 0$, es decir, $F(0, \mu) = 0$. Supongamos que para cierto valor de μ , digamos $\mu = 0$, la matriz $F_x(0, \mu)$ tiene dos valores propios imaginarios puros $\pm i\beta$ ($\beta > 0$) y ningún otro valor propio de $F_x(0, 0)$ es un múltiplo entero de $i\beta$. Si $\alpha(\mu) + i\beta(\mu)$ es la continuación del valor propio $i\beta$ entonces asumamos que $\alpha'(0) \neq 0$. Bajo las condiciones anteriores, existen funciones continuas $\mu = \mu(\epsilon)$ y $T = T(\epsilon)$, con $\mu(0) = 0, T(0) = 2\pi\beta^{-1}$ tales que existen soluciones periódicas no constantes $x(t, \epsilon)$ del sistema con periodo $T(\epsilon)$ que colapsa en el origen cuando $\epsilon \rightarrow 0$.

Detalles de la demostración pueden ser encontrados en [11].

6.2. Resultado sobre resultantes

Aquí presentamos un importante resultado de resultantes, que nos permitirá resolver sistemas no lineales de ecuaciones.

Supongamos que f y g son polinomios de n variables, de modo que $f, g \in K[x_1, x_2, \dots, x_n]$ de grado positivo en x_1 , dados por:

$$f = a_0x_1^l + \dots + a_l, a_0 \neq 0$$

$$g = b_0x_1^m + \dots + b_m, b_0 \neq 0$$

donde $a_i, b_i \in K[x_2, \dots, x_n]$, y definimos la resultante de f y g con respecto a x_1 , $Res(f, g, x_1)$ por el determinante:

$$Res(f, g, x_1) = \det \begin{pmatrix} a_0 & 0 & \dots & 0 & b_0 & 0 & \dots & 0 \\ a_1 & a_0 & & & b_1 & b_0 & \ddots & \vdots \\ & a_1 & \ddots & 0 & & b_1 & \ddots & 0 \\ \vdots & & \ddots & a_0 & \vdots & & \ddots & b_0 \\ & \vdots & & a_1 & & \vdots & & b_1 \\ a_l & & & & b_m & & & \\ 0 & a_l & & \vdots & 0 & b_m & & \vdots \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \vdots & \ddots & \ddots & \\ 0 & \dots & 0 & a_l & 0 & \dots & 0 & b_m \end{pmatrix}.$$

Proposición 21 Sean $f, g \in K[x_1, \dots, x_n]$ los que tienen grado positivo en x_1 . Entonces:

1. $Res(f, g, x_1)$ está en la primera eliminación del ideal $\langle f, g \rangle \cap K[x_2, \dots, x_n]$.
2. $Res(f, g, x_1) = 0$ si y solo si f y g tiene un factor en común en $K[x_1, \dots, x_n]$, el cual tiene grado positivo en x_1 .

La demostración de este importante resultado de geometría algebraica puede ser encontrado en [3].

6.3. Criterio de Bendixson-Dulac

A continuación presentamos un importante Teorema, que nos permite descartar la existencia de orbitas periódicas.

Consideremos el sistemas de ecuaciones diferenciables en el plano

$$\begin{aligned} \dot{x} &= X(x, y) \\ \dot{y} &= Y(x, y). \end{aligned} \tag{6.1}$$

Teorema 7 (*Criterio de Bendixson*) Si $\frac{\partial X}{\partial x} + \frac{\partial Y}{\partial y}$ es de signo definido, entonces no existen soluciones periódicas para el sistema (6.1) en un dominio simplemente conexo.

Un extensión de este teorema es el llamado Criterio de Dulac.

Teorema 8 (*Criterio de Dulac*) Si $\frac{\partial \rho X}{\partial x} + \frac{\partial \rho Y}{\partial y}$ es de signo definido, donde la función ρ es de clase C^1 , entonces no existen soluciones periódicas para el sistema (6.1) en un dominio simplemente conexo.

La demostración de estos teoremas puede ser encontrada, por ejemplo en [9].

Bibliografía

- [1] Abrams, P.A., Ginzburg, L.R. (2000), *The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither?*, Trends Ecol. Evol. **15**, 337-341.
- [2] Elton, C. C. (1924), *Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects*, Br. J. Exp. Biol. **2**, 119-163.
- [3] Cox, Little J., O'Shea D. (2007), *Ideals, Varieties And Algorithms*, Springer.
- [4] Falconi, M. (2006), *The effect of the prey age structure on a predator-prey system*, Scientiae Mathematicae Japonicae **64**, 2, 691-690.
- [5] Hartman, P. (1964), *Ordinary Differential equations*, John Wiley & Sons, Inc.
- [6] Hirsch, M., Smale, S. (1974), *Differential equations, Dynamical systems, and Linear Algebra*, Academic Press.
- [7] Holling, C.S. (1959), *The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly*, Canad. Entomol. **91**, 293-320.
- [8] Holling, C.S. (1959), *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*, Canad. Entomol. **91**, 385-398.
- [9] Jordan, D., Smith, W. (1986), *Nonlinear ordinary differential equations*, Oxford University Press.
- [10] Lotka, S. (1974), *Differential equations, Dynamical systems, and Linear Algebra*, Academic Press.
- [11] Marsden, J.E., McCracken M. (1976), *The Hopf Bifurcation and Its Applications*, Springer-Verlag New York Inc. 97-97
- [12] Volterra, V. (1926), *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei **2**, 31-113.
- [13] Volterra, V. (1926), *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically*, Nature **118**, 558-560.

- [14] Xu, R., Chaplain, M., Davidson, F. (2004), *Persistence and global stability of a ratio-dependent predator-prey model with stage structure*, Applied Mathematics and Computation **158**, 729-744.
- [15] Xu, R., Chen, L., Chaplain, M. (2004), *Persistence and global stability in a delayed predator-prey system with Holling-type functional response*, ANZIAMJ **46**, 121-141.