



ANÁLISIS DE LA BIFURCACIÓN TAKENS-BOGDANOV EN EL MODELO DEPREDADOR-PRESA CON DEFENSA DE GRUPO

* FRANCISCO ARMANDO CARRILLO NAVARRO, HORACIO LEYVA CASTELLANOS, FERNANDO VERDUZCO GONZÁLEZ

RESUMEN

El modelo matemático poblacional de tipo Gause de dos poblaciones interactuando una como depredador y la otra como presa, existe desde 1935 y ha sido muy estudiado desde diferentes puntos de vista desde los años 70 del siglo XX hasta nuestros días. En este trabajo nos enfocamos en el análisis de la bifurcación Takens-Bogdanov usando una generalización del teorema original de dicha bifurcación. Daremos criterios que nos permitan determinar cuando el modelo depredador-presa tipo Gause experimenta la bifurcación Takens-Bogdanov.

Palabras clave: Bifurcación Takens-Bogdanov, Deformación versal, Sistema depredador-presa de Gause tipo Holling IV.

ABSTRACT

Although the Gause's mathematical model to populations of type predator-prey, there exists since 1935, it has been studied from different points of view from the 70s of XX century to nowadays. In this paper, we focus on the analysis of Takens-Bogdanov bifurcation using a recent generalization of the original theorem of this bifurcation. We give a criteria to determine when the Gause's mathematical model of predator-prey undergoes the Takens-Bogdanov bifurcation.

Key words: *Takens-BogdanovBifurcation, Versal Deformation, Gause Predator-Prey System of Holling IV type.*

DR. FRANCISCO ARMANDO CARRILLO NAVARRO
 Correo: carrillo@mat.uson.mx
 M.C.HORACIO LEYVA CASTELLANOS
 Correo: hleyva@mat.uson.mx
 DR. FERNANDO VERDUZCO GONZÁLEZ
 Correo: verduzco@mat.uson.mx
 Departamento de Matemáticas, Universidad de Sonora

*Autor para correspondencia: Francisco Armando Carrillo Navarro
 Correo electrónico: carrillo@mat.uson.mx
 Recibido: 10 de septiembre de 2014
 Aceptado: 24 de noviembre de 2014
 ISSN: 2007-4530

INTRODUCCIÓN

El modelo depredador-presa tipo Gause, es un sistema no lineal de ecuaciones diferenciales ordinarias que incluye entre sus términos una función llamada *defensa de grupo*. En dinámica de poblaciones defensa de grupo es un término usado para describir el fenómeno por el cual se reduce la depredación, o incluso impedirla por completo, debido a la mayor capacidad de la presa para mejorar la defensa o disfrazarse cuando el tamaño del grupo no es lo suficientemente grande. Un ejemplo de este fenómeno fue descrito por Tener [1], el buey almizclero solitario era atacado con mucho éxito por lobos, en cambio al unirse en pequeños rebaños (2-6 animales) era atacado con muy pocos éxitos y se observó que los ataques del mismo depredador no tenían éxito si el rebaño era suficientemente grande. Otro ejemplo descrito por Holmes y Bethel [2], involucra ciertas poblaciones de insectos. Aparentemente, grandes enjambres de insectos hacen difícil la identificación individual para sus depredadores. Un tercer ejemplo fue observado por Dawidowicz *et al.* [3], algas filamentosas son a menudo calificadas como no comestibles por el plancton herbívoro. Sin embargo, experimentos muestran que *Daphnia* puede consumirlas en baja concentración mientras que si las consume en altas concentraciones éstas pueden obstruir su sistema de filtración. Para estudiar la interacción entre depredador-presa cuando la presa exhibe defensa de grupo, Freedman y Wolkowicz [4], Mischaikow y Wolkowicz [5] y Wolkowicz [6] proponen estudiar el siguiente modelo:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xg(x, K) - yp(x), \\ \dot{y} &= y(-d + q(x)).\end{aligned}$$

Aquí, x y y son funciones del tiempo que representan densidades poblacionales de la presa y el depredador. Respectivamente $K > 0$ es la *capacidad de carga* de la presa, es decir, es la cota máxima de densidad poblacional que su medio ambiente puede soportar, $d > 0$ es la tasa de mortalidad del depredador. La función $g(x, K)$ representa la tasa de crecimiento específico de la presa en ausencia de depredador y satisface que:

$$g(0, K) > 0, g(K, K) = 0, g_x(K, K) < 0, g_x(x, K) \leq 0 \text{ y } g_x(x, K) > 0, \text{ para toda } x > 0.$$

La función $p(x)$ denota la función de respuesta del depredador y supondremos que satisface que: $p(0)=0, p(x)>0$ para $x>0$. La función $q(x)$ representa la tasa de conversión de presa a depredador, en el modelo de Gause, $q(x)=cp(x)$, donde c es la tasa de conversión de las presas en nuevos nacimientos de depredadores. Existen en la literatura muchos ejemplos específicos para estas funciones, en particular la función logística $g(x, K) = r(1 - \frac{x}{K})$, es considerada un prototipo, donde r es la tasa intrínseca o per cápita de crecimiento de las presas. Pondremos atención especial en $p(x)$, ya que dependiendo del tipo de función que ésta sea, tendremos también un cierto tipo de dinámica en el modelo.



PRELIMINARES

En Carrillo *et al.* [7], se dio una generalización al teorema de la bifurcación Takens-Bogdanov, analizada originalmente para el plano y con dos parámetros. Esta generalización se consiguió para R^n , con m parámetros. A continuación presentamos de manera breve dicha generalización.

Consideremos el sistema no lineal

$$\dot{x} = F(x, \mu), \quad (1)$$

donde, $x \in R^n$, $\mu \in R^m$ con $m \geq 2$, y $F \in C^r(R^n \times R^m)$, $r \geq 2$ con . Supongamos que existe $(x_0, \mu_0) \in R^n \times R^m$, tal que

$$(H1) F(x_0, \mu_0) = 0, \text{ y}$$

$$(H2) \sigma(DF(x_0, \mu_0)) = \{\lambda_j \in C \mid \lambda_{1,2} = 0, \text{Re}(\lambda_j) \neq 0, \text{ para } j = 3, \dots, n\},$$

considerando el caso no semisimple.

Definamos la matriz $A = DF(x_0, \mu_0) \in R^{n \times n}$. Entonces, por la hipótesis (H2) se sigue que A es similar a

$$J = \begin{pmatrix} J_0 & 0 \\ 0 & J_1 \end{pmatrix}, \text{ donde } J_0 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

y J_1 es una matriz no singular. Sean $p_1, p_2 \in R^n$ vectores propios generalizados de A correspondientes al valor propio $\lambda = 0$: $Ap_1 = 0$ y $Ap_2 = p_1$. Sea $P = (p_1, p_2, P_0)$, donde $P_0 \in R^{n \times (n-2)}$ contiene los vectores propios (generalizados) de la matriz J_1 . De la teoría de Jordan, $J = P^{-1}AP$. Entonces, si

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} q_1^T \\ q_2^T \\ Q_0 \end{pmatrix}, \text{ entonces } \begin{cases} q_2^T A = 0, \\ q_1^T A = q_2^T. \end{cases}$$

Esto es, $q_1, q_2 \in R^n$ son los vectores propios izquierdos generalizados de A correspondientes al valor propio $\lambda = 0$.

Definición. Dado $v \in R^n, v = \begin{pmatrix} v_1 \\ \vdots \\ v_n \end{pmatrix}$ y $L \in R^{n \times (r \times s)}, L = \begin{pmatrix} L_1 \\ \vdots \\ L_n \end{pmatrix}$ donde $L_i \in R^{r \times s}$, definimos el producto \cdot por $v \cdot L = \sum_{i=1}^n v_i L_i$.



Consideremos ahora la deformación versal de la bifurcación Takens-Bogdanov genérica

$$\begin{aligned} \dot{z}_1 &= z_2 \\ \dot{z}_2 &= \beta_1 + \beta_2 z_1 + \alpha_1 z_1^2 + \alpha_2 z_1 z_2, \end{aligned} \quad (2)$$

donde $z_1, z_2 \in \mathbb{R}$ y $\alpha_1 \alpha_2 \neq 0$, con

$$\begin{aligned} \alpha_1 &= \frac{1}{2} p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1, \\ \alpha_2 &= p_1^T (q_1 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_1 + p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2. \end{aligned} \quad (3)$$

Finalmente estableceremos el teorema que generaliza la bifurcación Takens-Bogdanov. Para esto definimos los siguientes m – vectores:

$$\begin{aligned} S_1 &= F_\mu^T(x_0, \mu_0) q_2, \\ S_2 &= \left\{ \frac{2\alpha_1}{\alpha_2} [p_1^T (q_1 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2 + p_2^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2] - p_1^T (q_2 \cdot D^2 F(x_0, \mu_0)) p_2 \right\} \\ &\quad + \left\{ \frac{2\alpha_1}{\alpha_2} \sum_{i=1}^2 \left\{ q_i \cdot \left[F_{ix}(x_0, \mu_0) - (A_0 F_\mu(x_0, \mu_0))^T D^2 F(x_0, \mu_0) \right] \right\} p_i \right. \\ &\quad \left. + \left[q_2 \cdot \left(F_{ix}(x_0, \mu_0) - (A_0 F_\mu(x_0, \mu_0))^T D^2 F(x_0, \mu_0) \right) \right] p_1 \right\} \end{aligned} \quad (4)$$

donde $A_0 = P_0 J_1^{-1} Q_0$.

Teorema 1. Carrillo *et al.* [7], Theorem 1, p. 1002.

Dado el sistema no lineal (1) que satisface (H1) y (H2) condiciones de no hiperbolicidad, y las condiciones

(H3) $\alpha_1 \alpha_2 \neq 0$, (no degeneracidad)

(H4) S_1 y S_2 son linealmente independientes. (transversalidad)

Entonces, la dinámica sobre la variedad central del sistema (1) en $x = x_0$ y $\mu \approx \mu_0$, es localmente topológicamente equivalente a la deformación versal de la bifurcación Takens-Bogdanov (2). Además, la relación entre los parámetros es dada por $\beta_1 = S_1^T (\mu - \mu_0)$ y $\beta_2 = S_2^T (\mu - \mu_0)$, donde S_1 y S_2 están dadas por (4).

ANÁLISIS DE BIFURCACIÓN

El modelo depredador-presa de Gause con función de respuesta o defensa de grupo $p(x)$ del tipo Holling, puede ser escrito en la forma:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - yp(x), \quad x \geq 0, \quad y \geq 0, \\ \dot{y} &= y(-d + cp(x)), \end{aligned} \quad (5)$$

donde x y y denotan densidades poblacionales de presas y depredadores respectivamente, r, K, d y c son constantes positivas. Entonces el campo vectorial de la ecuación (5) lo podemos definir como

$$f(x, y, \mu) = \begin{pmatrix} rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - yp(x) \\ y(-d + cp(x)) \end{pmatrix}; \text{ con } \mu = (r, K, d, c)^T, \quad (6)$$

es decir, $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ y $\mu \in \mathbb{R}^4$.

Para depredadores y presas, una respuesta funcional es la tasa de consumo de un depredador en función de la densidad de depredadores. Por lo general se asocia con la respuesta numérica, que es la tasa de reproducción de un depredador en función de la densidad de la presa. Siguiendo Holling [8], las respuestas funcionales fueron clasificadas originalmente en cuatro tipos, que se denominan tipo de Holling I, II, III y IV (Tabla 1; Figura 1).

Tabla 1. Funciones de respuesta del tipo Holling y sus generalizaciones.

Tipo Holling	Definición	Forma generalizada
I	$p(x) = mx$	
II	$p(x) = \frac{mx}{b+x}$	
III	$p(x) = \frac{mx^2}{c+x^2}$	$p(x) = \frac{mx^2}{ax^2+bx+1}$ ($b > -2\sqrt{a}$)
IV	$p(x) = \frac{mx}{c+x^2}$	$p(x) = \frac{mx}{ax^2+bx+1}$ ($b > -2\sqrt{a}$)

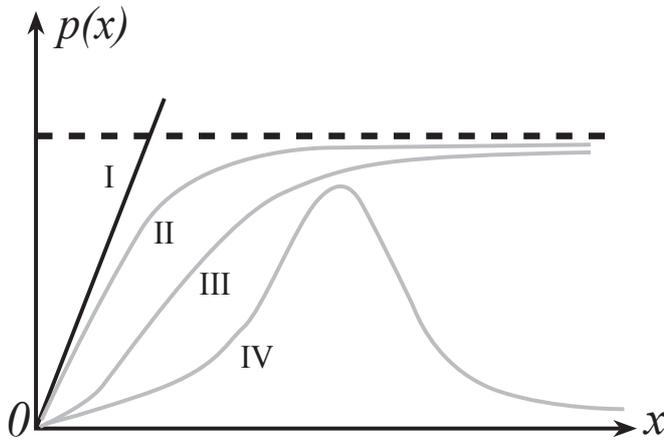


Figura 1. Funciones de respuesta del tipo Holling.

Es el tipo de respuesta funcional Holling IV en su forma generalizada donde α y m son constantes positivas y $b > -2\sqrt{a}$ (así que $ax^2 + bx + 1 > 0$ para toda $x \geq 0$ y de aquí $p(x) > 0$ para toda $x > 0$) donde se exhibe el fenómeno llamado *defensa de grupo*, ver Andrews [10]. Cabe aclarar que ahora en (6), $\mu = (r, K, d, c, m)^T$.

No es difícil verificar que si $a = \frac{4}{K^2}$ y $b = \frac{Kmc - 4d}{dK}$, donde esta última igualdad está bien definida si $Kmc > 0$ (es decir, se satisface la condición previa $b > -2\sqrt{a}$), así tenemos un único punto de equilibrio en el interior del

primer cuadrante $(x_0, y_0) = \left(\frac{1}{2}K, \frac{rcK}{4d}\right)$, que satisface que la matriz $Df(x_0, y_0) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{d}{c} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$, tiene un valor propio $\lambda = 0$ de multiplicidad dos. Es inmediato que usando la matriz $P = (p_1, p_2) = \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{d} \\ 0 & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$ con $P^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{q_1^r}{q_2^r} \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & \frac{d}{c} \\ 0 & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$, podemos comprobar que $P^{-1}Df(x_0, y_0)P = J$, donde $J = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$. Por otro lado tenemos que al calcular los coeficientes (3), de la parte no lineal de la deformación versal (2) obtenemos: $\alpha_1 = \frac{2d^2r}{cK^2m}$ y $\alpha_2 = -\frac{2r(Kmc - 2d)}{K^2cm}$, por lo que $\alpha_1\alpha_2 = -\frac{4d^2r^2(Kmc - 2d)}{c^2K^4m^2} \neq 0$, y usando (4) obtenemos:

$$S_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \frac{1}{4}rK \\ -\frac{1}{4}rKd \\ \frac{4}{1}c \\ -\frac{1}{4}m \end{pmatrix} \text{ y } S_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{2d^2r}{(Kmc - 2d)K} \\ \frac{2d^2}{Kmc - 2d} \\ \frac{(Kmc - 2d)c}{2d^3} \\ \frac{2d^3}{(Kmc - 2d)m} \end{pmatrix},$$

donde evidentemente S_1 y S_2 , son linealmente independientes.

De tal manera que, para el campo vectorial (7) con $p(x)$ del tipo Holling IV generalizada, con $\mu = (r, K, d, c, m)^T$, existe un punto $(x_0, y_0, \mu_0) = \left(\frac{1}{2}K_0, \frac{r_0c_0K_0}{4d_0}, r_0, K_0, d_0, c_0, m_0\right) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}^5$, tal que se cumplen las hipótesis (H1)-(H4) del Teorema





$$1, \text{ donde } \beta_1 = -\frac{1}{4} \frac{r_0 K_0 (d_0 m_0 c + m c_0 d_0 - d m_0 c_0 - d_0 c_0 m_0)}{m_0 c_0} \text{ y}$$

$$\beta_2 = \frac{2d_0^2 (r_0 c_0 m_0 K - r_0 c_0 m_0 K_0 + K_0 m c_0 d_0 + K_0 m_0 c d_0 - d K_0 m_0 c_0 - d_0 K_0 c_0 m_0)}{(K_0 m_0 c_0 - 2d_0) K_0 c_0 m_0}.$$

Con lo anterior, hemos demostrado el siguiente resultado.

Teorema 2. Considere el sistema (5) con $p(x)$ del tipo Holling IV generalizada. Si $a = \frac{4}{K_0^2} y b = \frac{K_0 m_0 c_0 - 4d_0}{d_0 K_0}$, entonces este sistema experimenta la bifurcación Takens-Bogdanov alrededor del punto de equilibrio $(x_0, y_0) = \left(\frac{1}{2} K_0, \frac{r_0 c_0 K_0}{4d_0}\right)$, para $\mu \approx \mu_0$.

En la siguiente sección, ilustraremos este Teorema con un ejemplo particular.

UN EJEMPLO DE APLICACIÓN

Consideremos el sistema (5) con el campo vectorial (6), donde tomamos los parámetros: $r_0 = 0.6, K_0 = 0.9, d_0 = 0.25, c_0 = 1, m_0 = 0.5$ así $\beta_1 = 0.135d - 0.03375c - 0.0675m + 0.03375$ y $\beta_2 = -1.666K + 2.5d - 0.625c - 1.25m + 2.125$, dejamos libres los parámetros K y c , los cuales harán las veces de parámetros de bifurcación puesto que de ellos dependen β_1 y β_2 . Tomamos valores fijos para el resto de los parámetros $r = d = m = 0.5$, mientras que las constantes de la función $p(x)$ son: $a = 4.938271604$ y $b = -2.444444444$. Cabe aclarar que la elección de los valores numéricos anteriores para los parámetros del sistema, fueron elegidos sin considerar poblaciones de depredadores y presas en particular, es decir, este ejemplo es sólo un ejercicio para la aplicación del Teorema 2. Sin embargo, los valores numéricos considerados no están muy alejados de la realidad.

Si tomamos los valores $K = 1.688888889$ y

$c = 2.296296296$, tenemos que el punto de equilibrio (x_0, y_0, μ_0) es un foco inestable (Figura 2).

Ahora, si tomamos los valores $K = 1.644444444$ y $c = 2.414814815$, tenemos que alrededor del punto de equilibrio (x_0, y_0, μ_0) surge una órbita cerrada repulsora y el punto de equilibrio pasa a ser un foco asintóticamente estable (Figura 3).

Finalmente, si tomamos los valores $K = 1.618888889$ y $c = 2.482962963$, tenemos que el punto de equilibrio (x_0, y_0, μ_0) es un foco asintóticamente estable (Figura 4).

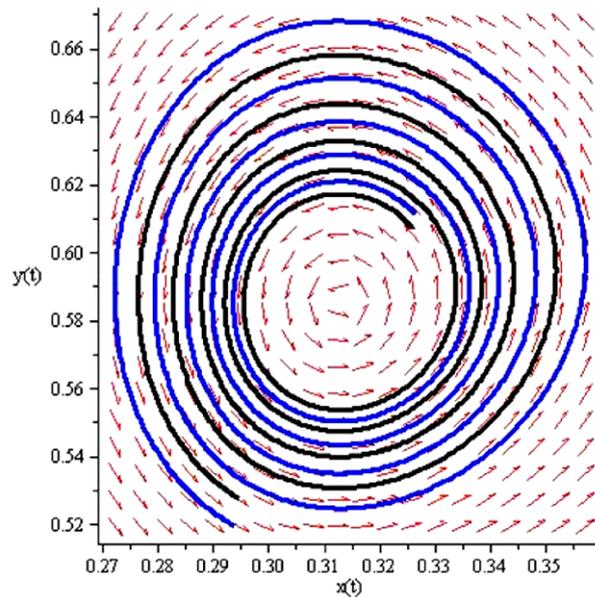


Figura 2 Foco inestable para $K = 1.688888889$ y $c = 2.296296296$.

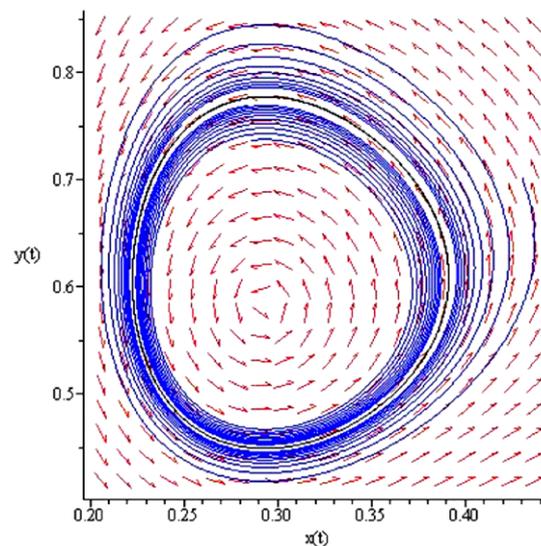


Figura 3 Órbita cerrada inestable y foco asintóticamente estable para $K = 1.644444444$ y $c = 2.414814815$.

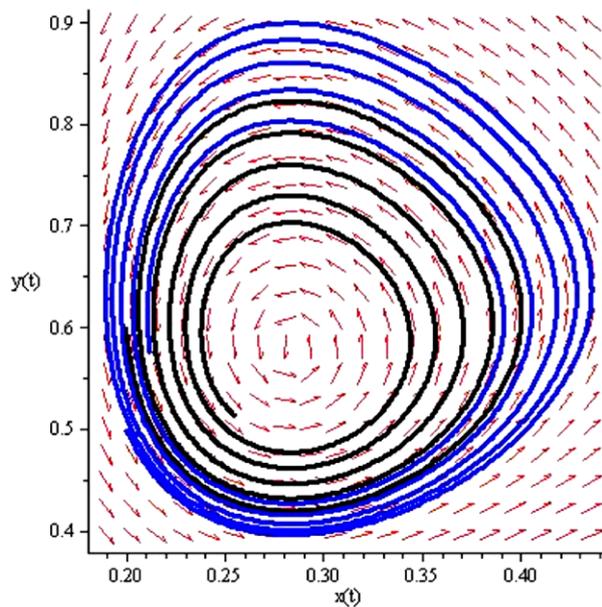


Figura 4 Foco asintóticamente estable para $K = 1.618888889$ y $c = 2.482962963$.

Lo que estamos apreciando con las tres simulaciones anteriores es que de tener una dinámica con una bifurcación silla-nodo, al pasar por los valores de bifurcación aproximadamente de $K = 1.6$ y $c = 2.4$, surge una bifurcación de Hopf, y siguiendo con la decrementación de estos parámetros volvemos a obtener la bifurcación silla-nodo. Cabe aclarar que antes de obtener el foco asintóticamente estable, se debe pasar por una dinámica dada por una *bifurcación homoclínica*.

La interpretación biológica de estas simulaciones donde se exhibe una bifurcación de Hopf cuando se satisfacen las hipótesis del Teorema 2, es que al perturbar adecuadamente los parámetros naturales de las poblaciones involucradas en el modelo de estudio, en este caso K y c se puede conseguir que sin importar los tamaños poblacionales iniciales, cada uno de estos tiende a un valor tal que ambas poblaciones puedan coexistir permanentemente, o se puede conseguir lo contrario, es decir, que sin importar los tamaños poblacionales iniciales, eventualmente una o ambas de las poblaciones se extinguirá.

CONCLUSIONES

Hemos dado condiciones suficientes sobre el modelo depredador-presa tipo Gause-Holling IV, para que dicho modelo experimente la bifurcación Takens-Bogdanov o doble cero, simplificando de manera notoria los análisis de este tipo que se pueden encontrar en la literatura dedicada a este problema hasta ahora. Esta simplificación se logra con el uso de la generalización del Teorema de Takens-Bogdanov realizada en Carrillo *et al.* [7]. A futuro se pretende realizar los análisis necesarios que

complementen el estudio del modelo depredador-presa tipo Gause, con la función $p(x)$ del tipo Holling I, II y III. Además, pretendemos extender los análisis de bifurcación a modelos poblacionales depredador-presa con más de dos poblaciones, como el estudiado por ejemplo en Llibre y Xiao [9].

BIBLIOGRAFÍA

- 1) J. F. Tener, «Muskoxen», *Queen's Printer*, Ottawa, 1965.
- 2) J. C. Holmes & W. M. Bethel, «Modification of intermediate host behavior by parasites», *Zoolog. J. Linnean Soc.* No.51 (Suppl. 1), pp. 123-149, 1972.
- 3) P. Dawidowicz, Z. M. Gliwicz and R. D. Gulati. «Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? A laboratory test», *Limnologica*, No. 19, pp. 21-26, 1988.
- 4) H. I. Freedman & G. S. K. Wolkowicz. «Predator-prey systems with group defense: The paradox of enrichment revisited», *Bull. Math. Biol.*, No. 48, pp. 493-508, 1986.
- 5) K. Mischaikow and G. S. K. Wolkowicz. «A predator-prey system involving group defense: A connection matrix approach», *Nonlin. Anal.* No. 14, pp. 955-969, 1990.
- 6) G. S. K. Wolkowicz. «Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defense», *SIAM J. Appl. Math.* No. 48, pp. 592-606, 1988.
- 7) F. A. Carrillo, F. Verduzco and J. Delgado. «Analysis of the Takens-Bogdanov bifurcation on m -parameterized vectors fields», *Int. J. Bif and Chaos*. Vol. 20, No. 4, pp. 995-1005, 2010.
- 8) C. S. Holling. «The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation», *Mem. Entomol. Soc., Canada*, No. 45, pp. 3-60, 1965.
- 9) J. Llibre and D. Xiao. «Global Dynamics of a Lotka-Volterra Model with Two Predators competing for one Prey», *SIAM J. Appl. Math.*, Vol. 74, No. 2, pp. 434-453, 2014.
- 10) J. F. Andrews. «A Mathematical Model for the Continuous Culture of Micro-organisms Utilizing Inhibitory Substrates», *Biotechnol. Bioeng.* 10, 707-723, 1968.

