

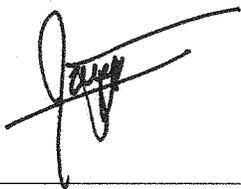
Dinámica no lineal de poblaciones

Autor: Daniel Espinosa Pérez

Asesor: Dr. Joaquín Delgado Fernández

Doctorado en Matemáticas
Departamento de Ciencias Básicas e Ingeniería
Universidad Autónoma Metropolitana–Unidad Iztapalapa
1° de Junio de 2017, México D.F.

Atte:



Vo. Bo. Dr. Joaquín Delgado Fernández.

DINÁMICA NO LINEAL DE POBLACIONES

PROYECTO PREDOCTORAL

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOAQUÍN DELGADO
ALUMNO: DANIEL ESPINOSA PÉREZ

INDICE

1. Introducción	1
2. Objetivos	2
3. Desarrollo del tema	2
3.1. Modelo de Lodka–Volterra	2
3.2. La metodología de Kolmogorov	4
3.3. La metodología de Bazykin	4
3.4. La función de depredación (respuesta funcional)	5
3.5. La función de fertilidad	7
3.6. Competencia entre presas y saturación del depredador	7
3.7. Competencia de presa por otros recursos y saturación del depredador	7
3.8. Modelo I: Reproducción del depredador no lineal y competencia entre las presas	9
3.9. Caso $0 < \gamma < 1$	12
3.10. Caso $1 < \gamma < \frac{4}{3}$	12
3.11. Caso $\gamma > \frac{4}{3}$	13
3.12. Caso $\gamma = \frac{4}{3}$	13
4. Avances	14
4.1. Modelo II: Saturación de depredador, competencia del depredador para otros recursos distintos de la presa y competencia entre presas	14
5. Calendario de trabajo	17
Bibliografía	17

1. INTRODUCCIÓN

En ecología, la dinámica poblacional de una especie, llevó a modelos matemáticos como la ecuación logística o el crecimiento exponencial. Posteriormente cuando se consideran dos especies que interactúan entre sí, aparecen los modelos depredador–presa como el descrito por Lodka–Volterra, el problema de este es que no es realista, es decir, la dinámica del modelo no aproxima los datos obtenidos en prácticas de campo. Por esta razón, los modelos depredador–presa siguen siendo propuestos y estudiados actualmente.

Existen dos líneas de trabajo cuando se incorporan modificaciones al modelo depredador–presa. El primero es la metodología de Kolmogorov, la cual está basada en considerar ecuaciones en general para el depredador así como para la presa. El segundo es la metodología de Bazykin, la cual consiste en incorporar las modificaciones paso a paso, misma que se utiliza en el desarrollo del presente trabajo de tesis.

De las interacciones que se producen en dominios espaciales y temporales, los patrones espaciales aparecen en la naturaleza modificando la dinámica temporal, así como las propiedades de estabilidad de las densidades de población. Por lo tanto, sus efectos deben tenerse en cuenta en los modelos ecológicos temporales que no implican explícitamente el espacio. Los organismos individuales se distribuyen en el espacio e interactúan con otros organismos presentes dentro de su dominio espacial. Los modelos de reacción–difusión pueden explicar tres tipos de fenómenos espaciales relevantes en ecología: las ondas de invasión por especies exóticas, la formación de patrones en el espacio homogéneo y los efectos del tamaño, forma y heterogeneidad del dominio espacial en la persistencia de las especies y la estructura de las comunidades. Los diferentes tipos de patrones de distribución de la población resultantes de los modelos espaciales de las poblaciones que interactúan, pueden ser etiquetados como patrón objetivo, patrón espiral, patrón de puntos y patrón de división de la punta. Bartumeus et al. [2] realizó el análisis de estabilidad lineal para un modelo depredador–presa con reacción–difusión con respuesta funcional dependiente de la tasa para el depredador y el comportamiento de inestabilidad llevada por la difusión es reportada así como las estructuras de Turing resultantes. [1]

La primera modificación al modelo depredador–presa es la incorporación de la reproducción del depredador no lineal y competencia entre las presas, lo cual se refleja en un término racional en la ecuación del depredador, la cual esta basada en suponer que el proceso de depredación es similar al mecanismo de reacción de una enzima [3].

La segunda modificación al modelo depredador–presa, consiste en suponer que la población de depredadores en ausencia de presas decae exponencialmente, también una cierta parte constante de la biomasa de presas consumidas se convierte en biomasa del depredador. Esto se refleja ahora, en un término racional en la ecuación de la presa [3].

Las herramientas matemáticas que utilizaremos en este trabajo son:

1. Método de la resultante, las curvas de bifurcaciones sillas–nodo y de Hopf.
2. Forma normal de la bifurcación Bogdanov–Takens (BT).
3. Inestabilidad de Turing.
4. El método de Pao de soluciones por arriba y por abajo.
5. Existencia local y existencia global para datos pequeños.
6. Estabilidad lineal y no lineal.
7. Semigrupos y operadores sectoriales.

2. OBJETIVOS

1. Determinación numérica de bifurcaciones de BT y BT degenerada (DBT) en el modelo II.
2. Prueba de la existencia de una familia a un parámetro de bifurcaciones DBT en el modelo II.
3. Los modelos I y II con difusión espacial. Estabilidad lineal y no lineal de los estados espacialmente homogéneos.

3. DESARROLLO DEL TEMA

3.1. Modelo de Lodka–Volterra. De acuerdo con Alan A. Berryman [5], el modelo depredador–presa está basado en la ecuación logística de Pierre François Verhulst, mismo que fue propuesto de manera independiente en 1920 por Alfred J. Lotka y en 1926 por Vito Volterra. Posteriormente se le han incluido modificaciones como la respuesta funcional de Michaelis–Menten–Holling.

El modelo de Lodka–Volterra considera una población homogénea, es decir, no se consideran variaciones de edad o tamaño y se supone que las especies crecen o decrecen de manera continua (Volterra 1926 [5]).

La dinámica de la población incluye la reproducción y muerte de los individuos, descrita por

$$\dot{x} = x[b(x) - d(x)], \quad (1)$$

en donde $b(x)$ y $d(x)$ representan las tasas de reproducción y muerte per cápita [4].

En el caso más simple, tanto la fecundidad y la mortalidad son independientes del tamaño de la población, lo cual nos lleva a la ecuación clásica de Malthus, es decir, el crecimiento exponencial,

$$\dot{x} = (b - d)x = ax. \quad (2)$$

Cuando existe reproducción sexual se supone que los individuos se mueven en la población como partículas brownianas, entonces la frecuencia de contacto entre individuos es proporcional al cuadrado de la densidad de la población y si se permite que la mortalidad natural sea independiente de la densidad de población [4], se tiene que

$$\dot{x} = kx^2 - dx = x(kx - d). \quad (3)$$

Si el comportamiento de la población depende cualitativamente de la condición inicial, es decir, la población inicial es mayor que el valor umbral $L = d/k$, entonces la población crece sin límite o se extingue.

Si la fecundidad depende del tamaño de la población, entonces

$$b(x) = bx/(N + x), \quad (4)$$

por lo tanto, la población crece de acuerdo a la ley hiperbólica (3) para poblaciones pequeñas $x \ll N$ y de acuerdo a la ley exponencial (2) para poblaciones grandes $x \gg N$.

Cuando en la ecuación (4) la mortalidad es distinta de cero pero independiente del tamaño de la población, entonces

$$\dot{x} = bx^2/(N + x) - dx. \quad (5)$$

Como menciona Berryman [5], Lotka (1925) derivó la ecuación logística, denominada “ley de crecimiento poblacional” y también propuso el primer modelo de interacciones depredador–presa. Posteriormente Volterra (1928) adopta el principio de acción de masas, es decir, supone que la respuesta de las poblaciones debe ser proporcional al producto de sus densidades de biomasa:

$$\dot{x} = ax - bxy, \quad (6a)$$

$$\dot{y} = -cy + dxy, \quad (6b)$$

en donde x y y son las densidades del depredador y la presa, a es la tasa de reproducción de la población de presas en ausencia del depredador, b es la tasa per capita del consumo de la presa por la población del depredador, c es la tasa de muerte natural del depredador y d/b es la fracción de biomasa de la presa que se convierte en biomasa del depredador.

Podemos integrar el sistema (6) dividiendo

$$\frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}} = \frac{-cy + dxy}{ax - bxy} = \frac{y(-c + dx)}{x(a - by)}.$$

Entonces

$$\int \frac{-c + dx}{x} dx = \int \frac{a - by}{y},$$

$$-c \ln(x) + dx = a \ln(y) + by + h,$$

en donde h es la constante de integración,

$$-c \ln(x) - a \ln(y) + dx + by = h.$$

Sea

$$V(x, y) = -c \ln(x) - a \ln(y) + dx + by,$$

el valor mínimo de V se localiza en el punto

$$(x_0, y_0) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right),$$

el cual es un equilibrio del sistema (6), entonces

$$V(x_0, y_0) = -c \ln \frac{c}{d} - a \ln \frac{a}{b} + c + a = h_0.$$

Cada órbita del sistema esta representada por una expresión de la forma $V(x, y) = h$ para alguna constante $h \geq h_0$.

Ahora hacemos el cambio de variable $x = x_0 + u$, $y = y_0 + v$, entonces

$$V(x, y) = -c \ln\left(\frac{c}{d} + u\right) - a \ln\left(\frac{a}{b} + v\right) + d\left(\frac{c}{d} + u\right) + b\left(\frac{a}{b} + v\right) = h.$$

Notemos que

$$-c \ln\left(\frac{c}{d} + u\right) = \ln\left(\frac{c}{d}\right) + \ln\left(1 + \frac{du}{c}\right),$$

si $h - h_0$ es pequeña, podemos usar la aproximación $\ln(x) \approx x - \frac{x^2}{2}$, entonces

$$-c \ln\left(\frac{c}{d} + u\right) \approx \ln\left(\frac{c}{d}\right) + \frac{du}{c} - \frac{d^2 u^2}{c^2},$$

$$-a \ln\left(\frac{a}{b} + v\right) \approx \ln\left(\frac{a}{b}\right) + \frac{bv}{a} - \frac{b^2 v^2}{a^2}.$$

Entonces las órbitas $V(x, y) = h$ son aproximadas por

$$-c \ln \frac{c}{d} - du + \frac{d^2 u^2}{c} - a \ln \frac{a}{b} - bv + \frac{b^2 v^2}{a} + c + du + a + bv = h,$$

luego

$$h - h_0 = \frac{d^2 u^2}{c} + \frac{b^2 v^2}{a} = h + c \ln \frac{c}{d} + a \ln \frac{a}{b} - c - a,$$

el cual representa una elipse, si $h > h_0$, con centro en el punto de equilibrio (x_0, y_0) . [7]

Si tomamos el siguiente cambio de variable

$$x = \frac{a}{d}u, \quad y = \frac{a}{b}v, \quad t = \frac{\tau}{a},$$

entonces el sistema (6) se transforma en

$$\dot{u} = u - uv, \tag{7a}$$

$$\dot{v} = -\gamma v + uv, \tag{7b}$$

en donde $\gamma = \frac{c}{a}$.

El plano fase obtenido numéricamente con MatCont [9] se muestra en la figura 1.

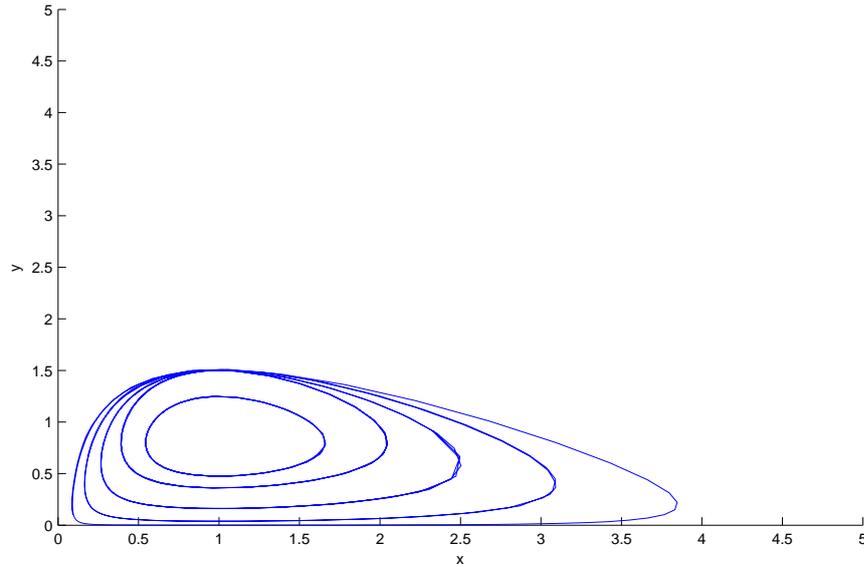


FIGURA 1. Plano fase del modelo de Lotka–Volterra (6).

3.2. La metodología de Kolmogorov. De acuerdo con [8, Cap. 9], las ecuaciones (6) implican que la población de presas en ausencia de depredadores, crecerá exponencialmente. Esto puede corregirse introduciendo un término autolimitante para el crecimiento de la presa, reduciendo la ecuación (6a), para $y = 0$ a un modelo logístico $\dot{x} = ax(1 - x/K)$. Georgii Frantsevitch Gause propuso el principio de exclusión competitiva [10], el cual establece que dos especies compitiendo por el mismo recurso no pueden coexistir a valores de población constantes si otros factores ecológicos permanecen constantes. Esto se traduce en un sistema de ecuaciones más general:

$$\dot{x} = xg(x) - yp(x), \quad (8a)$$

$$\dot{y} = yq(x), \quad (8b)$$

en donde g la tasa de crecimiento de la presa en ausencia de depredadores.

Volterra (1928) propuso que las tasas de crecimiento lineales no podrían justificar tasas de crecimiento reales. Sin embargo, es Kolmogorov quien considera el caso más general posible:

$$\dot{x} = xS(x, y), \quad (9a)$$

$$\dot{y} = xW(x, y), \quad (9b)$$

suponiendo que las tasas de crecimiento S y W son diferenciables continuamente. Si el número de depredadores crece, entonces las tasas de crecimiento de las dos poblaciones decrece

$$\frac{\partial S}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial W}{\partial y} < 0. \quad (10)$$

En [8] se menciona que en [14], hay una condición que describe el comportamiento de (9) en la frontera del cuadrante positivo, el único equilibrio $(K, 0)$ está compuesto de solo por presas y puede ser invadido por depredadores:

$$W(K, 0) > 0, \quad (11)$$

Entonces existe un equilibrio con coexistencia de las dos especies. Falta una condición que garantice que existe solo un punto de equilibrio. Esto podría ser consecuencia de

$$\frac{\partial S}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial W}{\partial y} > 0. \quad (12)$$

Kolmogorov también notó que la validez de esta condición no es clara si x es pequeño, el *efecto Allee*: la tasa de crecimiento puede decrecer y volverse negativa si la densidad de la población es suficientemente pequeña.

3.3. La metodología de Bazykin. Alexander A. Bazykin [4] retomó el trabajo de Kolmogorov, mediante el análisis de la estructura espacio–tiempo de los procesos poblacionales e incorpora el concepto de *frontera peligrosa*. Bazykin va construyendo modelos matemáticos basados en la ecología misma, por ejemplo la incorporación de factores estabilizadores y desestabilizadores, aumentando gradualmente la complejidad de estos, así como el estudio de cada uno mediante la teoría de bifurcaciones.

En el área de reacciones posibles de ecosistemas, Bazykin considera que hay dos casos importantes:

1. Cuando existe un umbral o nivel crítico de influencias externas. En particular, cuando las influencias son débiles por debajo del valor umbral y son indetectables para un observador externo, a lo cual se le llama *resistencia* del sistema ecológico.
2. La reacción contra intuitiva, es decir, cuando las influencias externas actúan contrario al sentido común.

También hay dos complicaciones en la modelación matemática:

1. Las interacciones de varias especies interconectadas son no lineales.
2. Los sistemas biológicos son únicos.

Otra desventaja del modelo de Volterra (6) es que algunos factores o efectos que no se tomaron en cuenta, resulta en modificaciones cualitativas del comportamiento del sistema [3].

El sistema de Volterra (6) está construido de manera similar a las ecuaciones de cinética química. Bazykin [3] propone que el proceso de depredación es completamente similar al mecanismo de reacción de una enzima:



en donde S es el sustrato, E es la enzima, ES es el complejo sustrato–enzima y P es el producto de la reacción. La cinética de esta reacción cumple con la ecuación de Michaelis–Menten [13],

$$v = \frac{d[P]}{dt} = \frac{V_{max}[S]}{K_m + [S]},$$

es decir

$$\dot{x} = -\frac{bNxy}{N+x}, \quad (13)$$

en donde x es la concentración de la presa, y es la concentración de los depredadores, N es el análogo a la constante de Michaelis, bN es la tasa máxima de depredación por unidad de concentración del depredador y b es la constante de la frecuencia de encuentros depredador–presa.

Si la población de presas en ausencia de depredadores crece exponencialmente, entonces

$$\dot{x} = ax - \frac{bxy}{1+\alpha x}, \quad (14)$$

en donde $\alpha = 1/N$. Para concentraciones bajas de presas ($x \ll N$) la ecuación (14) se aproxima a la ecuación de Volterra correspondiente, mientras que para densidades de población de presas grandes la tasa de depredación está determinada exclusivamente por el número de depredadores,

$$\dot{x} \approx ax - bNy = ax - By \quad (x \gg N). \quad (15)$$

En el caso de la población del depredador, bajo la suposición de Volterra, las poblaciones de depredadores en ausencia de presas decaen exponencialmente, entonces una parte constante de la biomasa de presa consumida se convierte en biomasa del depredador:

$$\dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1+\alpha x}. \quad (16)$$

Cuando el número de presas es suficientemente grande ($x \gg N$), la tasa de crecimiento de la población del depredador será determinada exclusivamente por su magnitud,

$$\dot{y} \approx -cy + dNy = Dy \quad (x \gg N), \quad (17)$$

en donde D es el potencial biótico del depredador.

Así Bazykin obtiene el sistema [3]

$$\dot{x} = ax - \frac{bxy}{1+\alpha x}, \quad (18a)$$

$$\dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1+\alpha x}. \quad (18b)$$

3.4. La función de depredación (respuesta funcional). Otra generalización del sistema (6) propuesta por Bazykin [4] es:

$$\dot{x} = A(x) - B(x, y), \quad (19a)$$

$$\dot{y} = -C(y) + D(x, y), \quad (19b)$$

en donde todos los términos ahora son funciones de las correspondientes densidades de población.

La función $B(x, y)$ describe la tasa a la cual la presa es consumida. Cuando se considera la dependencia de la tasa de depredación con respecto a la densidad de la presa, la denotamos por $B(x, \cdot)$ y se le llama *función de depredación trófica*. Ivlev [12] propone esta dependencia como:

$$\rho = R(1 - e^{-\xi}), \quad (20)$$

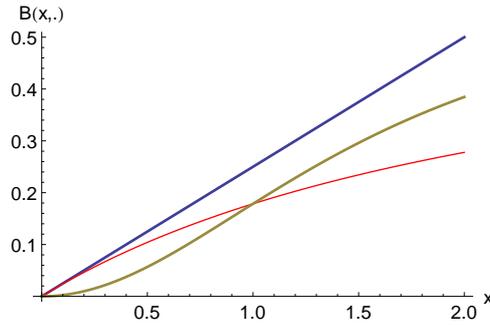


FIGURA 2. Ejemplos de las funciones tróficas: (azul) tipo I, (roja) tipo II y (verde) tipo III.

en donde ρ es el consumo del depredador, R es el límite de consumo, p es la densidad de población de la presa medida como la cantidad de comida disponible para el depredador y ξ es una constante cuya dimensión es la inversa de la densidad de población. La ecuación (20) se puede reescribir como

$$B(x, \cdot) = B_{max}(1 - e^{-\xi x}). \quad (21)$$

En el área de microbiología, Jaques Monod [16] propuso la expresión

$$\mu = \mu_{max} \frac{S}{K_S + S},$$

en donde, μ es la tasa de crecimiento específica de los microorganismos, μ_{max} es la razón de crecimiento específico máximo, S es la concentración del substrato limitante del crecimiento y K_S es la constante de velocidad media. En este caso

$$B(x, \cdot) = \frac{bx}{1 + \alpha x}, \quad (22)$$

en donde $b/\alpha = B_{max}$ es el consumo máximo por depredador y $1/\alpha$ es la densidad de población de la presa a la cual el consumo del depredador es la mitad del valor máximo [3].

Holling (1965) [11] observó que la función trófica puede ser cualitativamente distinta de la lineal. En este caso, $B(x, \cdot)$ es tangente a la abscisa en el origen, tiene la forma general

$$B(x, \cdot) = \frac{bx^2}{1 + \alpha_1 + \alpha_2 x^2}, \quad (23)$$

además hay tres tipos de funciones tróficas que se muestran en la figura 2.

La relación entre la tasa de depredación y la densidad de población del depredador en el caso más simple, es de la forma

$$B(x, y) = yB(x). \quad (24)$$

En este modelo, se supone los depredadores individualmente no interactúan con otros, en particular, no compiten.

Si suponemos que la competencia entre los depredadores por la presa es despreciable cuando la densidad de población del depredador tiende a cero y que es feroz cuando la densidad de población del depredador crece sin límite, entonces se tiene la dependencia

$$B(\cdot, y) = by/(1 + \beta y), \quad (25)$$

en donde $1/\beta$ es la densidad de población del depredador a la cual el consumo del depredador es la mitad de lo que sería en ausencia de competencia por la presa.

Por otro lado, si no hubiese evidencia experimental de la interrelación entre la saturación del depredador y la competencia del depredador por la presa, entonces la función $B(x, y)$ toma la forma

$$B(x, y) = B(x, \cdot) \cdot B(\cdot, y). \quad (26)$$

Para que pueda considerarse una función $B(x, y)$ más específica también hay que tomar en cuenta:

1. la saturación del depredador (función trófica de tipo II de Holling).
2. la dependencia no lineal de la tasa de depredación sobre la densidad de población de la presa a niveles bajos (función trófica de tipo III de Holling).
3. la competencia entre depredadores por la presa.

La función $B(x, y)$ está descrita por medio de las funciones que aparecen en la tabla 1 y se ilustran en la figura 2.

Competencia	I	II	III
No	bxy	$\frac{bxy}{1 + \alpha x}$	$\frac{bx^2y}{1 + \alpha x^2}$
Si	$\frac{bxy}{1 + \beta y}$	$\frac{bxy}{(1 + \alpha x)(1 + \beta y)}$	$\frac{bx^2y}{(1 + \alpha x^2)(1 + \beta y)}$

TABLA 1. Algunos tipos de funciones tróficas.

3.5. La función de fertilidad. Ivlev [12] también señala que la dependencia de la tasa de crecimiento de la población respecto a los hábitos alimenticios es compleja e introduce un factor adicional al modelo (6). A densidades pequeñas del depredador la tasa de reproducción puede estar limitada por la ausencia de socios potenciales de crianza. Así esta tasa se toma como proporcional no solo a la densidad de población sino al cuadrado de este valor. Por lo que la función de fertilidad $D(x, y)$ se transforma en

$$D(x, y) = \frac{dy}{N_y + y} B(x, y), \quad (27)$$

en donde N_y es la densidad de población del depredador a la cual la tasa de reproducción es la mitad de la tasa máxima alcanzada cuando la presa es abundante.

La población del depredador puede además estar limitada por la falta de otros recursos limitados, como el tamaño del habitat deseable para que el depredador viva y se reproduzca. Entonces es natural permitir la competencia de depredador introduciendo un término cuadrático negativo en la ecuación de la tasa de densidad del depredador, por lo cual $C(y)$ se ve como

$$C(y) = -cy - hy^2, \quad (28)$$

en donde h es el coeficiente de competencia para otros recursos distintos de la presa.

3.6. Competencia entre presas y saturación del depredador. Si se reemplaza la respuesta funcional lineal por una hipérbolica y la densidad del depredador no es muy grande que interfiera entre ellos en la búsqueda de presas, entonces se puede suponer que la tasa de muerte a causa de los depredadores es lineal en la densidad del depredador. También se supone que la tasa de reproducción es proporcional a la tasa de muerte del depredador. Entonces

$$\begin{aligned} x' &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - yh(x), \\ y' &= y(-c + dh(x)), \end{aligned}$$

en donde $r, K, c, d > 0$ y $h(x) = \#$ presas capturadas por el depredador por unidad de tiempo.

Los ecologistas han encontrado en prácticas de campo que a tiempos grandes T , en promedio el depredador realiza N cacerías en un ambiente con densidad de presa x , entonces $h = N/T$. Si la razón de búsqueda del depredador es s unidades de área por unidad de tiempo, y cada presa requiere un tiempo τ para que la presa lo manipule antes de volver a la búsqueda de otra presa, entonces el depredador en promedio pasa un tiempo $T - N\tau$ buscando, cubriendo un área $s(T - N\tau)$, en el cual encuentra $xs(T - N\tau)$ presas, así que $N = xs(T - N\tau)$ ó

$$h(x) = \frac{N}{T} = \frac{sx}{1 + s\tau x}, \quad (29)$$

el cual corresponde a una respuesta funcional de Holling tipo II. Entonces

$$\begin{aligned} x' &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{sx}{1 + s\tau x}, \\ y' &= y \left(-c + d \frac{sx}{1 + s\tau x}\right), \end{aligned} \quad (30)$$

Este es el modelo de Rosenzweig–MacArthur [17]. Bazykin [4] propone el siguiente caso particular del modelo (30):

$$\dot{x} = ax \frac{K - x}{K} - \frac{bxy}{1 + Ax}, \quad (31a)$$

$$\dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1 + Ax}. \quad (31b)$$

3.7. Competencia de presa por otros recursos y saturación del depredador. Cuando el sistema simultáneamente permite la fuerza estabilizadora de la competencia del depredador por otros recursos distintos de la presa y la fuerza desestabilizadora de la saturación del depredador, entonces se tiene el sistema [3, ec. 11]

$$\dot{x} = ax - \frac{bxy}{1 + Ax}, \quad (32)$$

$$\dot{y} = -cy + \frac{dxy}{1 + Ax} - ey^2. \quad (33)$$

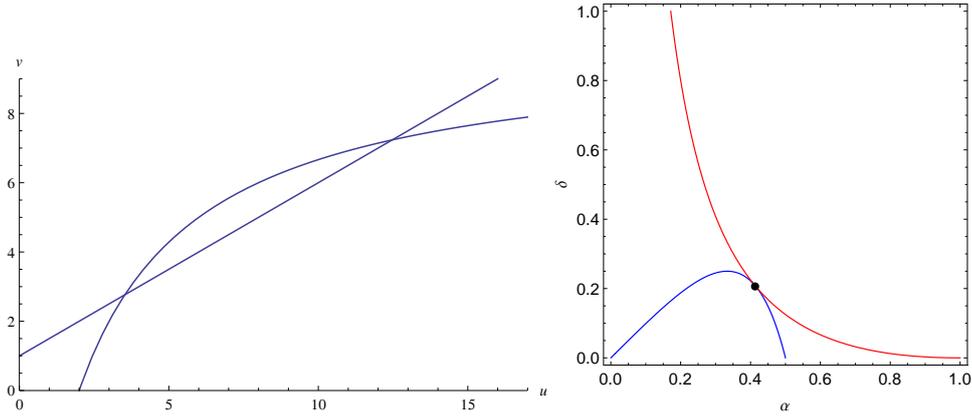


FIGURA 3. (Izquierda) Gráficas de las ceroclinas (36) del sistema (35). (Derecha) Diagrama de bifurcaciones del sistema (35), curva de Hopf (azul), curva de sillan–nodo (rojo) y \bullet es la bifurcación de Bogdanov–Takens.

Tomando el rescalamiento

$$t = \frac{\tau}{a}, x = \frac{a}{d}u, y = \frac{a}{b}v,$$

obtenemos el modelo [4, ec. 3.4.8]:

$$\dot{u} = u - \frac{uv}{1 + \alpha u}, \quad (34a)$$

$$\dot{v} = -\gamma v + \frac{uv}{1 + \alpha u} - \delta v^2, \quad (34b)$$

en donde

$$\gamma = \frac{c}{a}, \alpha = A \frac{a}{d}, \delta = e \frac{a}{b}.$$

Primero consideramos el caso $\gamma = 1$. Entonces (34) se transforma en

$$\dot{u} = u - \frac{uv}{1 + \alpha u}, \quad (35a)$$

$$\dot{v} = -v + \frac{uv}{1 + \alpha u} - \delta v^2, \quad (35b)$$

cuyas ceroclinas son

$$v = 1 + \alpha u, \quad (36a)$$

$$v = \frac{(1 - \alpha)u - 1}{\delta(1 + \alpha u)}, \quad (36b)$$

cuyas gráficas se muestran en la figura 3.

Si $\alpha > 1$ y por la naturaleza del problema $u, v > 0$, entonces

$$\frac{u}{1 + \alpha u} > 1,$$

$$1 - \frac{u}{1 + \alpha u} > 0,$$

$$1 - \frac{u}{1 + \alpha u} + \delta v^2 > 0,$$

por lo tanto $\dot{v} < 0$.

Cuando $\alpha < 1$ hay tres puntos de equilibrio en el primer cuadrante:

$$u = 0, v = 0,$$

$$u = -\frac{2\alpha\delta + \sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + \alpha - 1}{2\alpha^2\delta}, v = -\frac{\sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + \alpha - 1}{2\alpha\delta}, \quad (37)$$

$$u = \frac{-\alpha(2\delta + 1) + \sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + 1}{2\alpha^2\delta}, v = \frac{\sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} - \alpha + 1}{2\alpha\delta}, \quad (38)$$

los cuales son números reales cuando

$$(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta \geq 0,$$

es decir

$$\delta \leq \frac{(\alpha - 1)^2}{4\alpha}, \quad (39)$$

en particular, los dos puntos de equilibrio no triviales coinciden cuando la igualdad ocurre, de hecho es la tangencia de las ceroclinas descrita por Bazykin; por otro lado, dicha igualdad nos da la curva de bifurcaciones sillas–nodo, las cuales aparecen cuando existe un valor propio cero asociado a un punto de equilibrio.

Ahora calculamos la jacobiana del sistema (35)

$$A = \begin{pmatrix} 1 - \frac{v}{(\alpha u + 1)^2} & -\frac{u}{\alpha u + 1} \\ \frac{u}{(\alpha u + 1)^2} & \frac{u}{\alpha u + 1} - 2\delta v - 1 \end{pmatrix} \quad (40)$$

evaluando en los puntos de equilibrio no triviales anteriormente obtenidos, después calculamos la traza de ambas matrices, la cual nos da las dos componentes de la curva de bifurcaciones de Hopf,

$$\frac{\alpha \left(-\sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + \alpha + 2 \right) + \sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} - 1}{2\alpha} = 0, \quad (41)$$

$$-\frac{-\alpha \left(\sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + \alpha + 2 \right) + \sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha\delta} + 1}{2\alpha} = 0. \quad (42)$$

Por otro lado, utilizando la igualdad en (39), junto con las ecuaciones (41) y (42) podemos encontrar el punto donde las curvas de sillas–nodo y de Hopf, se intersectan

$$(\alpha, \delta) = \left(-1 + \sqrt{2}, \frac{-1 + \sqrt{2}}{2} \right), \quad (43)$$

el cual corresponde a una bifurcación de codimensión 2 en la cual un punto de equilibrio tiene dos valores propios cero, la cual es conocida como la *bifurcación de Bogdanov–Takens* (BT).

De acuerdo con [6, 18], también existe otra curva de bifurcación, es decir, la curva de bifurcaciones homoclínicas, cuyas órbitas nacen y desaparecen del mismo punto de equilibrio. Dado que estas últimas son bifurcaciones globales, no se pueden calcular analíticamente, así que, la obtendremos numéricamente utilizando MatCont [9]. El diagrama de bifurcaciones del sistema (35) se muestra a continuación.

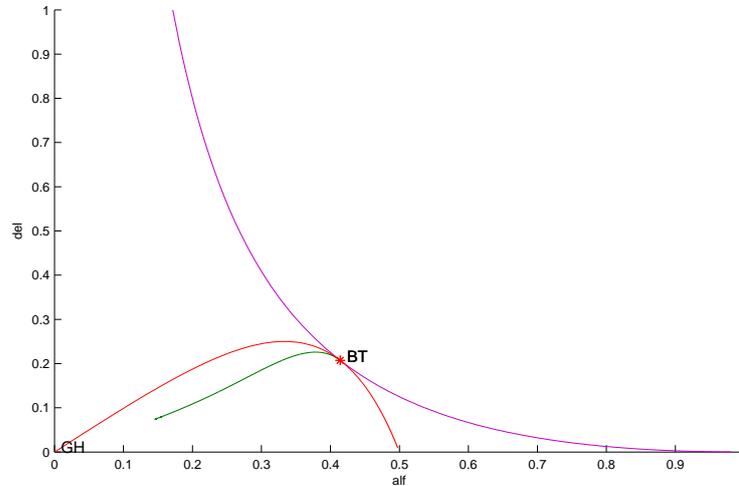


FIGURA 4. Diagrama de bifurcaciones del sistema (35), en morado la curva de sillas–nodo, en rojo la curva de bifurcaciones de Hopf y en verde la curva de homoclínicas.

Posteriormente mostramos los retratos fase de cada una de las regiones obtenidas anteriormente.

3.8. Modelo I: Reproducción del depredador no lineal y competencia entre las presas. El siguiente modelo de Bazykin, incorpora un factor desestabilizador de la reproducción no lineal del depredador así como la fuerza estabilizadora de la competencia entre las presas:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax \frac{K - x}{K} - bxy, \\ \dot{y} &= -cy + dx \frac{y^2}{N + y}, \end{aligned}$$

Aplicando el rescalamiento

$$t = \frac{\tau}{a}, \quad x = \frac{a}{d}u, \quad y = \frac{a}{b}v,$$

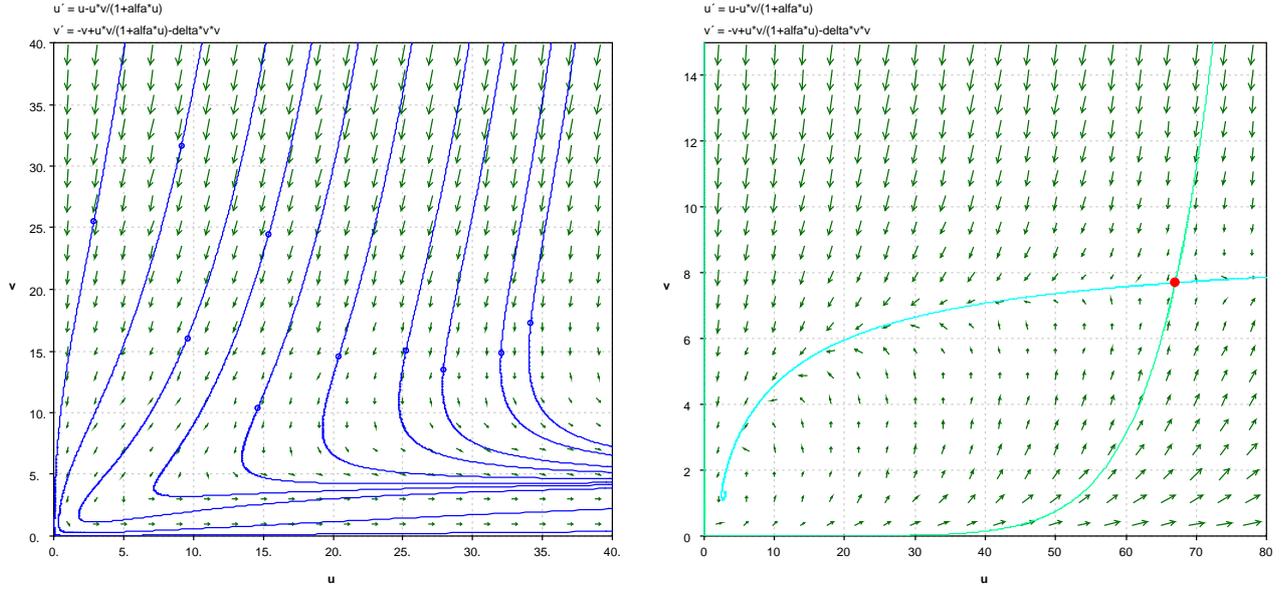


FIGURA 5. (Izquierda) Retrato fase del sistema (35) para $\alpha = 0.4$ y $\delta = 0.3$. (Derecha) Retrato fase del sistema (35) para $\alpha = 0.1$ y $\delta = 1.0$.

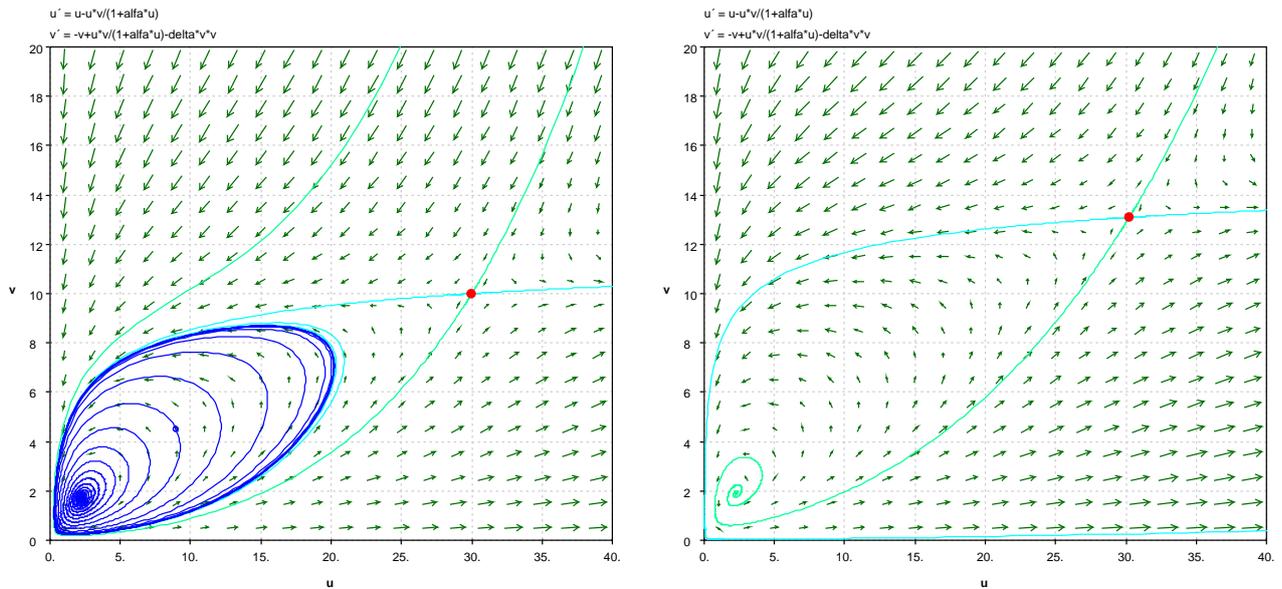


FIGURA 6. (Izquierda) Retrato fase del sistema (35) para $\alpha = 0.3$ y $\delta = 0.2$. (Derecha) Retrato fase del sistema (35) para $\alpha = 0.4$ y $\delta = 0.1$.

obtenemos el sistema [4, ec. 3.4.16]

$$\dot{u} = u - uv - \epsilon u^2, \quad (44a)$$

$$\dot{v} = -\gamma v + \frac{wv^2}{n+v}, \quad (44b)$$

en donde

$$\gamma = \frac{c}{a}, \quad \epsilon = \frac{a}{d}K, \quad n = b\frac{N}{a}.$$

Las ceroclinas del sistema (44) son

$$u = \frac{1-v}{\epsilon}, \quad (45a)$$

$$v = \frac{n\gamma}{u-\gamma}, \quad (45b)$$

las cuales se muestran en la figura 7.

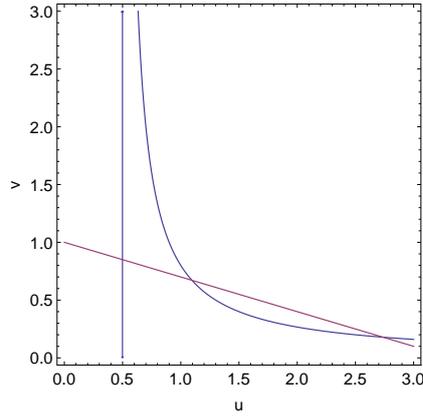


FIGURA 7. Ceroquinas del sistema (44).

Los puntos de equilibrio del sistema (44) son

$$\begin{aligned} u = 0, v = 0, \\ u = \frac{1}{\epsilon}, v = 0, \end{aligned} \quad (46)$$

$$u = \frac{1 + \gamma\epsilon + \sqrt{(\gamma\epsilon - 1)^2 - 4\gamma n\epsilon}}{2\epsilon}, v = \frac{1}{2} \left(1 - \gamma\epsilon - \sqrt{(\gamma\epsilon - 1)^2 - 4\gamma n\epsilon} \right), \quad (47)$$

y

$$u = \frac{1 + \gamma\epsilon - \sqrt{(\gamma\epsilon - 1)^2 - 4\gamma n\epsilon}}{2\epsilon}, v = \frac{1}{2} \left(1 - \gamma\epsilon + \sqrt{(\gamma\epsilon - 1)^2 - 4\gamma n\epsilon} \right). \quad (48)$$

La matriz jacobiana asociada al sistema (44) es

$$A = \begin{pmatrix} -2u\epsilon - v + 1 & -u \\ \frac{v^2}{n+v} & \frac{uv(2n+v)}{(n+v)^2} - \gamma \end{pmatrix}. \quad (49)$$

Los valores propios de (49) evaluada en el origen son 1 y $-\gamma$, como $\gamma > 0$, el origen es un punto silla, mientras que al evaluar (49) en el punto (46) los valores propios obtenidos son -1 y $-\gamma$, entonces tenemos un nodo estable.

Dado que los valores propios que se obtienen al evaluar la matriz jacobiana (49), son expresiones difíciles de analizar, vamos a calcular analíticamente mediante el método de la resultante y las curvas de bifurcaciones de sillan-nodo.

Primero calculamos la resultante de las ecuaciones (44) con respecto a v

$$\text{Res}(f, g, v) = -\frac{(u^2\epsilon - u)(\gamma nu + u^3\epsilon - \gamma u^2\epsilon - u^2 + \gamma u)}{nu + u^2(-\epsilon) + u},$$

el factor no trivial que nos interesa es

$$\gamma + \gamma n + u^2\epsilon - \gamma u\epsilon - u,$$

del cual tomamos ahora el discriminante con respecto a u

$$R = \gamma^2\epsilon^2 - 2\gamma\epsilon - 4\gamma n\epsilon + 1 = (1 - \gamma\epsilon)^2 - 4\gamma n\epsilon, \quad (50)$$

el cual es la condición de tangencia [4, ec. 3.4.17] que Bazykin obtiene, la cual corresponde a la superficie de sillan-nodo y cuya gráfica se muestra en la figura 8.

Ahora calculamos la traza de la matriz jacobiana (49)

$$\text{Tr}(A) = -\gamma - \frac{uv^2}{(n+v)^2} + v \left(\frac{2u}{n+v} - 1 \right) - 2u\epsilon + 1, \quad (51)$$

luego calculamos $\text{Res}(\text{Tr}(A), f, u)$ y de aquí consideramos el factor no trivial

$$-(-1+v)v(2n+v) + (n+v)^2(-1+v-\gamma)\epsilon, \quad (52)$$

análogamente de $\text{Res}(\text{Tr}(A), g, u)$ obtenemos el factor no trivial

$$2\gamma\epsilon(n+v)^2 - \gamma nv + (v-1)v(n+v), \quad (53)$$

finalmente calculamos la resultante de las expresiones (52) y (53) con respecto a v , obteniendo así la superficie de bifurcaciones de Hopf,

$$\gamma\epsilon(\gamma\epsilon - 1) + n^2\epsilon + n(-3\gamma\epsilon + \gamma + 2\epsilon - 1) + \epsilon = 0, \quad (54)$$

la cual se ilustra en la figura 8.

Como propone Bazykin vamos a analizar cuatro casos dependiendo de un valor fijo del parámetro γ .

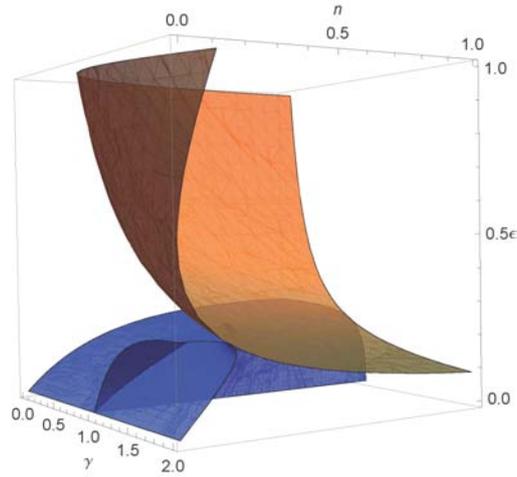


FIGURA 8. Superficie de bifurcaciones de Hopf (azul) y de sillas-nodo (marron) del sistema (44).

3.9. Caso $0 < \gamma < 1$. Consideramos $\gamma = \frac{1}{2}$. En este caso solo ocurre una bifurcación de Bogdanov–Takens en el punto $(n, \epsilon) = (-\frac{4}{3}, -6)$ el cual no se considera debido a la naturaleza del sistema. La curva de sillas–nodo encontrada analíticamente viene dada por:

$$4 - 4\epsilon - 8n\epsilon + \epsilon^2 = 0,$$

mientras que para la curva de bifurcaciones de Hopf obtenemos

$$-2n + 2\epsilon + 2n\epsilon + 4n^2\epsilon + \epsilon^2 = 0,$$

ambas se ilustran en la figura 9.

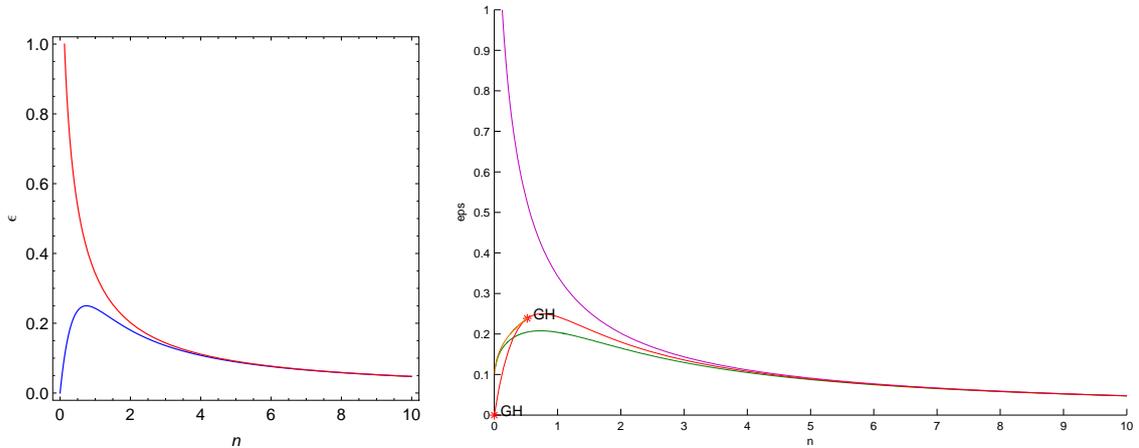


FIGURA 9. (Izquierda) Curvas de bifurcaciones sillas–nodo (rojo) y de Hopf (azul) para $\gamma = \frac{1}{2}$. (Derecha) Bifurcaciones sillas–nodo (morado), Hopf (rojo), homoclínicas (verde) y Bautin (naranja) para $\gamma = \frac{1}{2}$.

Después obtenemos numéricamente utilizando MatCont ([9]), el diagrama completo del sistema 44 el cual aparece en la figura 9.

3.10. Caso $1 < \gamma < \frac{4}{3}$. Fijemos $\gamma = \frac{11}{10}$. De manera analítica obtenemos la curva de bifurcaciones silla nodo

$$100 - 220\epsilon - 440n\epsilon + 121\epsilon^2 = 0,$$

mientras que la curva de bifurcaciones de Hopf esta dada por

$$10n - 10\epsilon - 130n\epsilon + 100n^2\epsilon + 121\epsilon^2 = 0.$$

Ahora la bifurcación BT ocurre en el punto

$$(n, \epsilon) = \left(\frac{1}{240}(-141 + 11\sqrt{561}), \frac{1}{11}(-21 + \sqrt{561}) \right),$$

todo se ilustra en la figura (10).

El diagrama de bifurcaciones obtenido numéricamente se muestra en la figura 10.

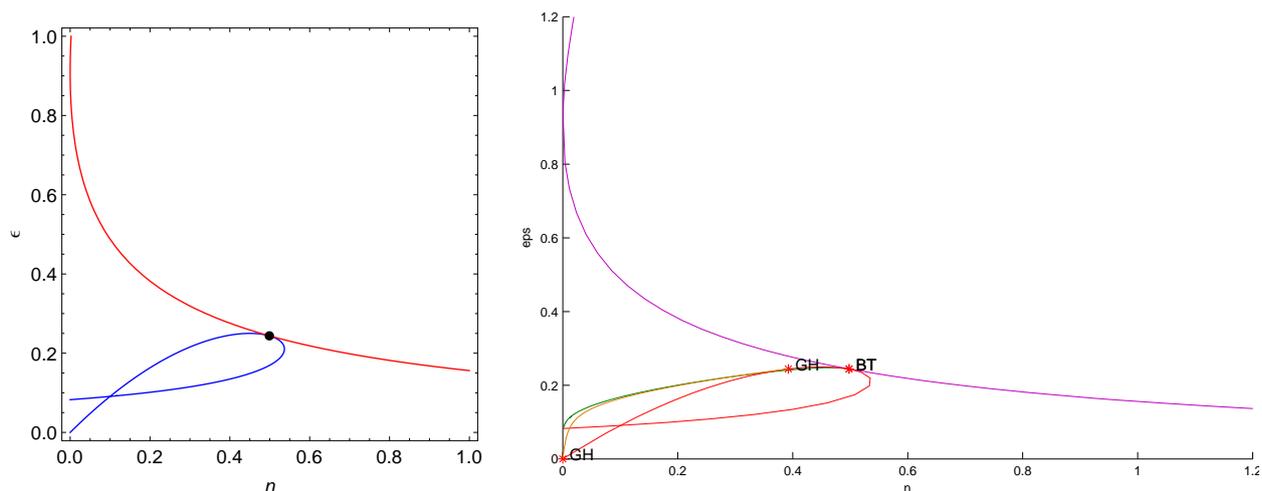


FIGURA 10. (Izquierda) Curvas de bifurcaciones sillas–nodo (rojo) y de Hopf (azul) para $\gamma = \frac{11}{10}$. Bifurcaciones sillas–nodo (morado), Hopf (rojo), homoclínicas (verde) y Bautin (naranja) para $\gamma = \frac{11}{10}$.

3.11. Caso $\gamma > \frac{4}{3}$. Considerando $\gamma = \frac{5}{3}$ obtenemos analíticamente la curva de bifurcaciones de sillas–nodo,

$$9 - 30\epsilon - 60n\epsilon + 25\epsilon^2 = 0,$$

así como la curva de bifurcaciones de Hopf

$$6n - 6\epsilon - 27n\epsilon + 9n^2\epsilon + 25\epsilon^2 = 0.$$

En este caso, la bifurcación BT ocurre en el punto

$$(n, \epsilon) = \left(\frac{1}{42}(-37 + 5\sqrt{85}), \frac{1}{5}(-8 + \sqrt{85}) \right),$$

todo esto se ilustra en la figura 11

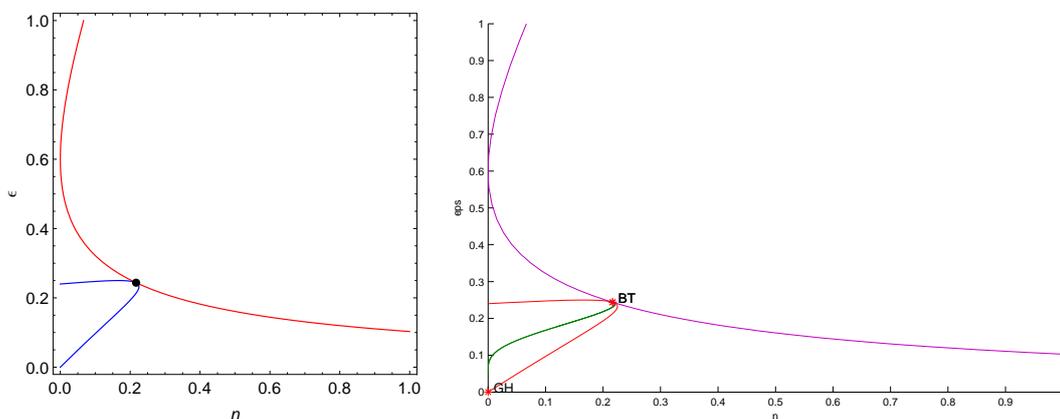


FIGURA 11. (Izquierda) Curvas de bifurcaciones sillas–nodo (rojo) y de Hopf (azul) para $\gamma = \frac{5}{3}$. (Derecha) Bifurcaciones sillas–nodo (morado), Hopf (rojo) y homoclínicas (verde) para $\gamma = \frac{5}{3}$.

El diagrama de bifurcaciones obtenido numéricamente se muestra en la figura 11.

3.12. Caso $\gamma = \frac{4}{3}$. En el caso $\gamma = \frac{4}{3}$, resolviendo el sistema de ecuaciones (50) y (54), obtenemos el punto

$$(n, \epsilon) = \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{4} \right),$$

el cual nuevamente corresponde a un punto de Bogdanov–Takens y se ilustra en la figura 12.

El punto $(\gamma, n, \epsilon) = \left(\frac{4}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{4} \right)$ corresponde a una bifurcación de Bogdanov–Takens degenerada [15].

El diagrama de bifurcaciones obtenido numéricamente se muestra en la figura 12.

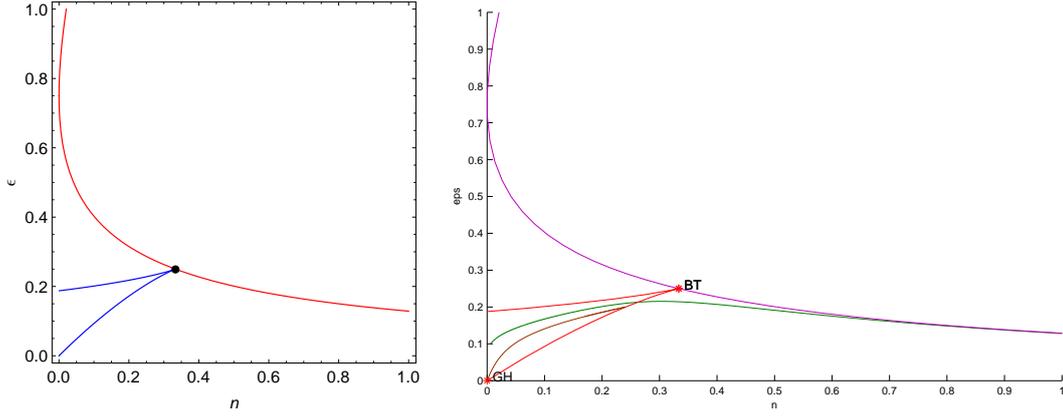


FIGURA 12. (Izquierda) Diagrama de bifurcaciones del sistema (44) para $\gamma = \frac{4}{3}$. (Derecha) Bifurcaciones sillas–nodo (morado), Hopf (rojo), homoclínicas (verde) y ciclos límite (marron) para $\gamma = \frac{4}{3}$.

4. AVANCES

4.1. Modelo II: Saturación de depredador, competencia del depredador para otros recursos distintos de la presa y competencia entre presas. Cuando se incluye el factor adicional de competencia entre presas en el modelo (32), se obtiene el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - \frac{bxy}{1 + Ax} - ex^2, \\ \dot{y} &= -cy + \frac{dxy}{1 + Ax} - hy^2.\end{aligned}$$

Aplicando el rescalamiento

$$t = \frac{\tau}{a}, \quad x = u \frac{a}{d}, \quad y = v \frac{a}{b},$$

el sistema anterior se transforma en [4, ec. 3.5.4]

$$\dot{u} = u - \frac{uv}{1 + \alpha u} - \epsilon u^2, \quad (55a)$$

$$\dot{v} = -\gamma v + \frac{uv}{1 + \alpha u} - \delta v^2, \quad (55b)$$

en donde

$$\gamma = \frac{c}{a}, \quad \alpha = \frac{Aa}{d}, \quad \epsilon = \frac{e}{d}, \quad \delta = \frac{h}{b}.$$

La superficie bifurcaciones de sillas–nodo es

$$\begin{aligned}\alpha^4 \gamma^2 \delta + 4\alpha^3 \gamma^3 \epsilon + 2\alpha^3 \gamma^2 \delta \epsilon - 2\alpha^3 \gamma \delta - 4\alpha^3 \delta^2 + \alpha^2 \gamma^2 \delta \epsilon^2 - 12\alpha^2 \gamma^2 \epsilon - 22\alpha^2 \gamma \delta \epsilon - 12\alpha^2 \delta^2 \epsilon \\ + \alpha^2 \delta - 20\alpha \gamma \delta \epsilon^2 + 12\alpha \gamma \epsilon - 12\alpha \delta^2 \epsilon^2 + 20\alpha \delta \epsilon - 4\delta^2 \epsilon^3 - 8\delta \epsilon^2 - 4\epsilon = 0, \quad (56)\end{aligned}$$

cuya proyección a \mathbb{R}^3 puede verse en la figura 13. Por otro lado, la superficie de bifurcaciones de Hopf es

$$\begin{aligned}\alpha^3 \gamma^3 \delta + \alpha^3 \gamma \delta^2 - \alpha^3 \gamma \delta - \alpha^3 \delta^2 + \alpha^2 \gamma^3 \delta \epsilon + 4\alpha^2 \gamma^2 \delta \epsilon - 2\alpha^2 \gamma^2 \delta - 4\alpha^2 \gamma^2 \epsilon + 3\alpha^2 \gamma \delta^2 \epsilon - 2\alpha^2 \gamma \delta^2 - 7\alpha^2 \gamma \delta \epsilon \\ - 3\alpha^2 \delta^2 \epsilon + \alpha^2 \delta^2 + 4\alpha \gamma^2 \delta \epsilon^2 - 4\alpha \gamma^2 \epsilon^2 + 3\alpha \gamma \delta^2 \epsilon^2 - 4\alpha \gamma \delta^2 \epsilon + \alpha \gamma \delta^2 - 7\alpha \gamma \delta \epsilon^2 - 2\alpha \gamma \delta \epsilon + \alpha \gamma \delta + 4\alpha \gamma \epsilon - 3\alpha \delta^2 \epsilon^2 \\ + 2\alpha \delta^2 \epsilon + \alpha \delta^2 + 4\alpha \delta \epsilon + \gamma \delta^2 \epsilon^3 - 2\gamma \delta^2 \epsilon^2 + \gamma \delta^2 \epsilon - \gamma \delta \epsilon^3 + 6\gamma \delta \epsilon^2 - \gamma \delta \epsilon - 4\gamma \epsilon^2 \\ - \delta^2 \epsilon^3 + \delta^2 \epsilon^2 + \delta^2 \epsilon - \delta^2 - 4\delta \epsilon^2 - 4\delta \epsilon = 0, \quad (57)\end{aligned}$$

cuya proyección a \mathbb{R}^3 puede verse en la figura 13.

Bazykin conjetura que cuando la curva de bifurcaciones de Hopf atraviesa por el punto \mathcal{A}_2 a la curva de bifurcaciones de sillas–nodo ocurre una bifurcación DBT, lo cual puede observarse en el bosquejo del diagrama de bifurcaciones que se muestra en la figura 14.

Dado la complejidad de las expresiones (56) y (57), no podemos obtener el punto exacto de las bifurcaciones BT, de hecho, numéricamente se obtienen un infinidad. Sin embargo, podemos graficar y comprobar que analíticamente las curvas de sillas–nodo y de Hopf se comportan como en el bosquejo, lo cual se muestra en la figura 15.

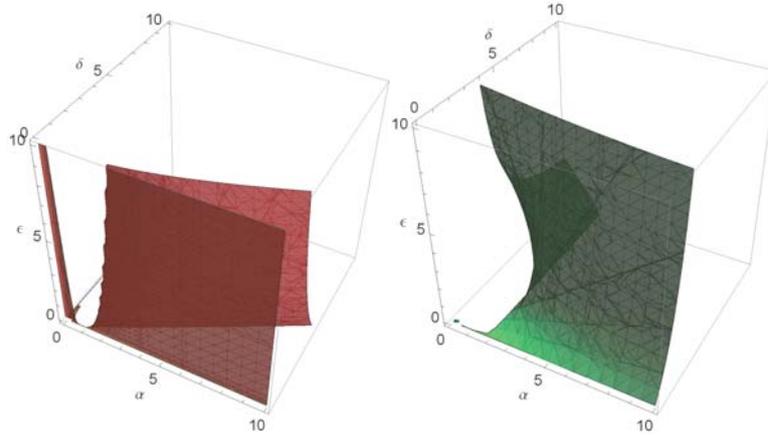


FIGURA 13. (Izquierda) Superficie de bifurcaciones de sillas–nodo del sistema (55) para $\gamma = \frac{3}{2}$. (Derecha) Superficie de bifurcaciones de Hopf del sistema (55) para $\gamma = \frac{3}{2}$.

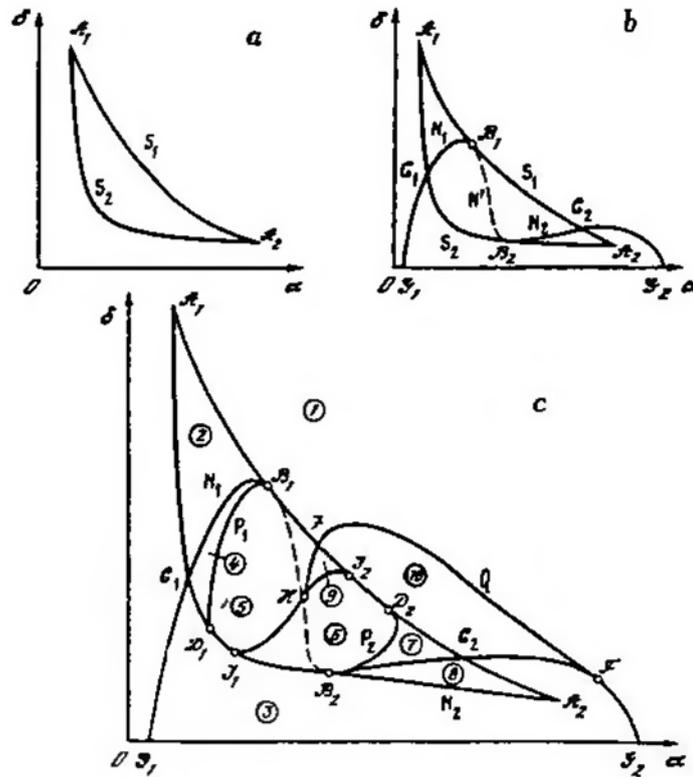


FIGURA 14. Bosquejo del diagrama de bifurcaciones del sistema (55).

Ahora calculamos la resultante de las curvas de sillas–nodo y de Hopf, fijando los parámetros ϵ y posteriormente γ obteniendo las curvas

$$\begin{aligned} \text{Res}(SN, Hopf, \epsilon) = & 4\alpha^4\gamma^4\delta - 4\alpha^4\gamma^4 - 4\alpha^4\gamma^3\delta + 28\alpha^3\gamma^3\delta - 28\alpha^3\gamma^3 - 28\alpha^3\gamma^2\delta + 8\alpha^2\gamma^2\delta^2 \\ & - 12\alpha^2\gamma^2\delta + 68\alpha^2\gamma^2 - 85\alpha^2\gamma\delta^2 + 193\alpha^2\gamma\delta + 125\alpha^2\delta^2 + 28\alpha\gamma\delta^2 - 56\alpha\gamma\delta \\ & - 36\alpha\gamma - 140\alpha\delta^2 - 36\alpha\delta + 4\delta^3 + 24\delta^2 + 36\delta = 0 \quad (58) \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} \text{Res}(SN, Hopf, \gamma) = & \alpha^5\delta^2 - 4\alpha^4\delta^3 + 3\alpha^4\delta^2\epsilon - 16\alpha^3\delta^3\epsilon + 3\alpha^3\delta^2\epsilon^2 + 12\alpha^3\delta^2\epsilon - 4\alpha^3\delta\epsilon \\ & - 24\alpha^2\delta^3\epsilon^2 + \alpha^2\delta^2\epsilon^3 + 32\alpha^2\delta^2\epsilon^2 + 16\alpha^2\delta^2\epsilon - 44\alpha^2\delta\epsilon^2 - 16\alpha\delta^3\epsilon^3 \\ & + 28\alpha\delta^2\epsilon^3 + 112\alpha\delta^2\epsilon^2 - 12\alpha\delta\epsilon^3 - 32\alpha\delta\epsilon^2 - 4\delta^3\epsilon^4 + 8\delta^2\epsilon^4 + 96\delta^2\epsilon^3 \\ & - 64\delta^2\epsilon^2 - 4\delta\epsilon^4 - 224\delta\epsilon^3 + 128\epsilon^3 = 0 \quad (59) \end{aligned}$$

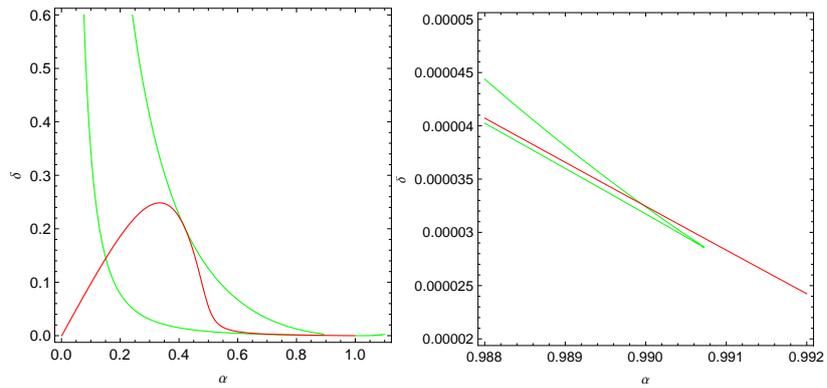


FIGURA 15. A la izquierda, el diagrama analítico del sistema (55) para $\gamma = 1$ y $\epsilon = 0.001$. Sillas–nodo (verde), Hopf (rojo) y a la derecha una aplicación del mismo.

las cuales se muestran en las figuras 16, mismas que nos permiten conjeturar que existen una infinidad de bifurcaciones BT.

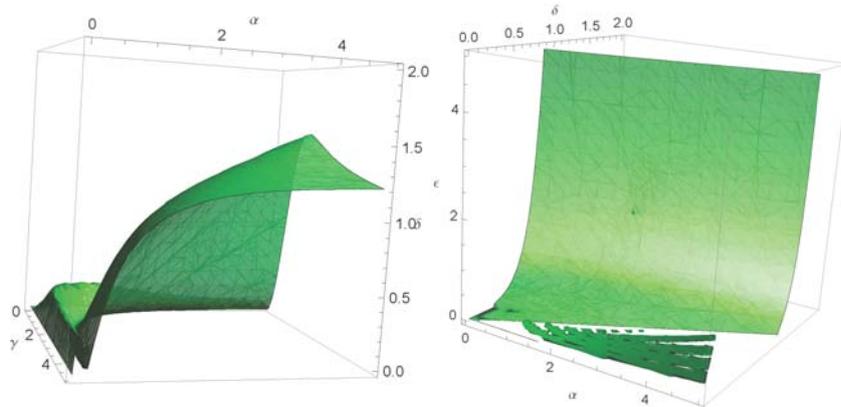


FIGURA 16. Gráfica de $\text{Res}(SN, Hopf, \epsilon) = 0$ y gráfica de $\text{Res}(SN, Hopf, \gamma) = 0$.

Finalmente gráficamos las curvas sillas–nodo y de Hopf, fijando los parámetros pero en otros planos en donde podemos observar más puntos candidatos a ser bifurcaciones DBT.

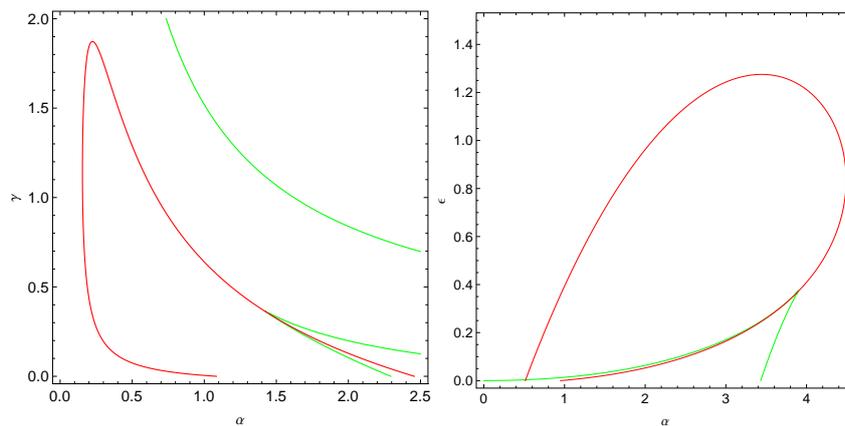


FIGURA 17. (Izquierda) Diagrama analítico del sistema (55) para $\epsilon = 0.075$ y $\delta = 0.05$. Sillas–nodo (verde), Hopf (rojo). (Derecha) Diagrama analítico del sistema (55) para $\delta = 0.05$ y $\gamma = 0.05$. Sillas–nodo (verde), Hopf (rojo).

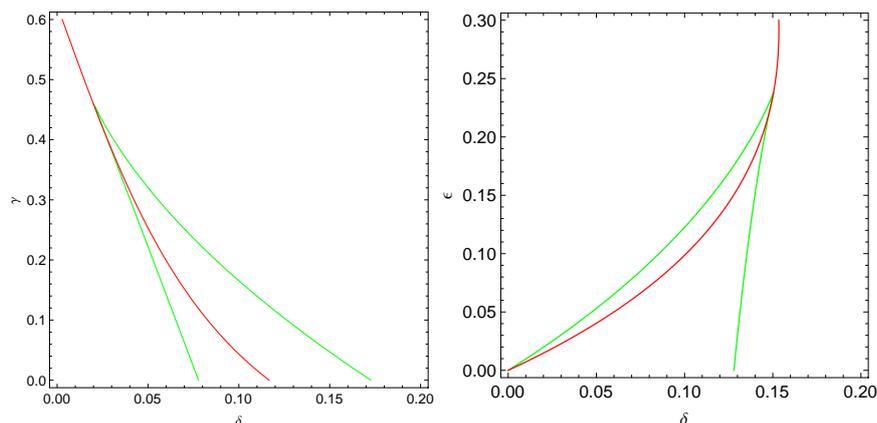


FIGURA 18. (Izquierda) Diagrama analítico del sistema (55) para $\alpha = 1.5$ y $\epsilon = 0.05$. (Derecha) Diagrama analítico del sistema (55) para $\alpha = 1.95$ y $\gamma = 0.0005$. Sillas–nodo (verde), Hopf (rojo).

5. CALENDARIO DE TRABAJO

Se pretende continuar con el análisis del modelo II durante este trimestre, así como aprobar el examen predoctoral. Posteriormente, se trabajará conforme al siguiente calendario:

Trabajo de Investigación I	Incorporar la evolución espacio–temporal y sistemas bilocales de modelo II.
Trabajo de Investigación II	Determinar la inestabilidad de Turing Inestabilidad de Turing y clasificación de patrones del modelo II.
Trabajo de Investigación III	Estudiar una cadena trófica de tres especies y sistemas bilocales.
Trabajo de Investigación IV	Estudiar un modelo con un depredador y dos presas, así como un modelo con dos depredadores y una presa.
Trabajo de Investigación V	Escritura y envío de un artículo con el material obtenido hasta Trabajo de Investigación IV.
Trabajo de Investigación VI	Finalizar la escritura de la tesis, revisión de la misma y realizar el examen de grado.

Cabe señalar que durante este tiempo también se pretende, de manera simultanea, escribir los avances que se vayan obteniendo en la tesis.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] M. BANERJEE, *Self-replication of spatial patterns in a ratio-dependent predator–prey model*, Mathematical and Computer Modelling, 51 (2010), pp. 44–52.
- [2] F. BARTUMEUS, D. ALONSO, AND J. CATALANA, *Self-organized spatial structures in a ratio-dependent predatorprey model*, Physica A, (2001), p. 53–57.
- [3] A. D. BAZYKIN, *The Volterra system and the Michaelis–Menten equation (in Russian)*, Novosibirsk, Siberian Branch of the Acad. Sci. USSR, (1974), pp. 103–143.
- [4] ———, *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*, vol. 11 of A, World Scientific Series in Nonlinear Science, 1998.
- [5] A. A. BERRYMAN, *The Origins and Evolution of Predator–Prey Theory*, Ecology, 73 (5) (1992), p. 1530–1535.
- [6] R. BOGDANOV, *Bifurcation of the limit cycle of a family of plane vector fields*, Sel. Math. Sov., 1 (1981), pp. 373–387.
- [7] F. BRAUER AND C. CASTILLO-CHAVEZ, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Texts in Applied Mathematics, Springer New York, 2001.
- [8] E. CHARPENTIER, A. LESNE, AND N. K. NIKOLSKI, *Kolmogorov’s Heritage in Mathematics*, Springer–Verlag Berlin Heidelberg, 2007.
- [9] A. DHOOGHE, W. GOVAERTS, AND Y. A. KUZNETSOV, *MATCONT: A MATLAB package for Numerical Bifurcation Analysis of ODEs*, ACM Trans. Math. Softw., 29 (2003), pp. 141–164.
- [10] G. F. GAUSE, *The struggle for existence*, Baltimore, MD: Williams & Wilkins, 1934.
- [11] C. S. HOLLING, *The Components of Predation as Revealed by a Study of Small. Mammal Predation of the European Pine Sawfly*, The Canadian Entomologist, XCI (1959).
- [12] V. S. IVLEV, *Experimental ecology of fish feeding*, Pishchepromizdat, Moscow, 1955.
- [13] K. A. JOHNSON AND R. S. GOODY, *The Original Michaelis Constant: Translation of the 1913 Michaelis–Menten Paper*, Biochemistry, 50 (2011), pp. 8264–8269. PMID: 21888353.
- [14] A. N. KOLMOGOROV, *Sulla teoria di Volterra della lotta per l’esistenza*, Giornale dell’Istituto Italiano Degli Attuari, 7 (1936), p. 74–80.
- [15] Y. A. KUZNETSOV, *Practical computation of normal forms on center manifolds at degenerate Bogdanov–Takens bifurcations*, International Journal of Bifurcation and Chaos, 15 (2005), pp. 3535–3546.
- [16] L. MONOD, *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*, Herman, Paris, 1942.
- [17] M. L. ROSENZWEIG AND R. H. MACARTHUR, *Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions*, The American Naturalist, 97 (1963), pp. 209–223.
- [18] F. TAKENS, *Forced oscillations and bifurcations*, IOP PUBLISHING LTD, 2001, pp. 1–61.