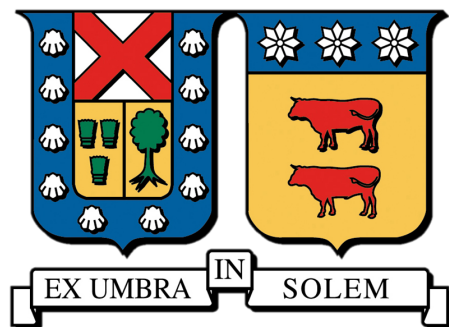




UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA

DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA
VALPARAÍSO - CHILE

Cuencas de atracción y separatrices en modelos de competencia con efecto Allee.

Tesis presentada por:

Cristian Marín Lagos

*Como requisito para optar al grado de Magister en ciencias, mención
matemática*

Director de Tesis:

Dr. Pablo Aguirre Olea

Agosto, 2026



CONSTANCIA DE VALIDACIÓN Y CONFIDENCIALIDAD DE MONOGRAFÍA A REPOSITORIO ACADÉMICO

1.- IDENTIFICACIÓN DEL TRABAJO ACADÉMICO

Tipo de monografía (marcar una opción): ☐ Memoria o trabajo de título ☒ Tesis de Postgrado

Título del trabajo: **Cuencas de atracción y separatrices en modelos de competencia con efecto Allee**

Nombre del candidato(a): **Cristian Jesús Marín Lagos**

Carrera / Grado: **Magister en ciencias, mención matemática**

Campus: Casa Central Departamento: Matemática

2.- VALIDACIÓN DEL PROFESOR GUÍA/DIRECTOR DE TESIS

Yo, Pablo Aguirre Olea, en mi calidad de profesor(a) guía/director(a) del trabajo académico mencionado anteriormente

DEJO CONSTANCIA que:

- He revisado esta versión del documento y corresponde a la versión final aprobada del trabajo.
- El trabajo cumple con los requisitos académicos y de formato establecidos por la institución.

3.- EVALUACIÓN DE CONFIDENCIALIDAD POR PROPIEDAD INDUSTRIAL (marcar una opción)

☒ El trabajo **NO contiene** información que amerite confidencialidad y puede ser publicado de inmediato en repositorio con acceso abierto.

☐ El trabajo **CONTIENE** información con potenciales implicancias de propiedad industrial o intelectual y requiere un periodo de confidencialidad (**embargo**) por (**marcar una opción**):

☐ 6 meses ☐ 12 meses ☐ 2 años ☐ 3 años ☐ 5 años ☐ 10 años

Fundamentación de la necesidad de confidencialidad (obligatorio si se solicita embargo):

4.- FIRMAS

Profesor(a) guía o director(a) de memoria o tesis:



Fecha: ____07/08/2026____ Firma:

Estudiante o Candidato(a):

Fecha: ____07/08/2026____ Firma:

Este formulario debe ser insertado como página 2 de la memoria o tesis, completado y firmado por estudiante y profesor(a) antes de la entrega en portal PRISMA de Biblioteca USM.

TÍTULO DE LA TESIS:

Cuencas de atracción y separatrices en modelos de competencia.

AUTOR:

Cristian Marín Lagos

TRABAJO DE TESIS, presentado en cumplimiento parcial de los requisitos para el grado de Magister en ciencias, mención matemática de la Universidad Técnica Federico Santa María.

COMISIÓN DE TESIS:

Integrantes

Dr. Pablo Aguirre
Universidad Técnica Federico Santa María, Chile.

Dr. Fabián Contreras
Universidad Técnica Federico Santa María, Chile.

Dr. Gerard Olivar
Universidad Católica del Maule, Chile.

Valparaíso, Agosto 2026.

RESUMEN

En esta memoria se estudian modelos de competencia entre dos especies en presencia de efecto Allee. El objetivo principal es proponer formulaciones generales que permitan describir, en un mismo marco, la dinámica de sistemas de competencia cuando ambas especies están sujetas a efecto Allee y cuando solo una de ellas lo presenta. Para ello, se analizan primero dos modelos particulares de la literatura con efecto Allee en ambas especies, mostrando que, bajo ciertas condiciones, son topológicamente equivalentes y por tanto exhiben la misma dinámica cualitativa.

A partir de esta comparación, se formula un modelo general bidimensional para el caso en que ambas especies presentan efecto Allee. Bajo hipótesis estructurales sobre las funciones que definen el sistema, se determina la cantidad de equilibrios interiores que pueden aparecer, se estudia su estabilidad y se describe la estructura de las cuencas de atracción asociadas a coexistencia, exclusión competitiva o extinción simultánea. Además, se obtienen condiciones para la ocurrencia de bifurcaciones transcíticas, fold y cúspide, lo que permite describir cómo cambia la dinámica al variar los umbrales de efecto Allee, las capacidades de carga o los parámetros de competencia. También se considera un caso complementario sin hipótesis de concavidad de las nulclinas, con el fin de ilustrar el alcance de los resultados obtenidos.

Posteriormente, se propone una segunda formulación general para el caso en que solo una de las especies está sujeta a efecto Allee. En este contexto se obtienen resultados análogos sobre existencia y número de equilibrios interiores, estabilidad, cuencas de atracción y bifurcaciones, mostrando además que la dinámica resultante es más simple que en el caso anterior.

Finalmente, se presentan cinco ejemplos concretos, cuatro de ellos provenientes de la literatura y uno propuesto en esta memoria, mostrando cómo pueden escribirse dentro de las formulaciones generales desarrolladas. De esta manera, los resultados obtenidos permiten unificar distintos modelos de competencia con efecto Allee dentro de un mismo marco teórico y entregar una descripción cualitativa de su dinámica en función de los parámetros y de las condiciones iniciales.

ABSTRACT

This thesis studies two-species competition models in the presence of the Allee effect. The main objective is to propose general formulations that describe, within a common framework, the dynamics of competition systems when both species are subject to the Allee effect and when only one of them is affected by it. To this end, we first analyze two particular models from the literature in which both species experience an Allee effect, showing that, under suitable conditions, they are topologically equivalent and therefore exhibit the same qualitative dynamics.

Motivated by this comparison, we formulate a general two-dimensional model for the case in which both species are subject to the Allee effect. Under structural assumptions on the functions defining the system, we determine the number of interior equilibria that may arise, study their stability, and describe the structure of the basins of attraction associated with coexistence, competitive exclusion, or simultaneous extinction. In addition, we obtain conditions for the occurrence of transcritical, fold, and cusp bifurcations, which allow us to describe how the dynamics changes as the Allee thresholds, carrying capacities, or competition parameters vary. We also consider a complementary case in which the concavity assumption on the nullclines is removed, in order to illustrate the scope of the results obtained.

We then propose a second general formulation for the case in which only one of the species is subject to the Allee effect. In this setting, analogous results are obtained concerning the existence and number of interior equilibria, stability, basins of attraction, and bifurcations, showing in particular that the resulting dynamics is simpler than in the case where both species are affected by the Allee effect.

Finally, we present five concrete examples, four taken from the literature and one proposed in this thesis, showing how they can be written within the general formulations developed here. In this way, the results provide a unified framework for different competition models with Allee effect and a qualitative description of their dynamics in terms of parameters and initial conditions.

A mis padres Denise y Cristian.
A mis hermanas Katalina y Carolina.
A mis amigos, compañeros y profesores.

Índice general

Resumen	I
Abstract	II
1. Introducción	1
2. Marco teórico	3
2.1. Ecuaciones diferenciales y sistemas dinámicos	3
2.2. Teoría de bifurcaciones	10
2.2.1. Continuación numérica y detección de bifurcaciones	18
3. Modelos de poblaciones	20
3.1. Modelos de competencia interespecífica	20
3.2. El efecto Allee	23
4. Análisis del modelo de competencia Lotka–Volterra con efecto Allee fuerte en ambas especies	26
4.1. Puntos de equilibrio y estabilidad local	28
4.1.1. Resultados previos en la literatura	28
4.1.2. Caracterización de casos genéricos y no genéricos	29
4.2. Análisis de bifurcaciones	43
4.3. Estabilidad global de las soluciones	46

5. Análisis de un modelo de competencia con efecto Allee saturante en ambas especies	51
5.1. Análisis preliminar	53
5.2. Puntos de equilibrio y estabilidad local	55
5.2.1. Puntos de equilibrio en la frontera	55
5.2.2. Equilibrios interiores	58
5.3. Estabilidad global de las soluciones	64
5.4. Análisis de bifurcaciones	73
6. Modelo general de competencia entre 2 especies bajo efecto Allee fuerte	76
6.1. Puntos de equilibrio y estabilidad local	79
6.1.1. Puntos de equilibrio en la frontera	79
6.1.2. Puntos de equilibrio interiores	82
6.2. Caso en que g_1 y g_2 son cóncavas	84
6.3. Comportamiento global de las soluciones	91
6.4. Análisis de bifurcaciones	96
6.5. Caso sin concavidad	105
7. Modelo con efecto Allee en una sola especie	113
7.1. Puntos de equilibrio y estabilidad	114
7.1.1. Puntos de equilibrio en la frontera	114
7.1.2. Equilibrios interiores	118
7.2. Análisis de bifurcaciones	131
8. Ejemplos de modelos explícitos	149
8.1. Modelos con efecto Allee en una especie	150
8.2. Modelos con efecto Allee en una especie	157
9. Conclusiones	164

Capítulo 1

Introducción

En el estudio de interacción de especies, el uso de modelos de competencia entrega una herramienta útil para analizar los distintos casos cuando dos especies se enfrentan en busca de recursos territoriales, alimenticios, entre otros, de manera que se pueden presentar tres casos particulares: la extinción de una de las especies, la extinción de ambas especies o la coexistencia de ambas especies. En la literatura es de gran interés estudiar estos casos y si es posible obtener que, a largo plazo, las especies puedan coexistir. Uno de los modelos más estudiados y mostrado como ejemplo de los distintos casos es el modelo Lotka–Volterra [1, 2], el cual también es el más simple por el hecho de que los estados de equilibrio vienen dados por la intersección de dos rectas. Este modelo también muestra un concepto muy importante llamado “principio de exclusión”, que nos dice que bajo ciertas condiciones, dos especies no pueden coexistir a largo plazo si compiten por el mismo recurso y este se mantiene constante [3, 4]. En el modelo Lotka–Volterra sucede que efectivamente el único caso en que es posible la coexistencia de ambas especies es cuando ocurre una llamada “competencia débil”, dada por una medida del principio de exclusión. Pero esto se hace contradictorio tanto en distintos experimentos como en variaciones del modelo, demostrando que sí es posible la coexistencia de ambas especies, es decir, que el principio de exclusión no siempre es cierto. Por ello se han estudiado distintos modelos de competencia, en los cuales la gran diferencia que tienen con el modelo Lotka–Volterra es que sus equilibrios vienen dados por la intersección de una recta y una curva no lineal, o de dos curvas no lineales [5, 6].

Por otro lado, se tiene el conocido “efecto Allee”, que viene dado por una dificultad de una especie para sobrevivir si su población está bajo cierto umbral [7]. Este efecto puede venir dado por efectos ambientales o particularidades biológicas de la especie;

por ejemplo, una especie de peces que no logra sobrevivir si su población es baja debido a algún mecanismo que usan agrupándose para conseguir alimento. Este efecto ha sido estudiado y modelado de distintas maneras en la literatura [7]. En particular, en este trabajo se estudió el comportamiento de las poblaciones de dos especies en competencia considerando tanto el caso en que ambas especies están sujetas a efecto Allee como el caso en que solo una de ellas presenta este efecto. Para ello, se revisó la bibliografía existente sobre modelos de competencia con efecto Allee y los resultados obtenidos para este tipo de sistemas. A partir de esta revisión, se observó que en la literatura no se contaba con resultados generales para una familia amplia de modelos de competencia con efecto Allee, sino principalmente con el estudio de modelos particulares [8, 9, 10, 11, 12, 13, 14].

De esta manera, en esta tesis se consideran en primer lugar dos modelos de competencia con efecto Allee sobre ambas especies, correspondientes a ejemplos particulares estudiados en la literatura [8, 11]. El análisis de estos modelos permitió comparar sus propiedades dinámicas y demostrar que, bajo ciertas condiciones, ambos son topológicamente equivalentes. Posteriormente, a partir de esta comparación, se establecen generalizaciones para modelos de competencia con efecto Allee tanto en ambas especies como en una sola de ellas, de manera que bajo ciertas condiciones se puede saber todos los comportamientos posibles para las soluciones a largo plazo.

En particular, se mostró que distintos modelos de competencia con efecto Allee presentes en la literatura pueden escribirse dentro de una misma estructura general. Esto permitió identificar hipótesis bajo las cuales comparten un mismo comportamiento cualitativo y establecer resultados generales sobre el número y tipo de equilibrios interiores que pueden aparecer. Además, esta formulación general permitió estudiar de manera unificada la estabilidad de los equilibrios, la estructura de las cuencas de atracción y la forma en que las nulclinas organizan la dinámica del sistema.

Finalmente, dentro de este marco general se estudiaron también las bifurcaciones del sistema, obteniendo condiciones para la ocurrencia de bifurcaciones transcíticas, fold y cúspide [15, 16, 17]. Esto permitió describir cómo cambia la cantidad y estabilidad de los equilibrios al variar ciertos parámetros del modelo, así como construir diagramas de bifurcación que organizan los distintos escenarios. Además, el estudio de ejemplos concretos provenientes de la literatura permitió ilustrar la teoría desarrollada y mostrar cómo cada uno de ellos puede interpretarse como un caso particular del modelo general propuesto.

Capítulo 2

Marco teórico

En este capítulo se presenta una introducción concisa a los conceptos y resultados matemáticos que constituyen la base teórica del análisis realizado en esta memoria. Inicialmente, se expondrán los conceptos más relevantes y frecuentemente utilizados en el estudio de los sistemas dinámicos. Posteriormente, se abordarán algunos de los resultados clave de la teoría de bifurcaciones, que permiten analizar cambios cualitativos en la dinámica de un sistema a medida que sus parámetros varían. Finalmente, se discutirán ejemplos representativos de modelos poblacionales, los cuales sirven de fundamento para el modelo analizado en los capítulos posteriores.

2.1. Ecuaciones diferenciales y sistemas dinámicos

Un **sistema dinámico** describe la evolución de un conjunto de variables en función del tiempo y puede representarse tanto en tiempo continuo como discreto. En este trabajo nos centraremos en modelos de *tiempo continuo*, los cuales se expresan mediante ecuaciones diferenciales ordinarias autónomas de la forma

$$\frac{dx}{dt} = f(x; \mu), \quad (2.1)$$

donde $x = x(t) \in \mathbb{R}^n$ es el vector de estados, $\mu \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros, y $f : U \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función suficientemente suave que define el campo vectorial del sistema. Este campo vectorial proporciona el *vector velocidad*, es decir, la dirección y velocidad de la evolución del sistema en cada punto x .

Supondremos que f es al menos $C^1(U)$, es decir, que es continuamente diferenciable respecto de las variables de estado y de los parámetros en el dominio U . Bajo esta

hipótesis, por el teorema de existencia y unicidad, el problema de valor inicial asociado a (2.1) admite una única solución maximal $x(t; x_0)$, definida en un intervalo abierto que contiene al origen, para cada condición inicial $x_0 \in \mathbb{R}^n$.

Las soluciones de la ecuación (2.1) corresponden a trayectorias que fluyen a través de $\mathbb{R}^n$, con coordenadas $x = (x_1, \dots, x_n)$, como se muestra en la figura 2.1.

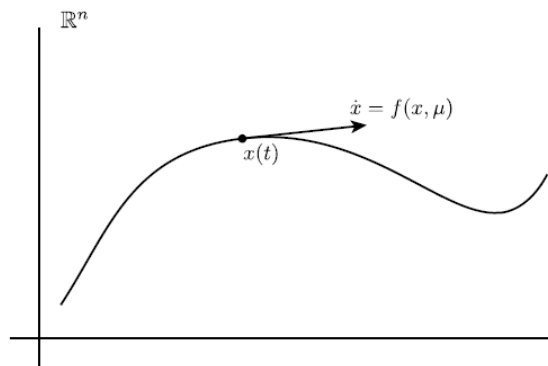


Figura 2.1: Interpretación geométrica del sistema (2.1). El vector $\dot{x} = f(x; \mu)$ es tangente a la trayectoria definida por $x = x(t)$.

Dado un tiempo $t \in \mathbb{R}$, podemos definir un operador de evolución de un sistema dinámico como una aplicación:

$$\Phi^t : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n,$$

que transforma un estado inicial $x_0 \in \mathbb{R}^n$ en un estado $x_t \in \mathbb{R}^n$ en un tiempo t

$$\Phi^t(x_0) = x_t.$$

El operador Φ^t describe el flujo del campo de vectores f en la forma de una familia $\{\Phi_{x_0}(t)\}_{x_0 \in \mathbb{R}^n}$, este flujo satisface la ecuación (2.1), es decir,

$$\frac{d\Phi}{dt}(t) = f(\Phi(t); \mu), \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

Definición 2.1.1. Una **órbita** de un sistema dinámico es un subconjunto ordenado de $\mathbb{R}^n$, definido por:

$$\mathcal{O} = \{x \in \mathbb{R}^n \mid x = \Phi^t(x_0), \forall t \in \mathbb{R} \text{ tal que } \Phi^t(x_0) \in \mathbb{R}^n\}.$$

En este contexto, una órbita describe cómo cambia la posición de un punto inicial x_0 a lo largo del tiempo. Esta puede visualizarse como el *itinerario* del sistema dinámico a partir de un punto inicial.

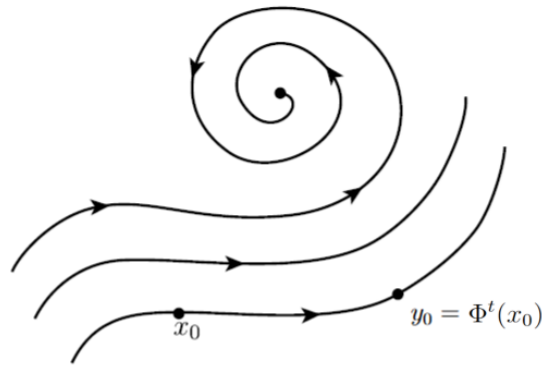


Figura 2.2: Órbitas de un sistema dinámico continuo.

En el contexto de sistemas dinámicos continuos, resulta fundamental estudiar aquellos subconjuntos de $\mathbb{R}^n$ que permanecen invariantes bajo la evolución temporal.

Definición 2.1.2. *Un conjunto $A \subset X$ se dice **invariante** si*

$$\Phi^t(A) \subset A, \quad \forall t \in \mathbb{R},$$

para todo t para el cual el flujo esté definido.

Es decir, si una trayectoria comienza en A , permanece en A para todo tiempo.

En particular, algunos de los conjuntos invariantes de mayor interés son:

- **Puntos de equilibrio:** Un punto $x^* \in X$ es un punto de equilibrio si $f(x^*) = 0$. En este caso, $\Phi^t(x^*) = x^*$ para todo t , por lo que $\{x^*\}$ es un conjunto invariante.
- **Órbitas periódicas:** Una órbita γ es periódica si existe $\tau > 0$ tal que

$$\Phi^\tau(x) = x$$

para todo $x \in \gamma$. En este caso, la curva cerrada

$$\gamma = \{\Phi^t(x_0) : 0 \leq t < \tau\}$$

es un conjunto invariante.

Además de identificar conjuntos invariantes, resulta fundamental comprender cuáles de ellos describen el comportamiento asintótico del sistema.

Definición 2.1.3. Un conjunto cerrado e invariante $A \subset X$ se denomina **atractor** si existe un entorno abierto U de A tal que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \text{dist}(\Phi^t(x), A) = 0, \quad \forall x \in U.$$

Intuitivamente, un atractor representa un comportamiento hacia el cual evolucionan las trayectorias que parten de un conjunto de condiciones iniciales.

El conjunto de todas las condiciones iniciales cuyas trayectorias convergen hacia un atractor se denomina **cuenca de atracción**.

Definición 2.1.4. Sea A un atractor asociado a una vecindad abierta positivamente invariante U . La **cuenca de atracción** de A es el conjunto

$$\mathcal{B}(A) = \bigcup_{t \geq 0} \Phi^{-t}(U).$$

La estructura geométrica de las cuencas de atracción determina el comportamiento global del sistema, ya que permite identificar qué dinámica asintótica corresponde a cada condición inicial.

Definición 2.1.5. El **retrato de fase** de un sistema dinámico es una partición de $\mathbb{R}^n$ en órbitas.

Definición 2.1.6. Un sistema dinámico $(X, \mathbb{R}, \Phi^t)$ sobre el espacio X es **topológicamente equivalente** a un sistema dinámico $(Y, \mathbb{R}, \Psi^t)$ sobre el espacio Y si existe un homeomorfismo $h : X \rightarrow Y$ que transforma órbitas de Φ^t en órbitas de Ψ^t , respetando la orientación del tiempo.

Más precisamente, la equivalencia inducida por h queda descrita por

$$h(\Phi^t(x)) = \Psi^{\tau_x(t)}(h(x)),$$

donde, para cada $x \in X$, la aplicación $\tau_x(t)$ es estrictamente creciente en t .

Si además se cumple $\tau_x(t) = t$ para todo x y todo t , es decir,

$$h \circ \Phi^t = \Psi^t \circ h, \quad \forall t \in \mathbb{R},$$

entonces los sistemas se dicen **topológicamente conjugados**. Si h y h^{-1} son C^k -difeomorfismos, $k \geq 1$, se dice que los sistemas son **C^k -equivalentes** (o C^k -conjugados en el caso $\tau_x(t) = t$).

Cuando la equivalencia se establece únicamente en vecindades de puntos de equilibrio, se dice que los sistemas son **localmente topológicamente equivalentes**. En este caso, la correspondencia entre las órbitas es válida solo en un entorno del punto considerado, lo cual es suficiente para describir el comportamiento cualitativo local.

Definición 2.1.7 (Estabilidad de puntos de equilibrio hiperbólicos). *Consideremos el sistema (2.1), con un equilibrio en $x_0 \in \mathbb{R}^n$. La matriz Jacobiana $Df(x_0; \mu)$ de f en x_0 está definida como la matriz $n \times n$ de derivadas parciales:*

$$Df(x_0; \mu) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_0; \mu) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(x_0; \mu) \\ \vdots & & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(x_0; \mu) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(x_0; \mu) \end{pmatrix}.$$

Definimos las siguientes cantidades que caracterizan las propiedades de estabilidad de los puntos de equilibrio:

- n_0 = Número de valores propios de $Df(x_0; \mu)$ con parte real nula;
- n_+ = Número de valores propios de $Df(x_0; \mu)$ con parte real positiva;
- n_- = Número de valores propios de $Df(x_0; \mu)$ con parte real negativa.

*Un equilibrio x_0 del sistema (2.1) se dice **hiperbólico** si $n_0 = 0$, es decir, si todos los valores propios de la matriz Jacobiana tienen parte real estrictamente positiva o negativa.*

Las propiedades de estabilidad de un equilibrio hiperbólico x_0 de un sistema no lineal están determinadas por la linealización del campo vectorial f en x_0 . Esto es consecuencia del teorema de Hartman–Grobman, cuya demostración puede encontrarse en [17].

Teorema 2.1.1 (Hartman & Grobman). *Si el campo de vectores*

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \tag{2.2}$$

tiene un equilibrio hiperbólico x_0 , entonces existe una vecindad U de x_0 tal que el sistema (2.2) en U es localmente topológicamente conjugado al sistema linealizado

$$\dot{x} = Df(x_0)x,$$

en una vecindad V del origen.

Los detalles de la estabilidad de un equilibrio en un sistema lineal $\dot{x} = Df(x_0)x$ se pueden encontrar en [17], [15]. Gracias al teorema de Hartman y Grobman se pueden establecer condiciones para la estabilidad local de un equilibrio hiperbólico en un sistema no lineal.

- Un equilibrio x_0 es un **atractor local** si $n_- = n$, es decir, si todos los valores propios de $Df(x_0)$ tienen parte real negativa.
- Un equilibrio x_0 es un **repulsor** si $n_+ = n$, es decir, si todos los valores propios de $Df(x_0)$ tienen parte real positiva.
- Un equilibrio x_0 es un **punto silla** si el producto $n_+ \cdot n_- \neq 0$, es decir, si hay valores propios con parte real positiva y negativa.

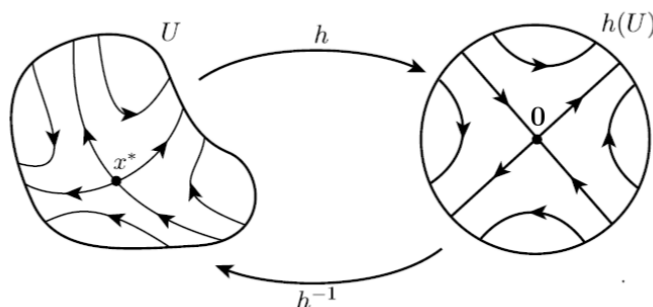


Figura 2.3: Linealización de órbitas cerca de un punto de equilibrio hiperbólico x^* .

Para sistemas de dimensión mayor o igual que tres, la determinación del signo de la parte real de los valores propios se torna más compleja, debido a que las raíces del polinomio característico no siempre pueden expresarse en forma cerrada, o bien dan lugar a expresiones analíticas excesivamente extensas. En estos casos es habitual utilizar criterios algebraicos como el criterio de Routh–Hurwitz, que permite determinar cuántas raíces de un polinomio tienen parte real positiva sin calcularlas explícitamente.

Por ejemplo, sea x_0 un equilibrio del sistema (2.1), $Df(x_0)$ la matriz Jacobiana evaluada en x_0 y

$$p(\lambda) = \lambda^n + a_{n-1}\lambda^{n-1} + \cdots + a_1\lambda + a_0$$

el polinomio característico asociado a $Df(x_0)$. El método de Routh consiste en construir una tabla, llamada *tabla de Routh*, a partir de los coeficientes de $p(\lambda)$:

$$\begin{vmatrix} a_n & a_{n-2} & a_{n-4} & \cdots \\ a_{n-1} & a_{n-3} & a_{n-5} & \cdots \\ b_{n-1} & b_{n-3} & b_{n-5} & \cdots \\ c_{n-1} & c_{n-3} & c_{n-5} & \cdots \\ \vdots & \vdots & & \end{vmatrix}$$

donde los coeficientes de las filas siguientes se obtienen recursivamente a partir de determinantes 2×2 formados con los elementos de las filas anteriores, por ejemplo

$$b_{n-1} = -\frac{1}{a_{n-1}} \begin{vmatrix} a_n & a_{n-2} \\ a_{n-1} & a_{n-3} \end{vmatrix}, \quad c_{n-1} = -\frac{1}{b_{n-1}} \begin{vmatrix} a_{n-1} & a_{n-3} \\ b_{n-1} & b_{n-3} \end{vmatrix}.$$

El criterio de Routh–Hurwitz establece que el número de cambios de signo en la primera columna de la tabla es igual al número de raíces de $p(\lambda)$ con parte real positiva [18]. Esto permite determinar la cantidad de valores propios con parte real positiva asociados al equilibrio y, en consecuencia, analizar su estabilidad sin calcular explícitamente los valores propios de la matriz Jacobiana.

Por otro lado, el teorema de la variedad estable garantiza la existencia de subvariedades invariantes asociadas a un equilibrio hiperbólico, las cuales describen la estructura geométrica local de la dinámica.

Definición 2.1.8. Sea x_0 un equilibrio hiperbólico del sistema (2.1) y sea U una vecindad de x_0 .

La **variedad estable local** y la **variedad inestable local** de x_0 se definen respectivamente como

$$W_{\text{loc}}^s(x_0) = \left\{ x \in U : \Phi^t(x) \in U \ \forall t \geq 0, \lim_{t \rightarrow +\infty} \Phi^t(x) = x_0 \right\},$$

$$W_{\text{loc}}^u(x_0) = \left\{ x \in U : \Phi^t(x) \in U \ \forall t \leq 0, \lim_{t \rightarrow -\infty} \Phi^t(x) = x_0 \right\}.$$

Extendiendo estas variedades mediante la acción del flujo se obtienen las variedades globales:

Definición 2.1.9. La **variedad estable global** y la **variedad inestable global** de x_0 se definen como

$$W^s(x_0) = \bigcup_{t \geq 0} \Phi^{-t}(W_{\text{loc}}^s(x_0)), \quad W^u(x_0) = \bigcup_{t \geq 0} \Phi^t(W_{\text{loc}}^u(x_0)).$$

En general, no es posible obtener expresiones analíticas explícitas para las variedades estables e inestables globales, por lo que su estudio suele requerir herramientas numéricas o geométricas.

La existencia y unicidad de soluciones del sistema implican que dos variedades estables (o dos variedades inestables) asociadas a distintos puntos de equilibrio no pueden intersectarse, ni tampoco pueden autointersectarse.

Por otra parte, los dominios de atracción de atractores distintos son disjuntos. En muchos casos, las fronteras entre diferentes cuencas de atracción están formadas por variedades estables asociadas a puntos de equilibrio tipo silla. Cuando dicha variedad estable es de dimensión $n - 1$, actúa como frontera que separa dinámicas cualitativamente distintas. Por esta razón, las variedades estables reciben el nombre de **separatrices**.

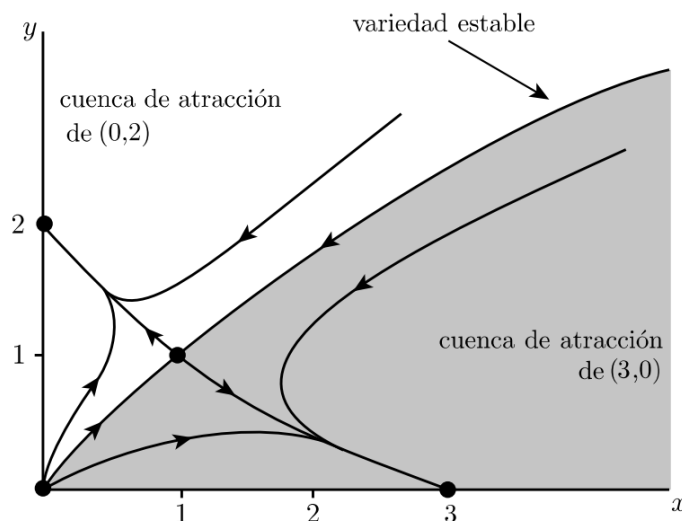


Figura 2.4: La variedad estable de un equilibrio hiperbólico tipo silla delimita las cuencas de atracción de dos equilibrios estables.

2.2. Teoría de bifurcaciones

Los sistemas dinámicos pueden experimentar cambios cualitativos en su retrato de fase al variar sus parámetros.

Definición 2.2.1. *La aparición de un retrato de fase topológicamente no equivalente bajo la variación de los parámetros se denomina **bifurcación**.*

En otras palabras, una bifurcación corresponde a un cambio en la estructura cualitativa del sistema cuando un parámetro atraviesa un valor crítico, denominado *valor de bifurcación*. En muchos casos, este valor no es único; en el espacio de parámetros puede existir un *conjunto de valores de bifurcación*, al que denominamos **conjunto de bifurcación**.

Se distinguen dos tipos principales de bifurcaciones. Las **bifurcaciones locales** ocurren en torno a puntos de equilibrio y están asociadas a la pérdida de hiperbolicidad, es decir, cuando $n_0 \neq 0$. En contraste, las **bifurcaciones globales** implican cambios topológicos que afectan regiones más amplias del espacio de fase y no pueden detectarse únicamente mediante el análisis lineal de los equilibrios.

Definición 2.2.2. *Un **diagrama de bifurcación** es una partición del espacio de parámetros inducida por la equivalencia topológica del sistema, acompañada de retratos de fase representativos para cada región.*

Definición 2.2.3. *Una bifurcación es de **codimensión** k si el conjunto de bifurcación queda determinado por k condiciones independientes sobre los parámetros.*

A diferencia de la definición 2.1.6, donde se consideraba un sistema dinámico fijo, en teoría de bifurcaciones se estudian *familias parametrizadas* de sistemas, es decir, sistemas que dependen de un vector de parámetros.

Definición 2.2.4. *Consideremos dos familias de sistemas dinámicos dependientes de parámetros:*

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad \alpha \in \mathbb{R}^m, \quad (2.3)$$

$$\dot{y} = g(y, \beta), \quad y \in \mathbb{R}^n, \quad \beta \in \mathbb{R}^m, \quad (2.4)$$

donde f y g son funciones suaves.

La familia (2.3) se dice **topológicamente equivalente** a la familia (2.4) si:

1. Existe un homeomorfismo del espacio de parámetros

$$p : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m, \quad \beta = p(\alpha),$$

2. Para cada α , existe un homeomorfismo dependiente del parámetro

$$h_\alpha : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, \quad y = h_\alpha(x),$$

que transforma órbitas del sistema (2.3) con parámetro α en órbitas del sistema (2.4) con parámetro $\beta = p(\alpha)$, preservando la orientación temporal.

Observación 2.2.1. Los sistemas (2.3) y (2.4) se dicen **localmente topológicamente equivalentes** cerca de (x_0, α^*) si la definición anterior se cumple en una vecindad de $\alpha = \alpha^*$, con $p(\alpha^*) = \beta^*$, y si para cada α cercano a α^* el homeomorfismo h_α transforma órbitas del sistema (2.3) en una vecindad U_α de x_0 en órbitas del sistema (2.4) en $h_\alpha(U_\alpha)$, cumpliendo además $h_\alpha(x_0) = y_0$.

Para las bifurcaciones locales de equilibrios, la estructura cualitativa de los diagramas de bifurcación puede describirse mediante *formas normales*. Estas corresponden a sistemas simplificados que conservan las propiedades topológicas esenciales de la bifurcación y permiten identificar los distintos comportamientos dinámicos posibles. Esta es una de las nociones centrales en la teoría de bifurcaciones. Consideremos un sistema simple (polinómico en ξ_i):

$$\dot{\xi} = g(\xi, \beta; \sigma), \quad \xi \in \mathbb{R}^n, \beta \in \mathbb{R}^k, \sigma \in \mathbb{R}^l, \quad (2.5)$$

que, para $\beta = 0$, tiene un equilibrio $\xi = 0$ que satisface k condiciones de bifurcación, determinando una bifurcación de codimensión k de este equilibrio. Aquí, σ es un vector de coeficientes σ_i , $i = 1, 2, \dots, l$, de los polinomios involucrados en (2.5). En todos los casos que consideraremos, existe un número finito de regiones en el espacio de coeficientes que corresponden a diagramas de bifurcación topológicamente no equivalentes de (2.5). En las situaciones más simples, los σ_i solo toman un número finito de valores enteros.

Sin pérdida de generalidad, supondremos que el sistema (2.1) posee un equilibrio en $x = 0$ cuando el parámetro toma el valor $\mu = 0$. Además, asumimos que en este punto el sistema presenta una bifurcación X de codimensión k .

Definición 2.2.5. El sistema (2.5) se dice que es una **forma normal topológica** para la bifurcación X si cualquier sistema genérico (2.1), con equilibrio en $x = 0$ y que satisface las mismas k condiciones de la bifurcación en $\mu = 0$, es localmente topológicamente equivalente, en un entorno del origen, a (2.5) para ciertos valores de los coeficientes σ_i .

En lo que sigue aparecerán ciertas condiciones sobre las derivadas del campo vectorial,

las cuales tienen la forma

$$N_i[f] \neq 0, \quad i = 1, 2, \dots, s,$$

donde cada N_i es una función algebraica de derivadas parciales de $f(x, \mu)$ respecto de las variables de estado y de los parámetros, evaluadas en $(x, \mu) = (0, 0)$.

Estas condiciones se denominan *condiciones de no degeneración* y permiten caracterizar cuándo un sistema presenta una bifurcación dada de manera genérica. Por lo tanto, un sistema típico dependiente de parámetros y que presenta la bifurcación X satisface estas condiciones. De hecho, el valor de σ está determinado por los valores de $N_i, i = 1, 2, \dots, s$.

Existen diferentes tipos de bifurcaciones locales que pueden ocurrir en sistemas dinámicos dependiendo de la naturaleza de los valores propios de la matriz Jacobiana en los puntos de equilibrio. A continuación, se presentan algunas de las bifurcaciones más comunes y que aparecerán en nuestro trabajo. Para más detalles ver [17].

La bifurcación fold es la bifurcación local más simple y describe la creación o destrucción de un par de equilibrios cuando un parámetro atraviesa un valor crítico. Intuitivamente, dos puntos de equilibrio se aproximan al variar el parámetro, colisionan en un equilibrio no hiperbólico y luego desaparecen.

Teorema 2.2.1 (Bifurcación Fold genérica). *Considérese el sistema*

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \mu \in \mathbb{R}, \quad (2.6)$$

con f suave y tal que $f(0, 0) = 0$.

Supóngase que se cumplen las siguientes condiciones:

(F.1) *La matriz Jacobiana $Df(0, 0)$ tiene un valor propio simple $\lambda = 0$ y el otro valor propio tiene parte real distinta de cero.*

(F.2) *Si v es un vector propio asociado a $\lambda = 0$ y w un vector propio izquierdo correspondiente, entonces*

$$w^\top D_\mu f(0, 0) \neq 0.$$

(F.3)

$$w^\top D_x^2 f(0, 0)[v, v] \neq 0.$$

Entonces el sistema presenta una bifurcación fold en $(0, 0)$.

Bajo estas condiciones, el sistema es localmente topológicamente equivalente a una de las siguientes formas normales:

$$\dot{\xi}_1 = \beta \pm \xi_1^2, \quad \dot{\xi}_2 = \pm \xi_2,$$

donde los signos dependen de la orientación elegida y del signo del valor propio no nulo. En particular, la dinámica esencial ocurre en la dirección asociada al valor propio nulo, mientras que la segunda ecuación describe la dinámica transversal, que puede ser estable o inestable. En la Figura 2.5 se muestra un ejemplo cualitativo de un retrato de fase asociado a una bifurcación fold bidimensional, dada por

$$\dot{\xi}_1 = \beta - \xi_1^2, \quad \dot{\xi}_2 = -\xi_2.$$

Para $\beta < 0$ no existen equilibrios, para $\beta = 0$ aparece un equilibrio no hiperbólico y para $\beta > 0$ surgen dos equilibrios. La dinámica esencial de la bifurcación ocurre en la coordenada ξ_1 , mientras que la coordenada ξ_2 describe la dinámica transversal, la cual permanece estable al variar β , ya que las trayectorias satisfacen $\dot{\xi}_2 = -\xi_2$ y convergen hacia el eje ξ_1 .

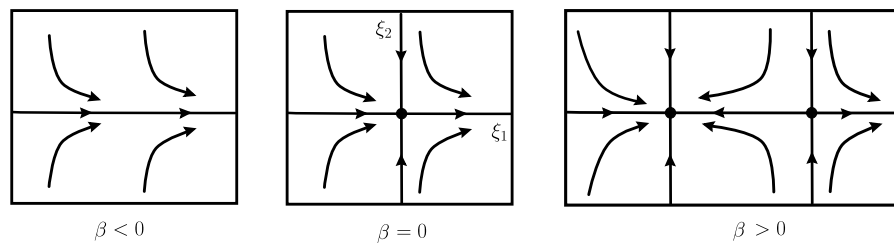


Figura 2.5: Diagrama de bifurcación de la forma normal de una bifurcación fold genérica con $\dot{\xi}_1 = \beta - \xi_1^2$ y $\dot{\xi}_2 = -\xi_2$.

La bifurcación transcítica puede interpretarse como una bifurcación fold degenerada, en la cual dos equilibrios coexisten para todo valor del parámetro y se intersectan en el valor crítico. En el punto de bifurcación ambos equilibrios son no hiperbólicos e intercambian su estabilidad, en lugar de crearse o desaparecer como ocurre en la bifurcación fold.

Teorema 2.2.2 (Bifurcación transcítica). *Considérese el sistema*

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \mu \in \mathbb{R},$$

con f suave y tal que $f(0, 0) = 0$.

Supóngase que se cumplen las siguientes condiciones:

(T.1) *La matriz Jacobiana $Df(0, 0)$ tiene un valor propio simple $\lambda = 0$ y el otro valor propio tiene parte real distinta de cero.*

(T.2) *Si v es un vector propio asociado a $\lambda = 0$ y w un vector propio izquierdo correspondiente, entonces*

$$w^\top D_\mu f(0, 0) = 0.$$

(T.3)

$$w^\top D_{x\mu}^2 f(0, 0)[v] \neq 0.$$

(T.4)

$$w^\top D_x^2 f(0, 0)[v, v] \neq 0.$$

Entonces el sistema presenta una bifurcación transcítica en $(0, 0)$.

Bajo estas condiciones, el sistema es localmente topológicamente equivalente a una de las siguientes formas normales:

$$\dot{\xi}_1 = \beta \xi_1 \pm \xi_1^2, \quad \dot{\xi}_2 = \pm \xi_2.$$

En la Figura 2.6 se muestra un ejemplo cualitativo de un retrato de fase asociado a una bifurcación transcítica bidimensional, dada por

$$\dot{\xi}_1 = \beta \xi_1 - \xi_1^2, \quad \dot{\xi}_2 = -\xi_2.$$

Para todo β existen dos ramas de equilibrios, las cuales intercambian estabilidad al pasar por $\beta = 0$, donde aparece un equilibrio no hiperbólico. La dinámica esencial de la bifurcación ocurre en la coordenada ξ_1 , mientras que la coordenada ξ_2 representa la dinámica transversal, la cual permanece estable al variar β , ya que las trayectorias satisfacen $\dot{\xi}_2 = -\xi_2$ y convergen hacia el eje ξ_1 .

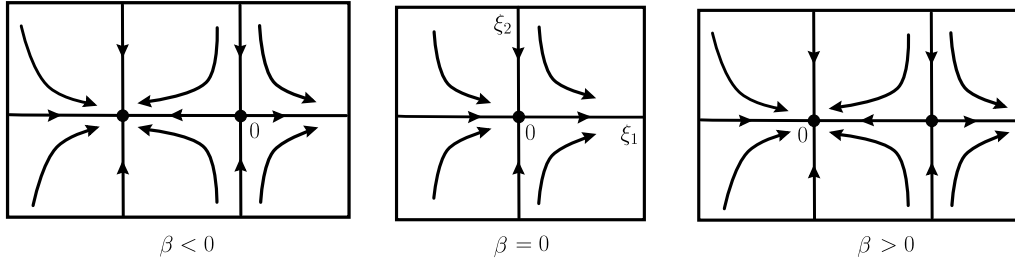


Figura 2.6: Diagrama de bifurcación de la forma normal de una bifurcación transcritical genérica con $\dot{\xi}_1 = \beta\xi_1 - \xi_1^2$ y $\dot{\xi}_2 = -\xi_2$.

La bifurcación cúspide es una bifurcación local de codimensión dos que corresponde a un caso degenerado de una bifurcación fold. Genéricamente, en el espacio de parámetros, los extremos de dos curvas de bifurcación fold se encuentran tangencialmente en un punto cúspide. En una vecindad de este punto pueden coexistir regiones con uno y tres equilibrios.

Teorema 2.2.3 (Bifurcación cúspide). *Considérese el sistema*

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \mu \in \mathbb{R}^2,$$

con f suave y tal que $f(0, 0) = 0$.

Supóngase que se cumplen las siguientes condiciones:

(C.1) *La matriz Jacobiana $Df(0, 0)$ tiene un valor propio simple $\lambda = 0$ y el otro valor propio tiene parte real distinta de cero.*

(C.2) *Si v es un vector propio asociado a $\lambda = 0$ y w un vector propio izquierdo correspondiente, entonces*

$$w^\top D_\mu f(0, 0) = 0.$$

(C.3)

$$w^\top D_x^2 f(0, 0)[v, v] = 0.$$

(C.4)

$$w^\top D_x^3 f(0, 0)[v, v, v] \neq 0.$$

(C.5) Sea $\mu = (\mu_1, \mu_2)$. Defina

$$a(\mu) := w^\top f(0, \mu), \quad b(\mu) := w^\top D_x f(0, \mu) v.$$

Entonces se requiere que el mapeo $\mu \mapsto (a(\mu), b(\mu))$ tenga rango 2 en $\mu = 0$, i.e.

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial a}{\partial \mu_1}(0) & \frac{\partial a}{\partial \mu_2}(0) \\ \frac{\partial b}{\partial \mu_1}(0) & \frac{\partial b}{\partial \mu_2}(0) \end{pmatrix} \neq 0.$$

Entonces el sistema presenta una bifurcación cúspide de codimensión dos en $(0, 0)$.

Bajo estas condiciones, el sistema es localmente topológicamente equivalente a una de las siguientes formas normales:

$$\dot{\xi}_1 = \beta_1 + \beta_2 \xi_1 \pm \xi_1^3, \quad \dot{\xi}_2 = \pm \xi_2,$$

La dinámica esencial ocurre en la dirección asociada al valor propio nulo, mientras que la segunda ecuación describe la dinámica transversal.

donde el signo del término cúbico determina la orientación de la bifurcación y el signo de la segunda ecuación depende de la estabilidad transversal asociada al valor propio no nulo. La dinámica esencial ocurre en la dirección correspondiente al valor propio nulo, mientras que la segunda ecuación describe la dinámica transversal.

En la Figura 2.7 se muestra el diagrama de bifurcación asociado a la forma normal de una bifurcación cúspide. Las curvas fold F_1 y F_2 delimitan la región “1” del espacio de parámetros, donde coexisten tres equilibrios, mientras que en la región “2” existe un único equilibrio. Ambas curvas se encuentran tangencialmente en el punto cúspide, correspondiente al caso degenerado de una bifurcación fold. Sobre las curvas F_1 y F_2 existen dos equilibrios, uno de los cuales es no hiperbólico. Finalmente, en $(\beta_1, \beta_2) = (0, 0)$ existe un único equilibrio no hiperbólico.

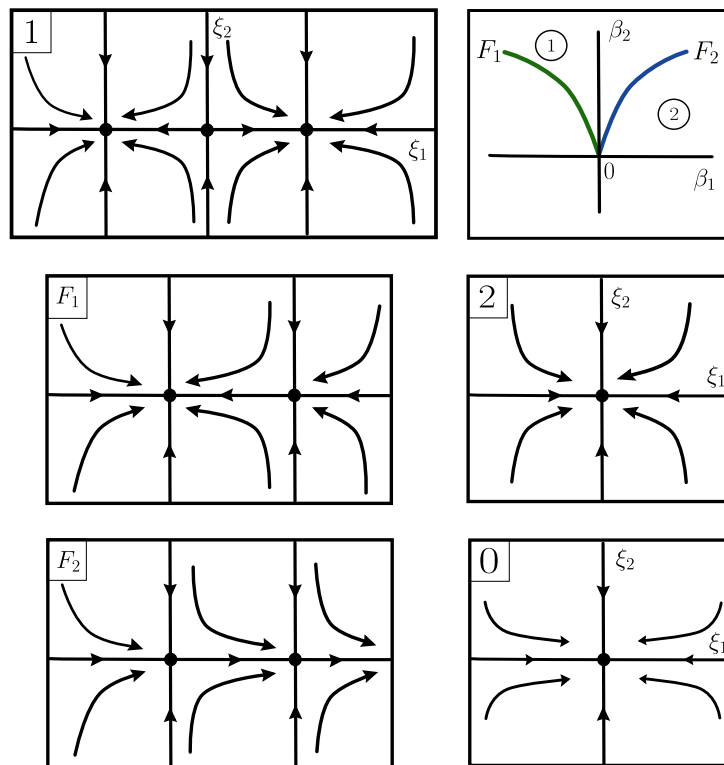


Figura 2.7: Diagrama de bifurcación de la forma normal de una bifurcación transcritical genérica con $\dot{\xi}_1 = \beta_1 + \beta_2 \xi_1 \pm \xi_1^3$ y $\dot{\xi}_2 = -\xi_2$.

2.2.1. Continuación numérica y detección de bifurcaciones

Para el análisis de bifurcaciones no basta con integrar trayectorias individuales; es necesario seguir ramas de equilibrios u órbitas periódicas al variar parámetros. Este procedimiento se conoce como **continuación numérica**, y constituye una herramienta fundamental en el estudio de sistemas dinámicos no lineales [17, 19].

Dado un equilibrio $x(\mu)$ que satisface

$$f(x, \mu) = 0,$$

los métodos de continuación permiten seguir la solución al variar μ , resolviendo iterativamente el sistema mediante técnicas de tipo predictor–corrector [20, 17].

La detección de bifurcaciones locales se basa en el análisis espectral de la matriz Jacobiana $Df(x, \mu)$, lo que permite identificar cambios en la estabilidad de los equilibrios. Por ejemplo:

- Una bifurcación fold se detecta cuando un valor propio simple cruza cero.
- Una bifurcación transcítica también involucra un valor propio nulo bajo condiciones adicionales de degeneración.
- Una bifurcación cúspide corresponde a la degeneración de una bifurcación fold de codimensión dos.

En este trabajo se empleó el toolbox **MatCont** de MATLAB, el cual implementa algoritmos de continuación y detección automática de bifurcaciones ampliamente utilizados en la literatura [21].

Capítulo 3

Modelos de poblaciones

Las interacciones entre especies desempeñan un papel fundamental en la dinámica de los ecosistemas y han sido ampliamente estudiadas mediante sistemas de ecuaciones diferenciales [22, 23, 24]. Dependiendo del tipo de interacción, es posible distinguir distintos marcos teóricos.

En los modelos de **depredación**, una especie se beneficia a expensas de otra; por ejemplo, en las interacciones lince–liebre o tiburón–pez [25, 26].

En los modelos de **mutualismo**, ambas especies obtienen beneficios recíprocos, como ocurre en interacciones planta–polinizador o micorrizas–plantas [27, 28].

Por otro lado, en los modelos de **competencia**, dos especies compiten por recursos limitados, de modo que el crecimiento de cada una se ve negativamente afectado por la presencia de la otra.

El modelo de competencia de Lotka–Volterra es uno de los más conocidos y estudiados en este contexto [1, 23], y se aplica a especies que comparten un mismo nicho ecológico, como poblaciones que compiten por alimento o espacio.

En este trabajo nos centraremos en este último tipo de interacción entre especies.

3.1. Modelos de competencia interespecífica

Los modelos de competencia interespecífica describen la interacción entre poblaciones que compiten por recursos limitados. En dimensión dos, un marco general puede

escribirse como

$$\dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2), \quad \dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2), \quad (3.1)$$

donde $x_1, x_2 \geq 0$ representan densidades poblacionales.

En este contexto, la competencia se interpreta como una disminución en la tasa de crecimiento de una especie cuando la población de la otra aumenta. Esto se traduce en las condiciones de signo

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x_1, x_2) \leq 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x_1, x_2) \leq 0. \quad (3.2)$$

Un ejemplo clásico es el modelo de competencia de Lotka–Volterra, dado por

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{r_1 \alpha_{12} x_1 x_2}{K_1}, \\ \dot{x}_2 = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \frac{r_2 \alpha_{21} x_2 x_1}{K_2}. \end{cases} \quad (3.3)$$

donde r_i son las tasas de crecimiento intrínseco, K_i las capacidades de carga, y α_{ij} cuantifica el efecto de la especie j sobre la especie i . El término

$$r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right)$$

describe el crecimiento logístico en ausencia de competencia, mientras que

$$\frac{r_i \alpha_{ij} x_i x_j}{K_i}$$

modela la reducción en la tasa de crecimiento debida a la interacción con la otra especie.

Este modelo constituye una primera aproximación para describir la competencia entre especies y permite caracterizar distintos regímenes dinámicos según los parámetros. Como se muestra en la Figura 3.1, los comportamientos asintóticos posibles incluyen la exclusión de una especie, la coexistencia estable y la extinción simultánea.

En particular, el *principio de exclusión competitiva* establece que dos especies que compiten por los mismos recursos no pueden coexistir de manera estable bajo condiciones constantes [3]. No obstante, diversos estudios experimentales y teóricos han mostrado que este principio no es universalmente válido, ya que en sistemas reales pueden observarse fenómenos de coexistencia debido a heterogeneidad espacial, variabilidad ambiental o interacciones más complejas [29, 4].

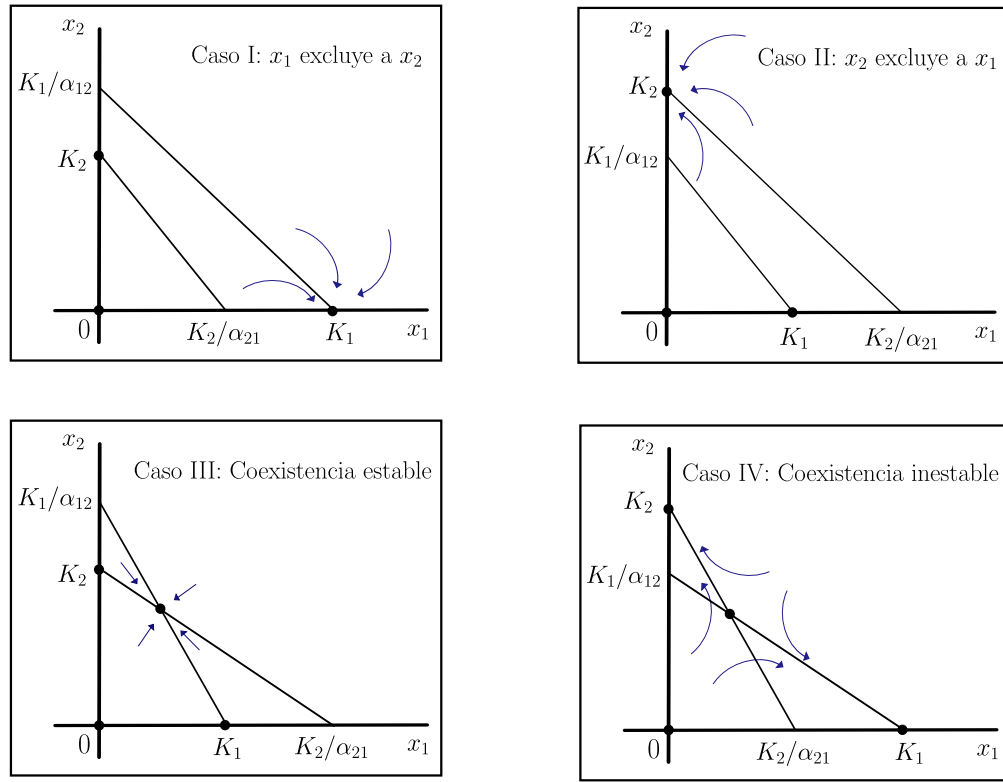


Figura 3.1: Retratos de fase del modelo de competencia de Lotka–Volterra.

Una limitación importante del modelo de Lotka–Volterra es que las interacciones entre especies se describen mediante términos bilineales, lo que implica que las nullclinas son funciones lineales. Esta restricción limita la geometría del sistema y, por tanto, la variedad de retratos de fase posibles.

Esto motiva el estudio de modelos más generales en los que las interacciones se describen mediante funciones no lineales, lo que da lugar a nullclinas no lineales y permite capturar dinámicas más complejas y acordes con observaciones empíricas [22, 6].

Para describir algunas propiedades cualitativas de estos sistemas en el caso planar, introducimos el orden parcial “ $\leq_K$ ” en $\mathbb{R}_+^2$, definido por

$$(x_1, y_1) \leq_K (x_2, y_2) \quad \text{si} \quad x_1 \leq x_2 \text{ y } y_1 \geq y_2.$$

Además, escribimos $(x_1, y_1) <_K (x_2, y_2)$ si $(x_1, y_1) \leq_K (x_2, y_2)$ y $(x_1, y_1) \neq (x_2, y_2)$, mientras que $(x_1, y_1) \ll_K (x_2, y_2)$ indica que todas las desigualdades se satisfacen de manera estricta.

Dado un punto $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$, el primer cuadrante puede dividirse en cuatro regiones, en sentido antihorario, definidas por

$$\begin{aligned} Q_1 &= \{(x, y) : x \geq x_0, y \geq y_0\}, & Q_2 &= \{(x, y) : x \leq x_0, y \geq y_0\}, \\ Q_3 &= \{(x, y) : x \leq x_0, y \leq y_0\}, & Q_4 &= \{(x, y) : x \geq x_0, y \leq y_0\}. \end{aligned}$$

Si el sistema (3.1) satisface (3.2), entonces es monótono respecto del orden $\leq_K$ en el primer cuadrante [30, 6]. Es decir, si

$$(x_1(0), y_1(0)) \leq_K (x_2(0), y_2(0)),$$

entonces

$$(x_1(t), y_1(t)) \leq_K (x_2(t), y_2(t)) \quad \text{para todo } t > 0.$$

Como consecuencia, el sistema no admite órbitas periódicas positivas. Por el teorema de Poincaré–Bendixson [31], el conjunto ω -límite de cualquier trayectoria consiste en un equilibrio o en una colección de equilibrios junto con las órbitas que los conectan. En el contexto biológico esto nos lleva a que a largo plazo los únicos estados posibles son la coexistencia o la extinción de una o ambas especies.

Sea W_i^s la variedad estable de un punto silla interior E_i . En [30] se demuestra que esta variedad no puede contener dos puntos relacionados por $\ll_K$.

Por otro lado, si E es un equilibrio, las regiones $Q_2(E)$ y $Q_4(E)$ son positivamente invariantes. En efecto, si $X(0) \leq_K E$, entonces $X(t) \leq_K E$ para todo $t > 0$, lo que prueba la invariancia de $Q_2(E)$; un argumento análogo vale para $Q_4(E)$.

Estas propiedades permiten extender el análisis desde la estabilidad local de los equilibrios hacia una descripción global de la dinámica en el primer cuadrante, mediante las cuencas de atracción asociadas a cada equilibrio.

3.2. El efecto Allee

El efecto Allee es un fenómeno ecológico que describe la disminución en la tasa de crecimiento poblacional a bajas densidades, debido a dificultades en procesos como la reproducción, la cooperación o la defensa frente a depredadores. En este sentido, poblaciones pequeñas pueden experimentar desventajas que comprometen su viabilidad. Diversos estudios han abordado el modelamiento matemático del efecto Allee y su

relevancia en sistemas ecológicos, así como su presencia en distintas especies [22, 31, 8, 12, 7].

Se distinguen dos tipos principales de efecto Allee. El **efecto Allee débil** ocurre cuando la tasa de crecimiento per cápita aumenta con la densidad para poblaciones pequeñas, pero permanece positiva en el origen, por lo que la extinción no es inevitable en bajas densidades. Un ejemplo de este tipo de dinámica está dado por

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \underbrace{\left(1 + \frac{x}{A}\right)}_{\text{efecto Allee}}, \quad (3.4)$$

donde, para $A > 0$, el sistema presenta como únicos equilibrios no negativos el origen y la capacidad de carga K . En este caso, el efecto Allee modifica la tasa de crecimiento a bajas densidades sin introducir un umbral crítico de extinción.

En contraste, el **efecto Allee fuerte** se caracteriza por la existencia de un umbral crítico $A > 0$, conocido como umbral de Allee, tal que si la población inicial satisface $x(0) < A$, entonces la solución tiende a la extinción, mientras que si $x(0) > A$, la población puede persistir. Un modelo representativo es

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \underbrace{\left(\frac{x}{A} - 1\right)}_{\text{efecto Allee}}, \quad (3.5)$$

el cual introduce un equilibrio inestable en $x = A$ que separa las cuencas de atracción del origen y de un equilibrio positivo.

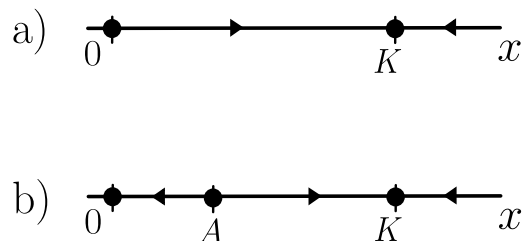


Figura 3.2: Bosquejos del retrato de fase: a) efecto Allee débil (3.4); b) efecto Allee fuerte (3.5).

La mayoría de los estudios sobre este fenómeno se han centrado en modelos de una sola especie o en interacciones de tipo depredador–presa [31, 11]. En contraste, el análisis de modelos de competencia entre especies que incorporan efecto Allee ha recibido

menor atención. Uno de los primeros trabajos en esta dirección es [8], donde se estudia un sistema de competencia con efecto Allee en el contexto de ecuaciones diferenciales ordinarias. Asimismo, [12] analiza un sistema de competencia tipo Leslie–Gower en tiempo discreto en el cual una de las especies está sujeta a efecto Allee. Posteriormente, se han desarrollado diversos estudios que profundizan en esta interacción [11, 13, 9, 14, 10], mostrando que la incorporación del efecto Allee puede modificar sustancialmente la dinámica competitiva, permitiendo, por ejemplo, la coexistencia de especies que en ausencia de este efecto serían excluidas.

Por otra parte, se han propuesto distintas formas funcionales para modelar tanto la competencia como el efecto Allee [7, 5], lo que pone de manifiesto la necesidad de estudiar modelos más generales. Esto motiva la búsqueda de resultados cualitativos que permitan describir la dinámica del sistema bajo hipótesis amplias, abarcando distintas formulaciones del efecto Allee y de las interacciones competitivas.

Capítulo 4

Análisis del modelo de competencia Lotka–Volterra con efecto Allee fuerte en ambas especies

Como se mencionó en el Capítulo 3, uno de los modelos más ampliamente estudiados en el contexto de competencia entre especies es el modelo de Lotka–Volterra (3.3). Debido a su estructura relativamente simple, este modelo constituye un punto de partida natural para incorporar efectos adicionales, como el efecto Allee, sin introducir una complejidad analítica excesiva.

En este trabajo, consideramos una modificación del tipo $(x - a)$, con $a > 0$, para modelar un efecto Allee fuerte en cada especie. Esta elección se debe a que dicha formulación introduce de manera directa un umbral poblacional bajo el cual la tasa de crecimiento es negativa, y además ha sido ampliamente utilizada en la literatura. En particular, este tipo de modificación ha sido previamente estudiado en el contexto del modelo de Lotka–Volterra en [11], donde se analiza el siguiente sistema:

$$X = \begin{cases} \dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) (x - a_1) - \frac{r_1 c_1 x y}{K_1} = X_1(x, y), \\ \dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) (y - a_2) - \frac{r_2 c_2 x y}{K_2} = X_2(x, y), \end{cases} \quad (4.1)$$

donde $\mu = (r_1, c_1, K_1, a_1, r_2, c_2, K_2, a_2) \in \mathbb{R}_+^8$, con $a_i < K_i$ para $i = 1, 2$. Los parámetros con subíndice 1 corresponden a la especie x , mientras que aquellos con subíndice 2

corresponden a la especie y . En particular, r_i representa la tasa intrínseca de crecimiento, K_i la capacidad de carga, a_i el umbral asociado al efecto Allee y c_i el coeficiente de competencia interespecífica, es decir, la intensidad con la que una especie es afectada por la otra. El término $r_i x(1 - x/K_i)(x - a_i)$ representa un crecimiento logístico modificado por el efecto Allee, mientras que la interacción entre especies se modela mediante el término $-\frac{r_i c_i x y}{K_i}$, el cual no se ve afectado directamente por dicho efecto.

En [11] se demuestra que el primer cuadrante es positivamente invariante y que las soluciones en él son acotadas. Además, se estudia la estabilidad de los equilibrios hiperbólicos, tanto en la frontera como en el interior del dominio, estableciendo que, genéricamente, el sistema puede presentar 0, 2 o 4 equilibrios interiores. Sin embargo, estos casos no quedan caracterizados mediante expresiones analíticas explícitas. Asimismo, cuando el número de equilibrios interiores es menor o igual a dos, el plano se divide en tres regiones invariantes: dos asociadas a la exclusión de una de las especies y una en la que ambas se extinguen. En contraste, cuando existen cuatro equilibrios interiores, aparece adicionalmente una región invariante correspondiente a la cuenca de atracción de un equilibrio de coexistencia.

Cabe destacar que los casos no genéricos, en los cuales aparecen equilibrios no hiperbólicos, no han sido analizados. En este trabajo, con el fin de complementar los resultados de [11], se busca, en primer lugar, obtener condiciones analíticas que permitan caracterizar tanto los casos genéricos como los no genéricos en función de los parámetros del sistema.

Posteriormente, se realiza un estudio detallado de las bifurcaciones presentes en el modelo, con especial énfasis en el papel de los parámetros asociados al efecto Allee. Además, se presentan simulaciones de retratos de fase para distintos escenarios, tomando como referencia los valores de parámetros utilizados en [11], mostrados en la Tabla 4.1. Finalmente, se construye un diagrama de bifurcación en términos de a_1 y a_2 , lo que permite organizar de manera global la dinámica del sistema y respaldar los resultados analíticos obtenidos.

Parámetro	Valor	Descripción
r_1	0.5	Tasa intrínseca de crecimiento de la población x .
K_1	2.0	Capacidad de carga del sistema para la población x .
a_1	0.5	Umbral de Allee de la población x .
c_1	0.2	Coeficiente de competencia interespecífica que afecta a x .
r_2	0.7	Tasa intrínseca de crecimiento de la población y .
K_2	2.5	Capacidad de carga del sistema para la población y .
a_2	0.2	Umbral de Allee de la población y .
c_2	0.7	Coeficiente de competencia interespecífica que afecta a y .

Cuadro 4.1: Valores y descripciones de los parámetros del sistema (4.1), tomados de [11].

4.1. Puntos de equilibrio y estabilidad local

4.1.1. Resultados previos en la literatura

En [11] se establece que el sistema (4.1) posee cinco puntos de equilibrio en la frontera, dados por

$$E_0 = (0, 0), \quad E_{11} = (a_1, 0), \quad E_{12} = (K_1, 0), \quad E_{21} = (0, a_2), \quad E_{22} = (0, K_2).$$

Además, se demuestra que E_0 , E_{12} y E_{22} son localmente asintóticamente estables, mientras que E_{11} y E_{21} corresponden a puntos silla. De acuerdo con la simbología presentada en la Figura 4.1, esta clasificación puede observarse en el panel a) de la Figura 4.2, donde los equilibrios E_{11} y E_{21} se representan mediante triángulos verdes, y E_0 , E_{12} y E_{22} mediante puntos negros, hacia los cuales convergen las trayectorias en sus respectivas vecindades, por otro lado las curvas que unen los triángulos con los puntos negros corresponden a las nulclinas no triviales del sistema (4.1).

En [11] se distinguen tres casos genéricos para la cantidad de equilibrios interiores del sistema (4.1). Por un lado no existen equilibrios interiores, y por otro las nulclinas intersectan transversalmente creando 2 o 4 equilibrios interiores. En más detalle se llega a que los casos son:

- i) No existen equilibrios interiores.

Equilibrios repulsivos	○
Equilibrios silla	▲
Equilibrios loc. asintóticamente estables	●
Equilibrios no hiperbólicos	□

Figura 4.1: Simbología para distinguir la estabilidad de cada equilibrio en las gráficas.

ii) Existen dos equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, tales que

$$x_1 < x_2 \quad \text{y} \quad y_1 < y_2,$$

entonces E_1 es un repulsor, mientras que E_2 es un punto silla.

iii) Existen cuatro equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $1 \leq i \leq 4$, tales que

$$x_1 < x_2 < x_3 < x_4, \quad y_1 < y_4 < y_3 < y_2,$$

entonces E_1 es un repulsor, E_2 y E_4 son puntos silla, y E_3 es localmente asintóticamente estable.

Estos casos se ilustran en la Figura 4.2.

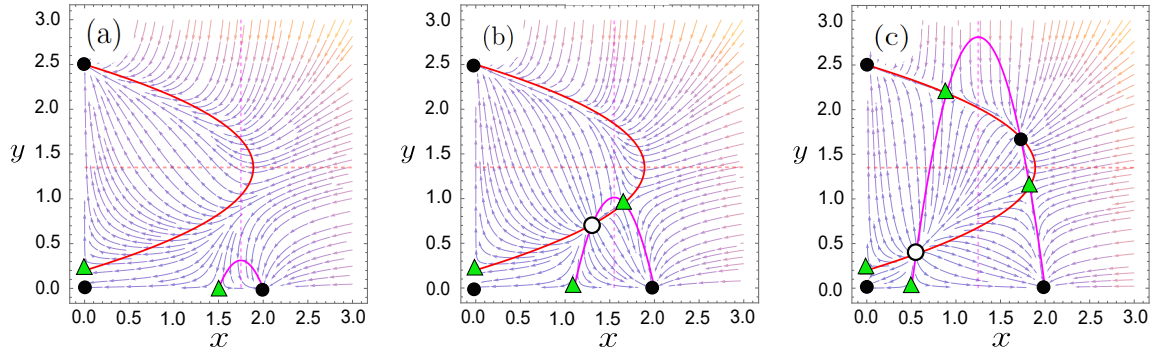


Figura 4.2: Los paneles a), b) y c) corresponden a retratos de fase para los casos i), ii) y iii) respectivamente.

4.1.2. Caracterización de casos genéricos y no genéricos

Para complementar los resultados obtenidos en [11], se estudian las nulclinas del sistema con el fin de obtener condiciones analíticas que permitan distinguir los casos

genéricos, en los cuales las intersecciones de las nulclinas son transversales, de los casos no genéricos, asociados a situaciones degeneradas como tangencias entre nulclinas.

Las componentes de los equilibrios interiores vienen dadas por las intersecciones de las nulclinas no triviales en x e y del sistema (4.1), las cuales están dadas por

$$y = g_1(x) = \frac{1}{c_1}(K_1 - x)(x - a_1), \quad (4.2)$$

y

$$x = g_2(y) = \frac{1}{c_2}(K_2 - y)(y - a_2). \quad (4.3)$$

De este modo, la componente x de cada equilibrio interior satisface la ecuación $g_2(g_1(x)) - x = 0$, que puede reescribirse como

$$\frac{1}{c_1^2 c_2} P_1(x) = 0,$$

con $P_1(x)$ definido como

$$P_1(x) = x^4 + A_1 x^3 + A_2 x^2 + A_3 x + A_4, \quad (4.4)$$

donde

$$\begin{aligned} A_1 &= -2a_1 - 2K_1, & A_2 &= K_1^2 + 4K_1 a_1 + a_1^2 + c_1(a_2 + K_2), \\ A_3 &= -2K_1^2 a_1 + (-2a_1^2 - c_1(a_2 + K_2))K_1 - c_1((a_2 + K_2)a_1 - c_1 c_2), \\ A_4 &= (a_2 c_1 + K_1 a_1)(K_1 a_1 + c_1 K_2). \end{aligned}$$

Luego, la componente y de cada equilibrio interior se obtiene evaluando g_1 en las raíces positivas de (4.4). Análogamente la componente y de cada equilibrio interior satisface la ecuación $g_1(g_2(y)) - y = 0$, reescrita como

$$\frac{1}{c_2^2 c_1} P_2(y) = 0,$$

con $P_2(y)$ definido como

$$P_2(y) = y^4 + B_1 y^3 + B_2 y^2 + B_3 y + B_4, \quad (4.5)$$

donde

$$\begin{aligned} B_1 &= -2a_2 - 2K_2, & B_2 &= K_2^2 + 4K_2 a_2 + a_2^2 + c_2(a_1 + K_1), \\ B_3 &= -2K_2^2 a_2 + (-2a_2^2 - c_2(a_1 + K_1))K_2 - c_2((a_1 + K_1)a_2 - c_2 c_1), \end{aligned}$$

$$B_4 = (a_1c_2 + K_2a_2)(K_2a_2 + c_2K_1).$$

Las curvas definidas por (4.2) y (4.3) pueden extenderse naturalmente a todo $\mathbb{R}^2$, aunque el análisis biológico se restringe al primer cuadrante. Definimos entonces

$$C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : y = g_1(x)\}, \quad (4.6)$$

y

$$C_2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x = g_2(y)\}. \quad (4.7)$$

En la Figura 4.2, la curva C_1 une los equilibrios $(a_1, 0)$ y $(K_1, 0)$ sobre el eje x , representados por un triángulo verde y un punto negro, respectivamente. De manera análoga, C_2 une los equilibrios $(0, a_2)$ y $(0, K_2)$ sobre el eje y , además se puede observar que son parábolas cóncavas, es decir, cumplen $g_1''(x) < 0$ y $g_2''(y) < 0$, con vértices en

$$\hat{x} = \frac{a_1 + K_1}{2} \quad \text{y} \quad \hat{y} = \frac{a_2 + K_2}{2}. \quad (4.8)$$

En adelante, consideraremos únicamente sus porciones en el primer cuadrante, donde tienen sentido biológico.

A continuación empezaremos con el análisis de los casos genéricos, en los cuales las curvas C_1 y C_2 no se intersectan entre si o sus intersecciones son transversales. Por ello recalamos que C_1 y C_2 se intersectan transversalmente en $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$ si

$$g_1'(x^*)g_2'(y^*) \neq 0. \quad (4.9)$$

Para caracterizar estas situaciones se emplean principalmente tres herramientas: el teorema de Descartes, el criterio de Routh-Hurwitz y el discriminante de un polinomio. Por ello se definen los discriminantes Δ_P , Δ_1 y Δ_2 correspondientes a $P_1(x)$, $P_1'(x)$ y $P_2'(y)$, respectivamente, los cuales se expresan como:

- $\Delta_P = A_1^2A_2^2A_3^2 - 4A_2^3A_3^2 - 4A_1^3A_3^3 + 18A_1A_2A_3^3 - 27A_3^4$
 $- 4A_1^2A_2^3A_4 + 16A_2^4A_4 + 18A_1^3A_2A_3A_4 - 80A_1A_2^2A_3A_4$
 $- 6A_1^2A_3^2A_4 + 144A_2A_3^2A_4 - 27A_1^4A_4^2 + 144A_1^2A_2A_4^2$
 $- 128A_2^2A_4^2 - 192A_1A_3A_4^2 + 256A_4^3,$
- $\Delta_1 = 4(9A_1^2A_2^2 - 32A_2^3 - 27A_1^3A_3 + 108A_1A_2A_3 - 108A_3^2),$
- $\Delta_2 = 4(9B_1^2B_2^2 - 32B_2^3 - 27B_1^3B_3 + 108B_1B_2B_3 - 108B_3^2).$

Además, se define la cantidad A_5 como

$$A_5 = A_3 - \frac{A_1^2 A_4}{A_1 A_2 - A_3}. \quad (4.10)$$

El siguiente teorema permite caracterizar todos los casos genéricos respecto al número de equilibrios interiores del sistema (4.1).

Teorema 4.1.1. *Considere el sistema (4.1) y suponga que $\Delta_P, \Delta_1, \Delta_2, A_5$ están definidos como arriba. Entonces, el número de equilibrios interiores cumple lo siguiente:*

a) *No existen equilibrios interiores si se cumple alguna de las siguientes condiciones:*

- i) $A_5 \geq 0$.
- ii) $A_5 < 0$, $\Delta_P > 0$ y $\Delta_1 \leq 0$ o $\Delta_2 \leq 0$.

b) *Existen exactamente 2 equilibrios interiores si $A_5 < 0$ y $\Delta_P < 0$.*

c) *Existen exactamente 4 equilibrios interiores si $A_5 < 0$, $\Delta_P > 0$, $\Delta_1 > 0$ y $\Delta_2 > 0$.*

Demostración. Dividiremos la demostración en tres partes: primero, mediante el criterio de Routh–Hurwitz; luego, aplicando el teorema de Descartes; y finalmente, a través del análisis del discriminante del polinomio.

1. **Observaciones geométricas preliminares.** Dadas las definiciones de C_1 y C_2 en (4.6) y (4.7), la curva C_1 pasa por $(a_1, 0)$ y $(K_1, 0)$ pues $0 = g_1(a_1) = g_1(K_1)$, mientras que C_2 pasa por $(0, a_2)$ y $(0, K_2)$ ya que $0 = g_2(a_2) = g_2(K_2)$. Además, $y = g_1(x) > 0$ solo si $x \in (a_1, K_1)$, similarmente $x = g_2(y) > 0$ solo si $y \in (a_2, K_2)$, así las intersecciones en el primer cuadrante ocurren en el conjunto $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : a_1 < x < K_1, a_2 < y < K_2\}$. Por su forma cóncava, estas curvas no pueden intersectarse simultáneamente en el primer y el tercer cuadrante. En efecto, si existe una intersección con $x, y > 0$, entonces, debido a la orientación de las parábolas, no puede haber otra intersección con $x < 0$ o $y < 0$. En consecuencia, el polinomio $P_1(x)$ no puede tener raíces reales positivas y negativas al mismo tiempo.

Por otro lado, si suponemos que P_1 posee dos raíces reales positivas x_1 y x_2 , y además un par de raíces complejas conjugadas $u_1 \pm v_1 i$, entonces

$$P_1(x) = x^4 + A_1 x^3 + A_2 x^2 + A_3 x + A_4 = (x - x_1)(x - x_2)(x^2 - 2u_1 x + (u_1 + v_1)^2).$$

Luego comparamos los coeficientes ambos lados de la ecuación, de lo cual se obtiene $A_1 = -2u_1 - x_1 - x_2$, si usamos la definición de A_1 , la ecuación se reescribe como $-2a_1 - 2K_1 = -2u_1 - x_1 - x_2$ y despejando $2u_1$, se concluye que

$$2u_1 = 2a_1 + (K_1 - x_1) + (K_1 - x_2) > 0$$

porque $x_1 < K_1$, $x_2 < K_1$ y $a_1 > 0$. Por lo tanto la parte real de estas raíces complejas debe ser positiva.

2. Aplicación del criterio de Routh–Hurwitz. El teorema de Routh–Hurwitz establece que el número de cambios de signo en la primera columna de la tabla de Routh, construida a partir de los coeficientes del polinomio, coincide con el número de raíces en el semiplano derecho cerrado del plano complejo. La tabla de Routh correspondiente a P_1 es la siguiente:

x^4	1	+
x^3	A_1	–
x^2	$A_2 - \frac{A_3}{A_1}$	+
x	A_5	– o +
1	A_4	+

De la tabla se obtienen dos casos:

- Si $A_5 \geq 0$, entonces hay dos raíces en el semiplano izquierdo de $\mathbb{C}$ y dos en el semiplano derecho.
- Si $A_5 < 0$, entonces existen cuatro raíces en el semiplano derecho de $\mathbb{C}$.

Sin embargo, este resultado aún es ambiguo, pues no distingue entre raíces reales y complejas, ni entre positivas y negativas.

3. Aplicación del teorema de Descartes. El teorema de Descartes permite establecer cotas para el número de raíces positivas y negativas. Dado que $A_2, A_4 > 0$ y $A_1 < 0$, la cantidad de cambios de signo en los coeficientes de $P_1(x)$ dependerá del signo de A_3 . Además, al evaluar $P_1(-x)$ podemos obtener la cantidad de raíces negativas posibles.

- Si $A_3 \geq 0$:

La cantidad de cambios de signo es 2 o 4, dependiendo del caso. En particular,

se pueden presentar las siguientes combinaciones:

Caso	Raíces reales positivas	Raíces reales negativas	Raíces no reales
(i)	2	2	0
(ii)	2	0	2
(iii)	0	2	2
(iv)	0	0	4

El caso (i) se descarta por las observaciones geométricas iniciales. Además, $A_3 \geq 0$ implica $A_5 > 0$, de modo que en el caso (ii) las raíces no reales estarían en el semiplano izquierdo del plano complejo, lo cual también contradice las observaciones preliminares. Concluimos que los casos posibles son (iii) y (iv); por tanto, si $A_3 \geq 0$, el polinomio P_1 no posee raíces reales positivas, lo que implica que el sistema (4.1) no tiene equilibrios interiores.

■ **Si $A_3 < 0$:**

En este caso pueden cumplirse $A_5 \geq 0$ o $A_5 < 0$. Si $A_5 \geq 0$, nuevamente no existirán equilibrios interiores. En cambio, si $A_5 < 0$, tanto el criterio de Routh–Hurwitz como el teorema de Descartes coinciden en que P_1 puede tener 0, 2 o 4 raíces reales positivas. Considerando que $A_5 < 0$ implica $A_3 < 0$, distinguiremos los casos finales mediante el análisis del discriminante.

4. Análisis del discriminante. Suponemos a partir de ahora que $A_5 < 0$. Si el discriminante $\Delta_P < 0$, el polinomio P_1 tiene exactamente dos raíces reales, que por el análisis anterior deben ser positivas. Por lo tanto, la condición $A_5 < 0$ y $\Delta_P < 0$ garantiza la existencia de dos equilibrios interiores en el sistema (4.1).

Cuando $\Delta_P > 0$, debemos distinguir entre los casos en que hay cuatro raíces reales simples y aquellos con raíces complejas. Para ello analizamos los discriminantes de P'_1 y P'_2 y el lugar geométrico definido por los puntos que satisfacen

$$4(\hat{y} - y)(\hat{x} - x) = c_1 c_2, \quad (4.11)$$

equivalente a la condición $g'_2(y)g'_1(x) = 1$, que caracteriza los puntos donde las curvas C_1 y C_2 poseen la misma pendiente. Denotaremos este lugar geométrico por C_3 y notemos que

$$P'_1(x) = g'_2(g_1(x))g'_1(x) - 1 \quad \text{y} \quad P'_2(y) = g'_1(g_2(y))g'_2(y) - 1,$$

por ende las raíces de P'_1 corresponden la componente x de las intersecciones entre C_1 y C_3 , por otro lado las raíces de P'_2 corresponden la componente y de las intersecciones entre C_2 y C_3 .

Con respecto a los discriminantes la interpretación geométrica es la siguiente: si $\Delta_1 > 0$, entonces C_3 intersecta a C_1 en tres puntos; de manera análoga, si $\Delta_2 > 0$, C_3 intersecta a C_2 en tres puntos. Para que P_1 tenga cuatro raíces reales, es necesario que C_3 intersecte a ambas curvas C_1 y C_2 en tres puntos. Esto ocurre únicamente si $\Delta_1 > 0$ y $\Delta_2 > 0$.

En consecuencia, si $A_5 < 0$, $\Delta_P > 0$, $\Delta_1 > 0$ y $\Delta_2 > 0$, entonces el sistema posee cuatro equilibrios interiores. Si alguna de las condiciones $\Delta_1 > 0$ o $\Delta_2 > 0$ no se cumple, no existen equilibrios interiores.

□

El Teorema 4.1.1 permite definir tres regiones distintas en las que el sistema presenta diferentes cantidades de equilibrios interiores. Se definen:

$$Z_I = \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 \geq 0 \text{ o } (A_5 < 0, \Delta_P > 0, \Delta_1 \leq 0 \text{ o } \Delta_2 \leq 0)\}, \quad (4.12)$$

$$Z_{II} = \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 < 0, \Delta_P < 0\}, \quad (4.13)$$

$$Z_{III} = \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 < 0, \Delta_P > 0, \Delta_1 > 0, \Delta_2 > 0\}. \quad (4.14)$$

De este modo, genéricamente la cantidad de equilibrios interiores del sistema (4.1) se resume en el Cuadro 4.2.

Condición	Cantidad de equilibrios interiores
$\mu \in Z_I$	No existen equilibrios interiores
$\mu \in Z_{II}$	Existen 2 equilibrios interiores
$\mu \in Z_{III}$	Existen 4 equilibrios interiores

Cuadro 4.2: Regiones en el espacio de parámetros definidas por el Teorema 4.1.1.

Podemos observar que las regiones están separadas por fronteras determinadas por ciertas condiciones clave. Una de las más importantes ocurre cuando el discriminante Δ_P cambia de signo, lo cual es coherente, ya que este cambio indica la presencia de raíces múltiples en el polinomio $P_1(x)$. En consecuencia, se produce una tangencia entre las curvas C_1 y C_2 .

De este modo, al pasar de Z_I a Z_{II} , o viceversa, debe existir un momento en el que las nulclinas sean tangentes, dando lugar a un único equilibrio interior, como se observa en la imagen a) de la Figura 4.3. Asimismo, al pasar de Z_{II} a Z_{III} debe ocurrir otra tangencia; en este caso, pueden existir dos o tres equilibrios interiores, lo cual se puede apreciar en los paneles b),c) y d) de la Figura 4.3.

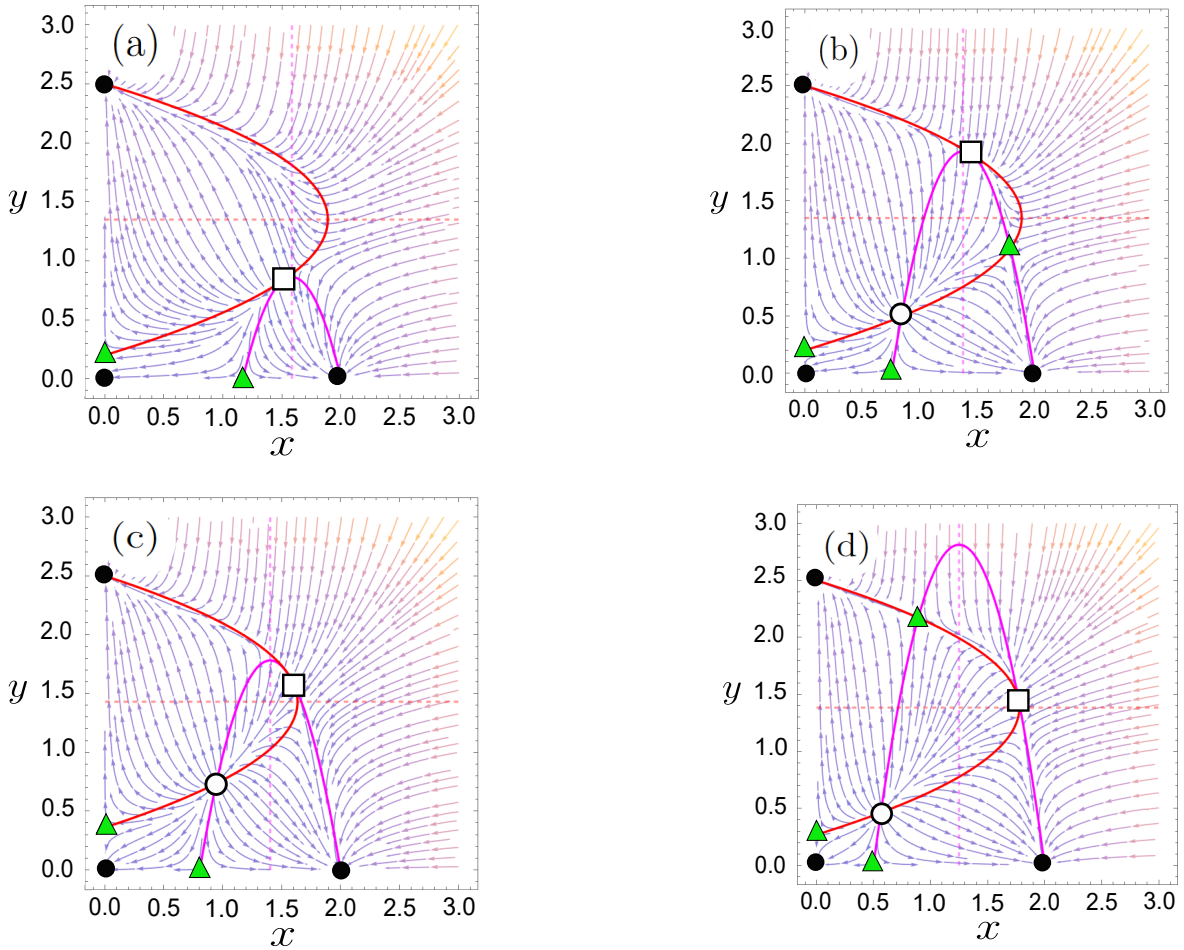


Figura 4.3: El panel a) es un ejemplo de retrato de fase al pasar de Z_I a Z_{II} , mientras que los paneles b),c) y d) retratos de fase al pasar Z_{II} a Z_{III} . En el panel a) se tiene $a_1 = 1.17$ y en el panel b) cambia a $a_1 = 0.76$; en los paneles (c) y (d) se modifican los valores de a_1 y a_2 respecto a los mostrados en la tabla 4.1, con $a_1 = 0.81, a_2 = 0.36$ en (c) y $a_1 = 0.5, a_2 = 0.27$ en (d).

Con esto en mente, es posible caracterizar los casos en que las nulclinas se intersectan tangencialmente. Comenzamos considerando que el término A_5 debe ser negativo, de lo contrario por el Teorema 2.1.1 no habrían equilibrios interiores. Luego, para que existan tangencias entre C_1 y C_2 , el polinomio P_1 debe tener raíces múltiples, en términos de

su discriminante se debe cumplir $\Delta_P = 0$. De esta manera todas las formas posibles que puede tener $P_1(x)$ se resumen en la siguiente tabla:

Caso	Forma factorizada de $P_1(x)$	Descripción
I	$(x - x_1)^4$	$x_1 \in \mathbb{R}_+$
II	$(x - x_1)^3(x - x_2)$	$x_1, x_2 \in \mathbb{R}_+$
III	$(x - x_1)^2(x - x_2)^2$	$x_1, x_2 \in \mathbb{R}_+$
IV	$(x - x_1)^2(x - x_2)(x - x_3)$	$x_1, x_2, x_3 \in \mathbb{R}_+$
V	$(x - x_1)^2(x^2 - 2\alpha x + \alpha^2 + \beta^2)$	$x_1, \alpha, \beta \in \mathbb{R}_+$
VI	$(x^2 - 2\alpha x + \alpha^2 + \beta^2)^2$	$\alpha, \beta \in \mathbb{R}_+$

Cuadro 4.3: Posibles factorizaciones de un polinomio de grado 4 con discriminante nulo.

Si suponemos que se cumple el caso VI, tal que

$$P_1(x) = x^4 + A_1x^3 + A_2x^2 + A_3x + A_4 = (x^2 - 2\alpha x + \alpha^2 + \beta^2)^2,$$

se tendría que $\alpha = (a_1 + K_1)/2 = \hat{x}$ y además

$$P'_1(x) = 4(x - \alpha)((x - \alpha)^2 + \beta^2),$$

por lo cual $\hat{x}$ sería raíz de $P'_1(x)$, en consecuencia C_1 debiese intersectar a C_3 para $x = \hat{x}$, lo cual es imposible pues los puntos de C_3 cumplen (4.11), llegando a una contradicción. De esta manera al considerar $A_5 < 0$ y $\Delta_P = 0$, P_1 debe tener al menos una raíz real de multiplicidad mayor a 1.

- Si $\Delta_1 = \Delta_2 = 0$, entonces P_1 tiene raíces con multiplicidad mayor a dos, es decir, se cumple el caso I o II de la tabla 4.3. Sin embargo, el caso I no puede ocurrir, ya que de ser así, se tendría $P'_1(x) = 4(x - x_1)^3$ para algún $x_1 \in \mathbb{R}_+$, entonces solo existe una intersección entre C_1 y C_3 y es tangencial, sin embargo sabemos que si hay solo una intersección entre ambas curvas esta siempre es trasnversal. Luego la raíz debe tener multiplicidad tres y debe existir otra raíz de multiplicidad uno, correspondiente al caso II de la tabla 4.3, concluyendo que existen dos equilibrios interiores. Esto se puede apreciar en la Figura 4.4, en la cual se muestra en cuadrado blanco la tangencia entre la curvas C_1, C_2 y C_3 además de la intersección transversal entre C_1 y C_2 representado por un círculo blanco.

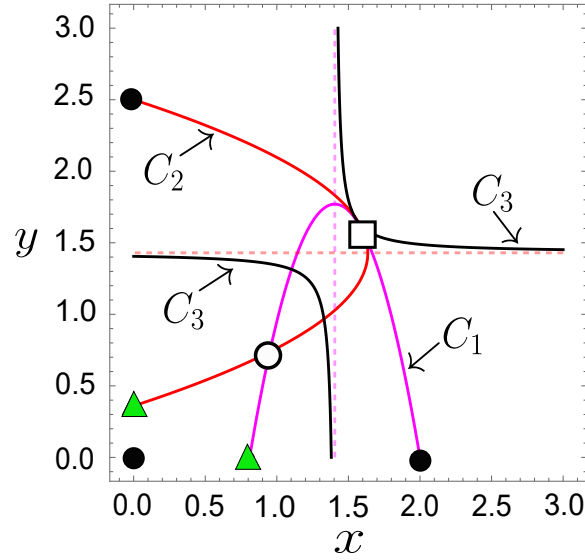


Figura 4.4: Gráfica de las curvas C_1, C_2 y C_3 cuando $A_5 < 0$ y $\Delta_P = \Delta_1 = \Delta_2 = 0$.

- Si $\Delta_1 > 0$ y $\Delta_2 > 0$, entonces P'_1 y P'_2 tienen 3 raíces, lo cual se traduce en que P_1 debe tener 4 raíces reales, pero dado que $\Delta_P = 0$ debe haber raíces múltiples y al menos una debe ser de multiplicidad 2. Así los casos posibles son el III y IV en la tabla 4.3, pero el caso III es inviable geoméricamente, ya que implicaría que C_1 y C_2 intersectan tangencialmente en dos puntos distintos y esto no puede ocurrir entre dos parábolas. Así concluimos que hay 2 raíces reales distintas y una raíz real de multiplicidad 2, lo que corresponde a 3 equilibrios interiores. Esto se ve en ambos paneles de la Figura 4.5.

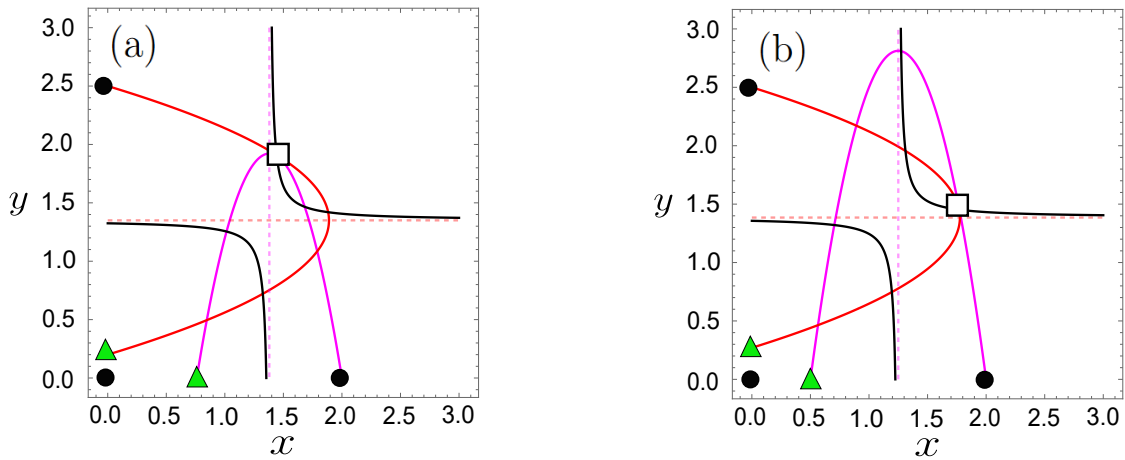


Figura 4.5: Gráfica de las curvas C_1, C_2 y C_3 cuando $A_5 < 0$, $\Delta_P = 0$ y $\Delta_1, \Delta_2 > 0$.

- Si $\Delta_1 \leq 0$ o $\Delta_2 \leq 0$, entonces

$$P_1(x) = (x - x_1)^2(x^2 - 2\alpha x + \alpha^2 + \beta^2)$$

según las posibilidades de la tabla 4.3. De esa forma solo existe una raíz de P_1 que corresponde a la componente x de la tangencia entre C_1 y C_2 . Se puede apreciar en la Figura 4.6 que esto además coincide con la cantidad de intersecciones con la curva C_3 , pues en el panel a) se tiene $\Delta_2 > 0$ y $\Delta_1 < 0$, por lo cual C_2 interseca en tres puntos con C_3 , en cambio C_1 solo interseca una vez. Por otro lado en el panel b) se cumple $\Delta_2 < 0$ y $\Delta_1 > 0$, con lo cual C_1 interseca en tres puntos con C_3 pero C_2 solo interseca una vez.

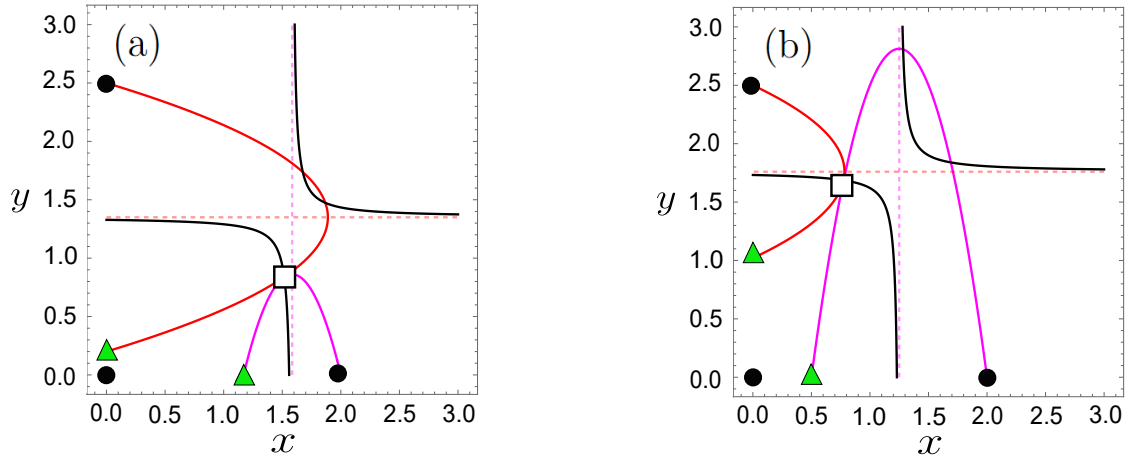


Figura 4.6: Gráfica de las curvas C_1, C_2 y C_3 cuando $A_5 < 0$, $\Delta_P = 0$ y $\Delta_1 \leq 0$ o $\Delta_2 \leq 0$.

Para resumir los tres casos definimos los conjuntos:

$$\begin{aligned} L_1 &= \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 < 0, \Delta_P = 0, \Delta_1 \leq 0 \text{ o } \Delta_2 \leq 0\}, \\ L_{2a} \cup L_{2b} &= \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 < 0, \Delta_P = 0, \Delta_1 > 0 \text{ y } \Delta_2 > 0\}, \\ CP &= \{\mu \in \mathbb{R}_+^8 : A_5 < 0, \Delta_P = \Delta_1 = \Delta_2 = 0\}. \end{aligned}$$

Así los tres casos no genéricos se resumen en la tabla 4.4.

Como se mencionó en la sección 4.1.1, en [11] se estudió la estabilidad de los equilibrios interiores en el caso genérico, pero no se analizó que pasaba en los casos no genéricos, es decir, cuando C_1 y C_2 intersecan tangencialmente.

Condición	Cantidad de equilibrios interiores
$\mu \in L_1$	Existen un equilibrio interior
$\mu \in L_{2a} \cup L_{2b}$	Existen tres equilibrios interiores
$\mu \in CP$	Existen dos equilibrios interiores

Cuadro 4.4: Regiones en el espacio de parámetros para la cantidad de equilibrios en los casos no genéricos.

Ahora bien, ¿qué implica para la estabilidad de los equilibrios el hecho de que una nulclina intersecte tangencialmente a la otra? Esta condición incide directamente en la **hiperbolicidad de los equilibrios interiores**.

Sea (x^*, y^*) un equilibrio interior, tras un cálculo sencillo se obtiene:

$$\det DX(x^*, y^*) = x^* y^* (g'_2(y^*) g'_1(x^*) - 1) = x^* y^* P'_1(x^*).$$

De esto se deduce que si la intersección entre C_1 y C_2 es tangencial entonces el equilibrio correspondiente es no-hiperbólico. Más aún la matriz Jacobiana evaluada en (x^*, y^*) está dada por:

$$DX(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial X_1}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial X_1}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial X_2}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial X_2}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}.$$

En particular:

$$b = \frac{\partial X_1}{\partial y}(x^*, y^*) = -x^* < 0,$$

$$c = \frac{\partial X_2}{\partial x}(x^*, y^*) = -y^* < 0.$$

Además los valores propios de esta matriz son:

$$\lambda_{\pm} = \frac{a + d \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2}, \quad (4.15)$$

y se cumple

$$(a + d)^2 - 4(ad - bc) = (a - d)^2 + 4bc > 0,$$

por lo cual $\lambda_{\pm} \in \mathbb{R}$ y $\lambda_+ > \lambda_-$. De lo que podemos concluir que si el equilibrio es no-hiperbólico entonces $\det DX(x^*, y^*) = 0$, en consecuencia $P'_1(x^*) = 0$ y el equilibrio corresponde a una tangencia entre C_1 y C_2 .

Gracias a esta equivalencia, se concluye que los conjuntos L_1 , $L_{1a} \cup L_{1b}$ y CP corresponden a curvas de bifurcación del sistema (4.1). En particular, se puede inferir que estas curvas están asociadas a bifurcaciones de tipo Fold, ya que al atravesar una condición de tangencia entre nulclinas se produce la creación o destrucción de dos equilibrios interiores. Y además los valores propios son siempre reales por lo que no pueden ocurrir bifurcaciones tipo Hopf.

A partir de la caracterización de cada zona en la Tabla 4.2 y de las curvas de bifurcación descritas en la Tabla 4.4, se construye el diagrama del panel b) de la Figura 4.7 utilizando el software Wolfram Mathematica. Esto permite analizar el comportamiento de las soluciones al variar los parámetros asociados al efecto Allee.

Para valores pequeños del efecto Allee en ambas especies, el sistema se encuentra en la región Z_{III} . En el panel a) de la Figura 4.7 se observa la existencia de cuatro equilibrios interiores, uno de ellos localmente asintóticamente estable, lo que indica que ambas especies pueden coexistir cuando el efecto Allee es débil.

Si el efecto Allee de la especie 2 aumenta, el sistema atraviesa la curva L_{2a} , produciéndose la colisión y desaparición de dos equilibrios interiores. De esta manera, el sistema pasa a la región Z_{II} , donde existen únicamente dos equilibrios interiores, ambos inestables, como se muestra en el panel f) de la Figura 4.7. En este caso, la coexistencia de ambas especies deja de ser posible a largo plazo.

Finalmente, si el efecto Allee continúa aumentando y el sistema cruza la curva L_1 , se alcanza la región Z_I . El panel h) de la Figura 4.7 muestra que en esta región no existen equilibrios interiores, por lo que las soluciones convergen hacia estados asociados a la exclusión de una de las especies o a la extinción de ambas.

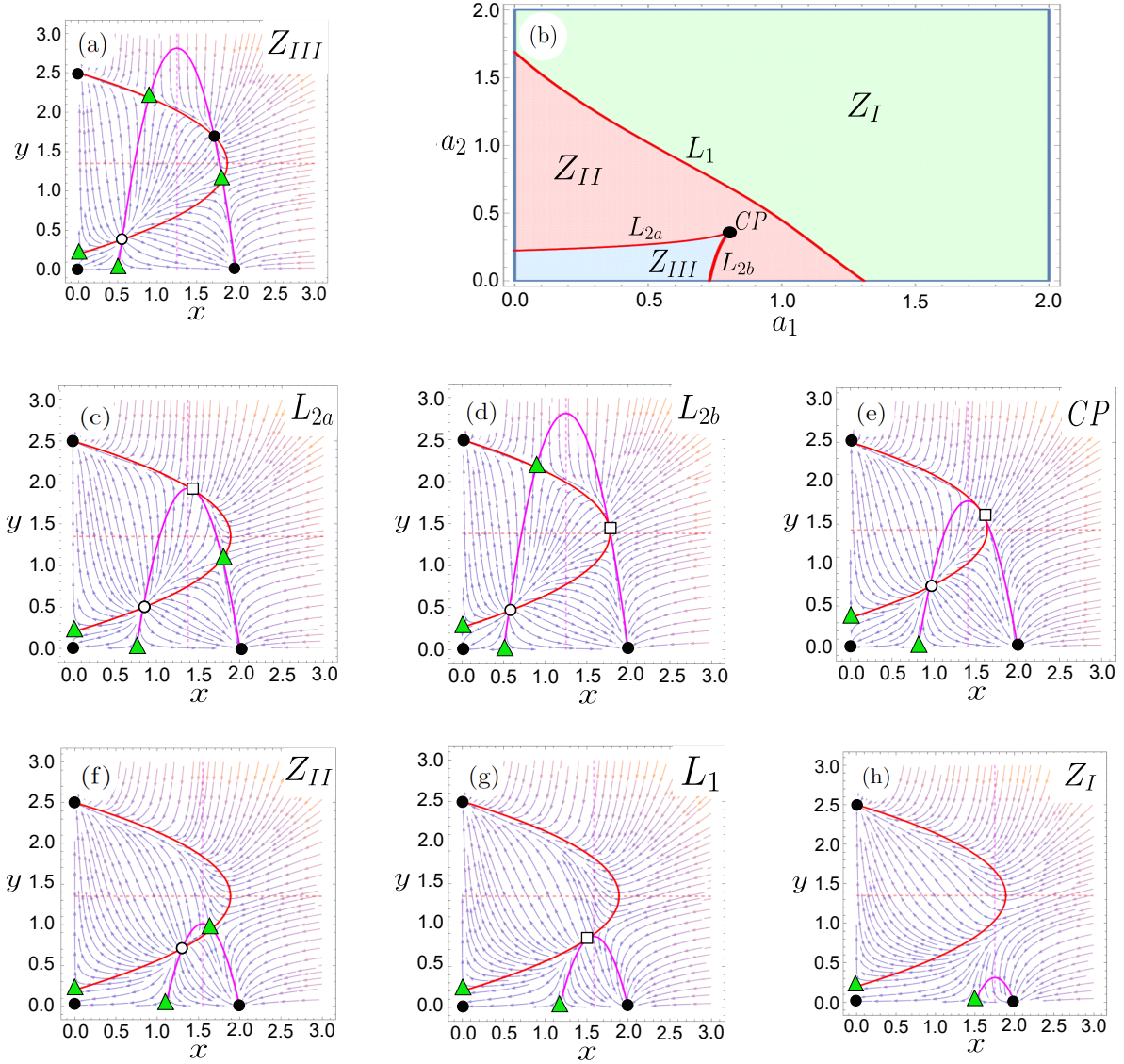


Figura 4.7: Transiciones entre retratos de fase del sistema (4.1) al variar los parámetros a_1 y a_2 , manteniendo fijos los restantes parámetros según la Tabla 4.1. El panel b) muestra el diagrama de bifurcación en el plano (a_1, a_2) , junto con las regiones definidas en las Tablas 4.2 y 4.4. Los valores de (a_1, a_2) utilizados en cada panel son: a) $(0.5, 0.2)$, c) $(0.76, 0.2)$, d) $(0.5, 0.27)$, e) $(0.8085, 0.36)$, f) $(1.1, 0.2)$, g) $(1.17, 0.2)$ y h) $(1.5, 0.2)$.

4.2. Análisis de bifurcaciones

En la Sección 4.1.2 se estableció que, si (x^*, y^*) es un equilibrio interior del sistema (4.1), entonces la matriz Jacobiana evaluada en dicho punto está dada por

$$DX(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

donde $b < 0$ y $c < 0$. Además, sus valores propios satisfacen

$$\lambda_{\pm} \in \mathbb{R}, \quad \lambda_- < \lambda_+.$$

En consecuencia, no es posible la ocurrencia de bifurcaciones de tipo Hopf, ya que estas requieren la presencia de un par de valores propios complejos conjugados de la forma $\pm i\omega$, con $\omega \in \mathbb{R}$. Por otra parte, dado que la nulclina C_1 no intersecta el eje y para $y \geq 0$, ni C_2 intersecta el eje x para $x \geq 0$, tampoco pueden ocurrir bifurcaciones transcíticas entre equilibrios de la frontera y equilibrios interiores.

Por lo tanto, a partir de las transiciones observadas en la Figura 4.7, se concluye que los cambios entre las zonas Z_I y Z_{II} , así como entre Z_{II} y Z_{III} , corresponden a bifurcaciones de tipo Fold, las cuales tienen lugar sobre las curvas L_1 , $L_{2a} \cup L_{2b}$ y CP , en las cuales existen equilibrios no-hiperbólicos.

En lo siguiente se estudiarán las condiciones de no degeneración asociadas a las bifurcaciones Fold que se pueden presentar en el sistema. Dichas condiciones, para el caso de sistemas bidimensionales, se presentan en el Teorema 2.2.1.

Proposición 4.2.1. *Sea (x^*, y^*) un equilibrio interior del sistema (4.1), y sea μ^* el vector de parámetros para el cual (x^*, y^*) tiene un valor propio igual a 0. Entonces, la condición de genericidad para que ocurra una bifurcación Fold en el sistema (4.1) viene dada por:*

$$c_2^*(c_1^*)^2 + 8(\hat{x} - x^*)^3 \neq 0. \quad (4.16)$$

Demostración. Como se ve en el teorema 2.2.1 condición $((F.3))$, la condición de genericidad viene dada por:

$$w_0^T D_x^2 X(x^*, y^*; \mu^*)[v_0, v_0] \neq 0, \quad (4.17)$$

donde

$$D_x^2 X(x, y; \mu)[v_0, v_0] := \begin{pmatrix} v_0^T H_{f_1}(x, y; \mu) v_0 \\ v_0^T H_{f_2}(x, y; \mu) v_0 \end{pmatrix}. \quad (4.18)$$

Aquí, v_0 denota el vector propio asociado al valor propio nulo de $DX(x^*, y^*; \mu^*)$, mientras que w_0 corresponde al vector propio izquierdo asociado al mismo valor propio.

Dado que g_1, g_2 vienen dadas por (4.2) y (4.3) entonces

$$g'_1(x) = \frac{2(\hat{x} - x)}{c_1}, \quad g'_2(y) = \frac{2(\hat{y} - y)}{c_2},$$

$$g''_1(x) = \frac{-2}{c_1}, \quad g''_2(y) = \frac{-2}{c_2}.$$

Por otro lado podemos reescribir X_1 y X_2 como:

$$X_1(x, y) = \alpha_1 x(g_1(x) - y), \quad X_2(x, y) = \alpha_2 x(g_2(y) - x)$$

con

$$\alpha_1 = \frac{c_1 r_1}{K_1}, \quad \alpha_2 = \frac{c_2 r_2}{K_2}.$$

Así

$$H_{X_1}(x^*, y^*; \mu^*) = \begin{pmatrix} 2\alpha_2^* \left(g'_1(x^*) - \frac{2x^*}{c_1^*} \right) & -\alpha_1^* \\ -\alpha_1^* & 0 \end{pmatrix}$$

y

$$H_{X_2}(x^*, y^*; \mu^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha_2^* \\ -\alpha_2^* & 2\alpha_2^* \left(g_2(y^*) - \frac{y^*}{c_2^*} \right) \end{pmatrix}.$$

Luego el vector propio v_0 asociado al valor propio nulo de (x^*, y^*) es $v_0 = (1, g'_1(x^*))$ y el vector adjunto es $w_0 = (\alpha_2^* y^*, \alpha_1^* x^* g'_1(x^*))$. Luego

$$D_x^2 X(x^*, y^*; \mu^*)[v_0, v_0] = \left(\frac{-2\alpha_1^* x^*}{c_1^*}, \frac{-2\alpha_2^* y^* (g'_1(x^*))^2}{c_2^*} \right)^t,$$

así se obtiene la condición:

$$w^T D_x^2 X(x^*, y^*; \mu^*)[v_0, v_0] = -2\alpha_1^* \alpha_2^* x^* y^* \left(\frac{1}{c_1^*} + \frac{(g'_1(x^*))^3}{c_2^*} \right) = c_2^* (c_1^*)^2 + 8(\hat{x} - x^*)^3 \neq 0.$$

□

Proposición 4.2.2. *Sea (x^*, y^*) un equilibrio interior del sistema (4.1), y sea μ^* el vector de parámetros para el cual (x^*, y^*) posee un valor propio igual a 0. Entonces, la condición de genericidad de una bifurcación Fold en el sistema se cumple si y solo si:*

$$(x^*, y^*) \neq \left(\hat{x} + \frac{\sqrt[3]{c_2^* (c_1^*)^2}}{2}, \hat{y} + \frac{\sqrt[3]{(c_2^*)^2 c_1^*}}{2} \right). \quad (4.19)$$

Demostración. Dado que (x^*, y^*) cumple $4(\hat{x} - x^*)(\hat{y} - y^*) = c_1 c_2$ entonces (4.16) es equivalente a:

$$(c_2^*)^2 c_1^* + 8(\hat{y} - y^*)^3 \neq 0. \quad (4.20)$$

Al despejar x^* de (4.16) e y^* de (4.20) se obtiene lo deseado. $\square$

En el diagrama de bifurcación dado por el panel b) de la Figura 4.7, se observa que hay un punto correspondiente a una tangencia entre las curvas L_{2a} y L_{2b} , a este punto lo denotaremos μ_{CP} .

Al evaluar la condición (4.19) a lo largo de las curvas L_1 , L_{2a} y L_{2b} , se llega al siguiente resultado:

Teorema 4.2.1. *Sea (x^*, y^*) un equilibrio interior del sistema (4.1) y sea μ^* el vector de parámetros para el cual (x^*, y^*) tiene un valor propio igual a 0. Entonces, se produce una bifurcación Fold genérica si y solo si $\mu^* \neq \mu_{CP}$.*

Demostración. $(\Rightarrow)$ Demostraremos la contrarecíproca de esta implicancia, es decir, si $\mu^* = \mu_{CP}$ entonces la bifurcación Fold asociada no es genérica.

Si $\mu^* = \mu_{CP}$, entonces se tendrá que x^* es una raíz triple de P_1 . Por lo cual se tiene

$$P_1(x) = x^4 + A_1 x^3 + A_2 x^2 + A_3 x + A_4 = (x - x^*)^3(x - x_1),$$

con x_1 otra raíz positiva de P_1 . Igualando coeficientes de ambos lados de la ecuación se obtiene de manera explícita que

$$x^* = \hat{x} + \frac{\sqrt[3]{c_2^*(c_1^*)^2}}{2},$$

y al evaluar g_1 en x^* se obtiene

$$y^* = \hat{y} + \frac{\sqrt[3]{(c_2^*)^2 c_1^*}}{2},$$

lo que confirma que la condición (4.19) no se cumple, por la proposición 4.2.2 la bifurcación Fold asociada a (x^*, y^*) en $\mu^* = \mu_{CP}$ no es genérica.

$(\Leftarrow)$ Sea $\mu^* \neq \mu_{CP}$. Entonces $\mu^* \in L_1 \cup L_{2a} \cup L_{2b}$.

- Si $\mu^* \in L_1$, existe un único equilibrio interior (x^*, y^*) tal que $x^* < \hat{x}$ y $y^* < \hat{y}$. Por construcción, esto satisface inmediatamente la condición (4.19), lo cual diría que la bifurcación Fold es genérica.

- Si $\mu^* \in L_{2a} \cup L_{2b}$, entonces $P_1(x) = (x - x^*)^2(x - x_1)(x - x_2)$, con x_1, x_2 otras raíces reales positivas de P_1 .

Además notemos que

$$P_1''(x) = g_2''(g_1(x))(g_1'(x))^2 + g_2'(g_1(x))g_1''(x),$$

$$P_2''(y) = g_1''(g_2(y))(g_2'(y))^2 + g_1'(g_2(y))g_2''(y),$$

tal que

$$\begin{aligned} g_1'(x) &= \frac{2(\hat{x} - x)}{c_1}, & g_2'(y) &= \frac{2(\hat{y} - y)}{c_2}, \\ g_1''(x) &= \frac{-2}{c_1}, & g_2''(y) &= \frac{-2}{c_2}. \end{aligned}$$

Si

$$(x^*, y^*) = \left(\hat{x} + \frac{\sqrt[3]{c_2^*(c_1^*)^2}}{2}, \hat{y} + \frac{\sqrt[3]{(c_2^*)^2 c_1^*}}{2} \right).$$

Al evaluar P_1' en x^* y P_2' en y^* obtenemos $P_1''(x^*) = P_2''(y^*) = 0$, por lo tanto x^* e y^* son raíces múltiples de P_1' y P_2' respectivamente. Esto implica que $\Delta_P = \Delta_1 = \Delta_2 = 0$ y por tanto μ^* no estaría en $\mu^* \in L_{2a} \cup L_{2b}$, por tanto (x^*, y^*) debe cumplir (4.19) y así la bifurcación Fold para $\mu \in L_{2a} \cup L_{2b}$ es genérica.

□

La condición de transversalidad (F.2) del Teorema 2.2.1 se examina a través del diagrama de bifurcación en la Figura 4.7.b, donde las curvas L_{2a} y L_{2b} forman una cúspide en el punto μ_{CP} . La tangencia entre ambas curvas implica que los retratos de fase topológicamente no equivalentes no se hallan de manera estructuralmente estable al cruzar transversalmente dicho punto, por lo que la singularidad no se despliega de forma genérica y la condición (F.2) no se satisface.

4.3. Estabilidad global de las soluciones

Como se menciona al inicio del capítulo, en [11] se extiende el análisis de estabilidad local de los equilibrios a todo el primer cuadrante. En esta sección, el principal aporte consiste en ilustrar cada caso mediante simulaciones numéricas realizadas con Wolfram Mathematica y en asociar los retratos de fase obtenidos con el diagrama de bifurcación mostrado en la Figura 4.7.b.

Como se observa en la Figura 4.8, en ausencia de equilibrios interiores, las variedades estables de los puntos silla $(a_1, 0)$ y $(0, a_2)$ delimitan tres regiones positivamente invariantes, las cuales corresponden a

- La cuenca de atracción de $(0, K_2)$, delimitada por $\{x = 0, y < a_1\} \cup W^s(0, a_2)$.
- La cuenca de atracción del origen, delimitada por $\{x = 0, 0 \leq y < a_1\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{0 \leq x < a_1, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0)$.
- La cuenca de atracción de $(K_1, 0)$, delimitada por $\{a_1 < x, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0)$.

En este caso, a largo plazo una o ambas especies se extinguen. Más aún, la cuenca de atracción del origen es no acotada, ya que las curvas $W^s(a_1, 0)$ y $W^s(0, a_2)$ no pueden intersectarse debido a la unicidad de soluciones. Esto implica que la extinción simultánea de ambas especies puede ocurrir incluso para poblaciones iniciales arbitrariamente grandes.

Esto proporciona una caracterización completa del comportamiento de las soluciones del sistema (4.1): para cualquier condición inicial, a largo plazo se extingue una o ambas especies.

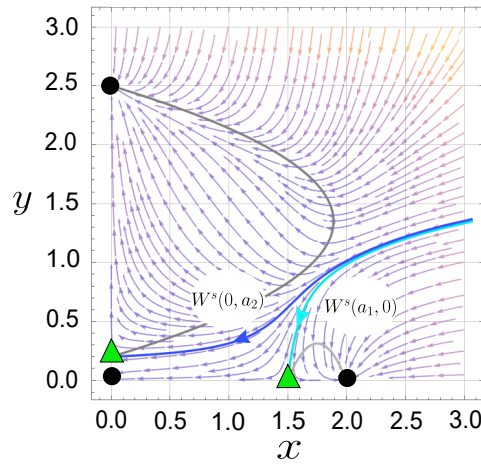


Figura 4.8: Retrato de fase con separatrices para $\mu \in Z_I$, mostrando la partición de $\mathbb{R}_+^2$ en tres regiones positivamente invariantes. Valores de los parámetros: $a_1 = 1.5$, $a_2 = 0.2$.

Por otro lado, en la Figura 4.9 existen dos equilibrios interiores E_1 y E_2 , representados por un punto blanco y un triángulo verde, respectivamente. Ambos son inestables y

el primer cuadrante se divide nuevamente en tres regiones positivamente invariantes, correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$. En este caso,

- La cuenca de atracción de $(0, K_2)$ está delimitada por $\{x = 0, y < a_1\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$.
- La cuenca de atracción del origen está delimitada por $\{x = 0, 0 \leq y < a_1\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{0 \leq x < a_1, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$.
- La cuenca de atracción de $(K_1, 0)$ está delimitada por $\{a_1 < x, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$.

Al igual que en el caso sin equilibrios interiores, a largo plazo una o ambas especies se extinguen. Sin embargo, a diferencia del caso anterior, la cuenca de atracción del origen es acotada, lo que implica que la extinción de ambas especies puede ocurrir para condiciones iniciales suficientemente pequeñas.

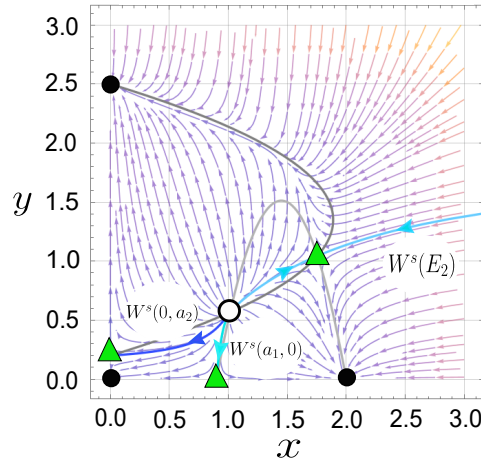


Figura 4.9: Retrato de fase con separatrices para $\mu \in Z_{II}$, mostrando la división del espacio de fases en tres regiones positivamente invariantes. Parámetros: $a_1 = 1.1$, $a_2 = 0.2$.

En la Figura 4.10 existen cuatro equilibrios interiores: E_1 representado por un punto blanco, E_3 por un punto negro, y E_2, E_4 por triángulos verdes. En este caso, E_1, E_2 y E_4 son inestables, mientras que E_3 es estable. El primer cuadrante se divide en cuatro regiones positivamente invariantes, correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ y E_3 , delimitadas por

- La cuenca de atracción de $(0, K_2)$, delimitada por $\{x = 0, y < a_1\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$.
- La cuenca de atracción del origen, delimitada por $\{x = 0, 0 \leq y < a_1\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{0 \leq x < a_1, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$.
- La cuenca de atracción de $(K_1, 0)$, delimitada por $\{a_1 < x, y = 0\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_4)$.
- La cuenca de atracción de E_3 , delimitada por $W^s(E_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_4)$.

En este caso, dependiendo de la condición inicial, puede ocurrir la extinción de una de las especies, la extinción de ambas o la coexistencia.

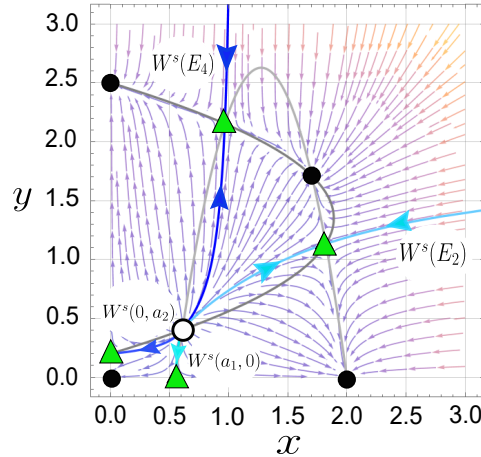


Figura 4.10: Retrato de fase con separatrices para $\mu \in Z_{III}$, mostrando la división del espacio de fases en cuatro regiones positivamente invariantes. Parámetros: $a_1 = 0.5$, $a_2 = 0.2$.

Finalmente, en la Figura 4.11 se relacionan los tres escenarios descritos (paneles a), c) y d)) con el diagrama de bifurcación (panel b)). Se concluye que, a mayor intensidad del efecto Allee en ambas especies —reflejada en valores grandes de a_1 y a_2 , correspondientes a la región Z_I — las únicas dinámicas posibles son la extinción de una o ambas especies, siendo posible la extinción total incluso desde poblaciones iniciales grandes.

Cuando el efecto Allee disminuye y $(a_1, a_2) \in Z_{II}$, las únicas dinámicas a largo plazo siguen siendo la exclusión de una especie o la extinción, pero en este caso poblaciones iniciales suficientemente grandes evitan la extinción simultánea de ambas especies.

Finalmente, cuando el efecto Allee es suficientemente débil, es decir, $(a_1, a_2) \in Z_{III}$, aparece un equilibrio interior estable, lo que permite la coexistencia de ambas especies para condiciones iniciales adecuadas.

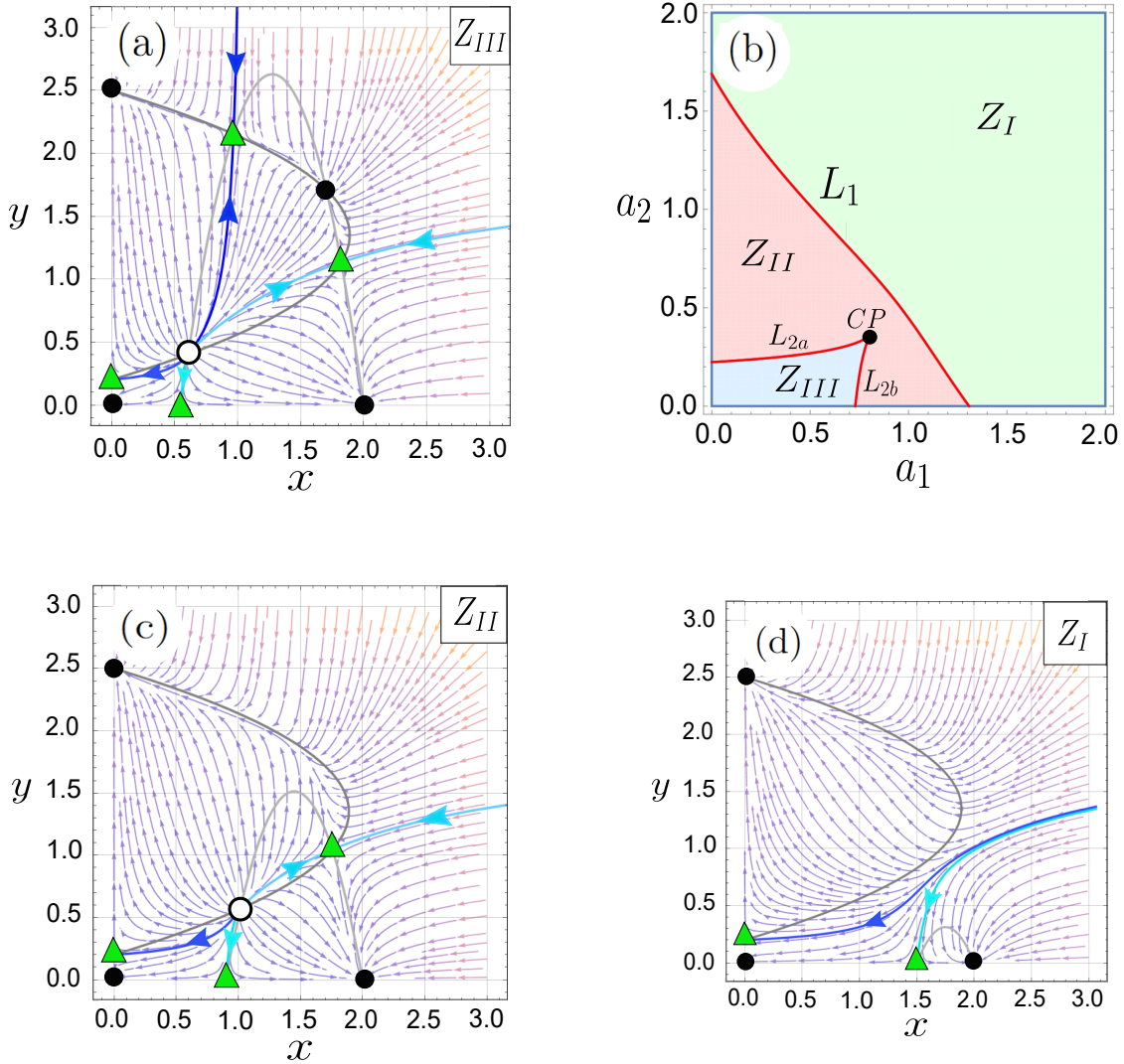


Figura 4.11: Retratos de fase (paneles (a),(b) y (c)) para valores de parámetros representativos en las distintas zonas abiertas del espacio de parámetros (panel (b)).

Capítulo 5

Análisis de un modelo de competencia con efecto Allee saturante en ambas especies

Con el objetivo de comparar la dinámica del sistema (4.1) con la de un modelo alternativo de competencia que incorpora el efecto Allee mediante una formulación distinta, en este capítulo se estudia el modelo propuesto en [8]. Este modelo constituye una de las primeras formulaciones que incorporan simultáneamente competencia interespecífica y efecto Allee.

En este modelo, las densidades poblacionales x y y evolucionan según el sistema

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left[b_1 \left(1 - \frac{x + c_1 y}{R_1} \right) \left(\frac{x}{x + M_1} \right) - D_1 \right], \\ \dot{y} &= y \left[b_2 \left(1 - \frac{y + c_2 x}{R_2} \right) \left(\frac{y}{y + M_2} \right) - D_2 \right],\end{aligned}\tag{5.1}$$

donde los parámetros b_i, R_i, M_i, D_i, c_i , para $i = 1, 2$, tienen la siguiente interpretación biológica:

- b_1, b_2 : tasas de natalidad de las especies.
- R_1, R_2 : densidades poblacionales para las cuales la tasa de natalidad es nula.
- M_1, M_2 : parámetros asociados a la intensidad del efecto Allee.
- D_1, D_2 : tasas de mortalidad de adultos.

- c_1, c_2 : coeficientes de competencia interespecífica.

A diferencia del sistema (4.1), donde el efecto Allee se introduce mediante términos del tipo $(x - a_i)$, en el modelo (5.1) este se incorpora a través de las expresiones

$$\frac{x}{x + M_1}, \quad \frac{y}{y + M_2},$$

las cuales describen un efecto Allee de tipo saturante. En este contexto, el término $\frac{x}{x+M_1}$ es una función creciente y acotada entre 0 y 1, que modela cómo la contribución del efecto Allee aumenta con la densidad poblacional pero tiende a estabilizarse para valores grandes de x .

En particular, para densidades pequeñas ($x \ll M_1$), se tiene $\frac{x}{x+M_1} \approx \frac{x}{M_1}$, lo que implica una fuerte reducción en la tasa de crecimiento, reflejando dificultades asociadas a bajas densidades. En cambio, para densidades grandes ($x \gg M_1$), se cumple $\frac{x}{x+M_1} \rightarrow 1$, de modo que el efecto Allee pierde relevancia y la dinámica se aproxima a la de un modelo logístico con competencia.

Por tanto, el carácter saturante indica que el efecto Allee actúa principalmente a bajas densidades y su influencia disminuye progresivamente a medida que la población crece, sin que M_i corresponda a un umbral crítico explícito de extinción como en el caso del modelo con términos $(x - a_i)$. Cabe destacar que, cuando $M_1 = M_2 = 0$, el sistema se reduce al modelo clásico de competencia de Lotka–Volterra.

En [8] se realiza principalmente un estudio numérico del sistema (5.1), describiendo retratos de fase y simulaciones para distintos regímenes de parámetros. En particular, se identifican tres escenarios principales según el número de equilibrios interiores:

- En ausencia de equilibrios interiores, la dinámica conduce a la extinción de ambas especies o a la exclusión de una de ellas, dependiendo de la condición inicial.
- Cuando existen dos equilibrios interiores (intersecciones transversales), el comportamiento cualitativo es análogo: se observa extinción o exclusión competitiva.
- Cuando existen cuatro equilibrios interiores, aparece la posibilidad de coexistencia, además de los escenarios de extinción o exclusión, dependiendo de la condición inicial.

Asimismo, en [8] se comparan los retratos de fase de este modelo con los del sistema Lotka–Volterra bajo valores de parámetros similares. En particular, se observa que, en

presencia del efecto Allee, pueden invertirse los resultados de exclusión competitiva: una especie que sobrevive en el modelo de Lotka–Volterra puede extinguirse en este modelo, permitiendo la persistencia de la especie competidora bajo las mismas condiciones iniciales.

Además, en situaciones en que los parámetros de competencia son más altos, se muestra que ambas especies pueden extinguirse simultáneamente incluso cuando sus densidades iniciales son altas. Este comportamiento contrasta con el modelo clásico de Lotka–Volterra, en el cual no es posible la extinción simultánea de ambas especies, independientemente de las condiciones iniciales. En este sentido, el efecto Allee actúa como un mecanismo desestabilizador en el sistema de competencia, ampliando los escenarios dinámicos posibles y favoreciendo la aparición de comportamientos como la extinción de ambas especies.

Dado que el análisis realizado en [8] es principalmente numérico, uno de los objetivos centrales de este capítulo es complementar dichos resultados mediante un estudio analítico del sistema. En particular, se estudiará la existencia y estabilidad de los equilibrios en el borde e interior del primer cuadrante, así como la caracterización de las bifurcaciones presentes en el modelo. Todo ello permitirá establecer el principal resultado del capítulo: la equivalencia topológica entre los sistemas (4.1) y (5.1). Además, los resultados se acompañarán de simulaciones de retratos de fase y diagramas de bifurcación, con el propósito de obtener una representación más ilustrativa y una comparación visual entre ambas dinámicas.

5.1. Análisis preliminar

Para facilitar la comparación con el modelo (4.1), introducimos un cambio de parámetros dado por la aplicación

$$\phi : \mathbb{R}_+^{10} \longrightarrow \mathbb{R}_+^{10},$$

definida por

$$\phi(\mu) = \left(b_1 - D_1, b_2 - D_2, \frac{R_1(b_1 - D_1)}{b_1}, \frac{R_2(b_2 - D_2)}{b_2}, M_1, M_2, D_1, D_2, c_1, c_2 \right).$$

Denotando

$$\phi(\mu) = (r_1, r_2, K_1, K_2, M_1, M_2, a_1, a_2, c_1, c_2) = \eta,$$

se obtiene la nueva parametrización del sistema.

Supondremos que $(b_i - D_i) > 0$ para $i = 1, 2$. Bajo esta condición, se tiene

$$\det D\phi = \frac{(b_1 - D_1)(b_2 - D_2)M_1M_2R_1R_2}{b_1^2b_2^2} > 0,$$

por lo que ϕ es localmente invertible. En particular, ϕ define un difeomorfismo sobre su imagen, y por tanto el sistema (5.1) es equivalente al sistema:

$$Y = \begin{cases} \dot{x} = \frac{r_1c_1}{K_1} \frac{x}{x + M_1} \left(\frac{K_1x - x^2 - a_1}{c_1} - xy \right) = Y_1(x, y), \\ \dot{y} = \frac{r_2c_2}{K_2} \frac{y}{y + M_2} \left(\frac{K_2y - y^2 - a_2}{c_2} - yx \right) = Y_2(x, y), \end{cases} \quad (5.2)$$

donde $\eta = (r_1, r_2, K_1, K_2, M_1, M_2, a_1, a_2, c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^{10}$ y la interpretación de cada parámetro es la siguiente:

- r_1, r_2 : tasas netas intrínsecas de crecimiento de las poblaciones.
- K_1, K_2 : capacidades de carga de cada población.
- M_1, M_2 : términos del efecto Allee según el modelo original.
- a_1, a_2 : términos análogos al efecto Allee que incluyen la mortalidad.
- c_1, c_2 : coeficientes de competencia interespecífica.

Ahora verificaremos que el primer cuadrante es invariante bajo el sistema (5.2). Observamos que si $x = 0$, entonces $\dot{x} = 0$; de manera análoga, si $y = 0$, se tiene $\dot{y} = 0$. Esto asegura que cualquier solución en el primer cuadrante permanece en él. Para probar que las soluciones están acotadas introducimos la variable auxiliar $z = x + y$. Entonces:

$$\dot{z} = \dot{x} + \dot{y}.$$

Sustituyendo las expresiones de $\dot{x}$ y $\dot{y}$ obtenemos:

$$\dot{z} = \frac{r_1c_1}{K_1} \frac{x}{x + M_1} \left(\frac{K_1x - x^2 - a_1}{c_1} - xy \right) + \frac{r_2c_2}{K_2} \frac{y}{y + M_2} \left(\frac{K_2y - y^2 - a_2}{c_2} - yx \right).$$

Notemos que $\frac{x}{x+M_1} \leq 1$ y $\frac{y}{y+M_2} \leq 1$, y además

$$\max_{x \geq 0} \{K_1x - x^2 - a_1\} \leq \frac{K_1^2}{4} - a_1, \quad \max_{y \geq 0} \{K_2y - y^2 - a_2\} \leq \frac{K_2^2}{4} - a_2.$$

Por lo tanto, podemos acotar $\dot{z}$ de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\dot{z} &\leq \frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{x}{x + M_1} \left(\frac{K_1 x - x^2 - a_1}{c_1} \right) + \frac{r_2 c_2}{K_2} \frac{y}{y + M_2} \left(\frac{K_2 y - y^2 - a_2}{c_2} \right) \\ &\leq \frac{r_1}{K_1} \left(\frac{K_1^2}{4} - a_1 \right) + \frac{r_2}{K_2} \left(\frac{K_2^2}{4} - a_2 \right) \\ &\leq \frac{r_1 K_1}{4} + \frac{r_2 K_2}{4} < \infty.\end{aligned}$$

Aplicando el teorema de comparación [15], se concluye que cualquier solución con condición inicial en el primer cuadrante está acotada.

5.2. Puntos de equilibrio y estabilidad local

5.2.1. Puntos de equilibrio en la frontera

Con el objetivo de establecer una equivalencia entre los modelos (4.1) y (5.2), es necesario garantizar la existencia de cinco equilibrios sobre la frontera del primer cuadrante. Para ello, imponemos la condición

$$K_i^2 - 4a_i > 0, \quad i = 1, 2,$$

la cual asegura la existencia de dos equilibrios positivos en cada eje coordenado. Bajo esta hipótesis, se obtiene el siguiente resultado:

Proposición 5.2.1. *El sistema (5.2) tendrá 5 equilibrios en la frontera solo si*

$$K_1^2 - 4a_1 > 0, \tag{5.3}$$

$$K_2^2 - 4a_2 > 0, \tag{5.4}$$

y vendrán dados por

$$\begin{aligned}\tilde{E}_0 &= (0, 0), \quad \tilde{E}_{11} = (x_-, 0), \quad \tilde{E}_{12} = (x_+, 0), \\ \tilde{E}_{21} &= (0, y_-), \quad \tilde{E}_{22} = (0, y_+),\end{aligned} \tag{5.5}$$

donde:

$$x_{\pm} = \frac{K_1 \pm \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2}, \tag{5.6}$$

$$y_{\pm} = \frac{K_2 \pm \sqrt{K_2^2 - 4a_2}}{2}. \tag{5.7}$$

Demostración. Al fijar $y = 0$ en el sistema (5.2), se tiene:

$$x \left(\frac{K_1 x - x^2 - a_1}{c_1} \right) = 0,$$

esta ecuación tiene raíces reales no-nulas si se cumple (5.3) y vienen dadas por $x_0^\pm$ expresadas en (5.6), de esta manera los equilibrios en el eje x son $\tilde{E}_0 = (0, 0)$, $\tilde{E}_{11} = (x_-, 0)$, $\tilde{E}_{12} = (x_+, 0)$. Similarmente, fijando $x = 0$ se tiene la ecuación:

$$y \left(\frac{K_2 y - y^2 - a_2}{c_2} \right) = 0,$$

esta ecuación tiene raíces reales no-nulas si se cumple (5.4) y vienen dadas por $y_0^\pm$ expresadas en (5.7). concluyendo que los equilibrios en el eje y son $\tilde{E}_{21} = (0, y_-)$, $\tilde{E}_{22} = (0, y_+)$. $\square$

Proposición 5.2.2. *Si se cumplen las condiciones (5.3) y (5.4), los equilibrios $\tilde{E}_0, \tilde{E}_{12}, \tilde{E}_{22}, \tilde{E}_{11}, \tilde{E}_{21}$ del sistema (5.2) cumplen lo siguiente:*

- $\tilde{E}_0, \tilde{E}_{12}$ y $\tilde{E}_{22}$ son localmente asintóticamente estables.
- $\tilde{E}_{11}$ y $\tilde{E}_{21}$ son puntos silla.

Demostración. **1. Estabilidad de $\tilde{E}_0 = (0, 0)$.** El Jacobiano es

$$DY(0, 0) = \begin{pmatrix} -\frac{a_1 r_1}{K_1 M_1} & 0 \\ 0 & -\frac{a_2 r_2}{K_2 M_2} \end{pmatrix}.$$

Dado que los parámetros son positivos se tiene que E_0 es *localmente asintóticamente estable*.

2. Estabilidad de $\tilde{E}_{11} = (x_-, 0)$. El Jacobiano es

$$DY(x_-, 0) = \begin{pmatrix} r_1 \frac{2a_1(\frac{K_1}{2} - x_- + M_1) - K_1 M_1 x_-}{K_1(a_1 + M_1(K_1 + M_1))} & -\frac{c_1(x_-)^2 r_1}{K_1(x_- M_1)} \\ 0 & -\frac{a_2 r_2}{K_2 M_2} \end{pmatrix}.$$

Asumiendo la condición (5.3) se obtiene que la primera coordenada de la matriz es positiva, y dado que los parámetros son positivos la última componente es negativa, de esa manera el equilibrio $(x_-, 0)$ es un punto silla.

3. Estabilidad de $\tilde{E}_{21} = (0, y_-)$. El Jacobiano es

$$DY(0, y_-) = \begin{pmatrix} -\frac{a_1 r_1}{K_1 M_1} & 0 \\ -\frac{c_2 (y_-)^2 r_2}{K_2 (y_- M_2)} & r_2 \frac{2a_2 (\frac{K_2}{2} - y_- + M_2) - K_2 M_2 y_-}{K_2 (a_2 + M_2 (K_2 + M_2))} \end{pmatrix}.$$

Por argumentos análogos al caso anterior, la primera coordenada de la matriz es negativa y la última es positiva, de modo que E_{21} también es un *punto silla*.

4. Estabilidad de $\tilde{E}_{12} = (x_+, 0)$. El Jacobiano es

$$DY(x_+, 0) = \begin{pmatrix} r_1 \frac{2a_1 (-\frac{K_1}{2} + x_+ - 2M_1) + K_1 M_1 x_+}{K_1 (a_1 + M_1 (K_1 + M_1))} & -\frac{c_1 (x_+)^2 r_1}{K_1 (x_+ M_1)} \\ 0 & -\frac{a_2 r_2}{K_2 M_2} \end{pmatrix}.$$

Asumiendo la condición (5.3) se obtiene que la primera coordenada de la matriz es negativa, y dado que los parámetros son positivos la última componente es negativa, de esa manera el equilibrio $(x_+, 0)$ es *localmente asintóticamente estable*.

5. Estabilidad de $\tilde{E}_{22} = (0, y_+)$. El análisis es simétrico al caso anterior: se obtiene que E_{22} también es *localmente asintóticamente estable*. $\square$

Considerando la proposición 5.2.2, si $K_i^2 - 4a_i \leq 0$ para alguno de los índices $i = 1, 2$, los sistemas (4.1) y (5.2) **no serán topológicamente equivalentes**, ya que el sistema (4.1) siempre posee cinco equilibrios sobre los ejes en el primer cuadrante. Por otro lado, podemos notar que los equilibrios en la frontera no vienen dados solamente por las capacidades de carga K_i y los parámetros del efecto Allee a_i como en el caso del modelo (4.1).

En la Figura 5.1 se muestra el retrato de fase del sistema (4.1) en el panel (a), correspondiente al caso en que no existen equilibrios interiores, junto con sus nulclinas como referencia. En particular, la nulclina asociada a la ecuación de x corresponde a la parábola que conecta los equilibrios sobre el eje x , mientras que la nulclina asociada a la ecuación de y une los equilibrios sobre el eje y . De manera análoga, en el panel (b) se presenta el retrato de fase del sistema (5.2) sin equilibrios interiores. En ambos retratos de fase existen 5 equilibrios en la frontera y si correspondemos los equilibrios del sistema (4.1) con el de (5.2) la siguiente forma:

En ambos retratos de fase existen cinco equilibrios sobre la frontera. Además, la figura ilustra la equivalencia cualitativa entre los sistemas (4.1) y (5.2) en el caso en

que no existen equilibrios interiores. En particular, si se corresponden los equilibrios de ambos sistemas de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} (0, 0) &\rightarrow (0, 0), \\ (a_1, 0) &\rightarrow (x_-, 0), \\ (K_1, 0) &\rightarrow (x_+, 0), \\ (0, a_2) &\rightarrow (0, y_-), \\ (0, K_2) &\rightarrow (0, y_+), \end{aligned}$$

cada uno comparte la misma estabilidad local, reflejada por en la Figura 5.1 mediante la simbología en 4.1. Para este ejemplo y los siguientes que se motrarán más adelante se considera los rangos de valores en la tabla 5.1 derivados desde [8] para el sistema (5.2), para el sistema (4.1) se usarán los de la tabla 4.1.

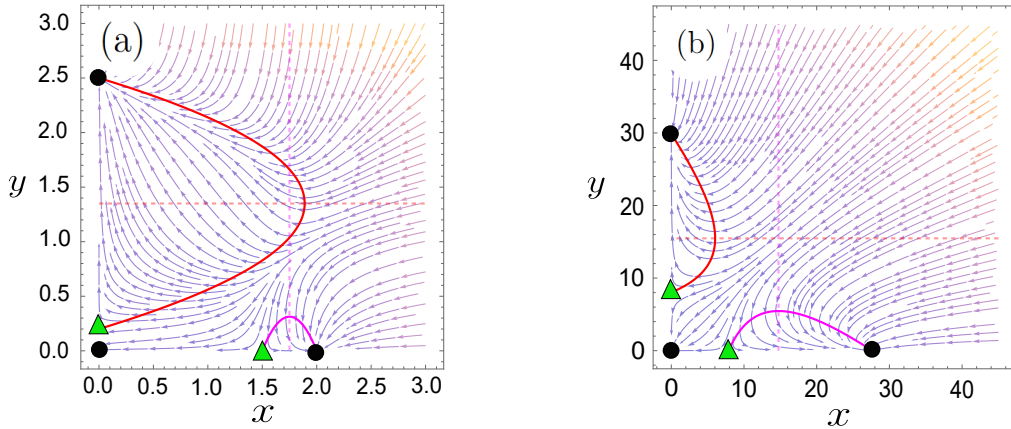


Figura 5.1: Ejemplos de retratos de fase sin equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 1.5, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.071, 35.5, 217.5, 1.1, 15, 0.062, 37.8889, 239.556, 1.15, 14)$.

5.2.2. Equilibrios interiores

Queremos caracterizar cada uno de los casos genéricos para la cantidad de equilibrios interiores del sistema (5.2), además mostrar que los casos posibles son los mismos que

Parámetro	Valores	Descripción
r_1	[0.071-0.092]	Tasa intrínseca de crecimiento de la especie x .
K_1	[35.5-37.63]	Capacidad de carga del sistema para la especie x .
a_1	[88.36-217.5]	Coeficiente de Allee para la especie x .
c_1	[0.55-1.1]	Efecto de la competencia sobre la población x .
M_1	[12-15]	Coeficiente de Allee original para la especie x .
r_2	[0.062-0.069]	Tasa intrínseca de crecimiento de la especie y .
K_2	[37.88-42.16]	Capacidad de carga del sistema para la especie y .
a_2	[141.167-239.55]	Umbral de Allee para la especie y .
c_2	[0.6-1.15]	Efecto de la competencia sobre la población y .
M_2	[11-14]	Coeficiente de Allee original para la especie y .

Cuadro 5.1: Valores de los parámetros para el sistema (5.1) obtenidos desde [11].

los presentados para (4.1), es decir, no existen equilibrios interiores, existen 2 o existen 4 de ellos.

Para ello, definimos las nulclinas no triviales, dadas por:

$$y = h_1(x) = \frac{1}{c_1 x} (x_+ - x)(x - x_-), \quad (5.8)$$

y

$$x = h_2(y) = \frac{1}{c_2 y} (y_+ - y)(y - y_-). \quad (5.9)$$

De esta manera, la componente x de cada equilibrio interior satisface

$$h_2(h_1(x)) - x = 0,$$

que se puede reescribir como:

$$\frac{1}{c_1 c_2 (x_+ - x)(x - x_-)} \hat{P}_1(x) = 0,$$

donde

$$\hat{P}_1(x) = \hat{A}_0 x^4 + \hat{A}_1 x^3 + \hat{A}_2 x^2 + \hat{A}_3 x + \hat{A}_4,$$

con coeficientes dados por

$$\hat{A}_0 = c_1 c_2 - 1, \quad \hat{A}_1 = 2K_1 - c_1 c_2 K_1 - K_2 c_1,$$

$$\hat{A}_2 = -K_1^2 + K_1 K_2 c_1 - c_1^2 a_2 + a_1 (c_1 c_2 - 2),$$

$$\hat{A}_3 = a_1(2K_1 - K_2c_1), \quad \hat{A}_4 = -a_1^2.$$

Luego, la componente y de cada equilibrio se obtiene evaluando h_1 en las raíces positivas de $\hat{P}_1$. Consideramos las curvas definidas por (5.8) y (5.9) en el primer cuadrante como:

$$\hat{C}_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 | y = h_1(x)\} \quad (5.10)$$

y

$$\hat{C}_2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 | x = h_2(y)\}. \quad (5.11)$$

Las curvas $\hat{C}_1$ y $\hat{C}_2$ corresponden al sistema (5.2), mientras que las curvas C_1 y C_2 definidas en (4.6) y (4.7) son las asociadas al modelo (4.1). Notamos que $\hat{C}_1$ y $\hat{C}_2$ no son parábolas, ya que h_1 y h_2 contienen términos racionales del tipo $1/x$ y $1/y$, pero presentan una geometría cualitativamente similar a C_1, C_2 . Primero, para $x, y > 0$ cumplen:

$$h_1''(x) = -\frac{2x+x_-}{c_1x^3} < 0, \quad h_2''(y) = -\frac{2y+y_-}{c_2y^3} < 0,$$

y como $x_+, x_-, y_+, y_- > 0$, se tiene que son estrictamente cóncavas. Además poseen dos ceros $x_{\pm}$ para h_1 e $y_{\pm}$ para h_2 , y un único punto crítico $\hat{x} = \sqrt{x_+x_-}$ para h_1 e $\hat{y} = \sqrt{y_+y_-}$ para h_2 (en consecuencia directa de la concavidad). En este sentido, pueden interpretarse como curvas cóncavas tipo parábola, deformadas por la presencia del término racional, lo que introduce una asimetría. A pesar de esta deformación, las intersecciones posibles entre $\hat{C}_1$ y $\hat{C}_2$, son cualitativamente las mismas que entre C_1 y C_2 . De tal manera que la cantidad de equilibrios interiores en el caso genérico puede ser 0, 2 o 4. Y en el caso no genérico (dado por tangencias entre las nulclinas) pueden ser 1, 2 o 3.

Como en [8] se mostró, a través de simulaciones, que existen regiones en el espacio de parámetros donde existen de 0 a 4 equilibrios, definimos 3 regiones en el espacio de parámetros que corresponden a cada caso genérico de número de equilibrios interiores.

Definición 5.2.1. Sea $\eta \in \mathbb{R}_+^{10}$. Definimos el conjunto de equilibrios interiores del sistema (5.2) como

$$\mathcal{E}(\eta) = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : Y(x, y) = (0, 0), \det DY(x, y) \neq 0\}.$$

Considerando $\mathcal{E}(\eta)$ definimos los siguientes conjuntos:

$$V_I = \{\eta \in \mathbb{R}_+^{10} : \#\mathcal{E}(\eta) = 0\}, \quad (5.12)$$

$$V_{II} = \{\eta \in \mathbb{R}_+^{10} : \#\mathcal{E}(\eta) = 2\}, \quad (5.13)$$

$$V_{III} = \{\eta \in \mathbb{R}_+^{10} : \#\mathcal{E}(\eta) = 4\}. \quad (5.14)$$

donde $\#\mathcal{E}(\eta)$ denota el número de equilibrios interiores del sistema.

Para analizar la estabilidad local de cada equilibrio, tomamos en cuenta que en el primer cuadrante se cumple

$$\begin{aligned} \frac{\partial Y_1}{\partial y}(x, y) &= -\frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{x^2}{x + M_1} < 0, \\ \frac{\partial Y_2}{\partial x}(x, y) &= -\frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{y^2}{y + M_2} < 0. \end{aligned}$$

Se sigue que si (x^*, y^*) es un equilibrio interior de (5.2), entonces la matriz Jacobiana de (5.2) evaluada en (x^*, y^*) es:

$$DY(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial Y_1}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial Y_1}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial Y_2}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial Y_2}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

con $b, c < 0$ y sus valores propios vienen dados

$$\lambda_{\pm} = \frac{a + d \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2},$$

así se tiene $\lambda_{\pm} \in \mathbb{R}$ y $\lambda_+ > \lambda_-$. Más aún:

- Si $ad - bc < 0$, se cumple que $\lambda_+ > 0$ y $\lambda_- < 0$, independientemente del signo de $a + d$. En este caso, el equilibrio interior es un punto silla.
- Si $ad - bc > 0$, el equilibrio (x^*, y^*) es repulsor si $a + d > 0$, y localmente asintóticamente estable si $a + d < 0$.

En particular se tendrá:

$$ad - bc = \frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{r_2 c_2}{K_2} \frac{(x^* y^*)^4}{(x^* + M_1)(y^* + M_2)} (h'_1(x^*) h'_2(y^*) - 1) \quad (5.15)$$

y

$$a + d = \frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{(x^*)^2}{x^* + M_1} h'_1(x^*) + \frac{r_2 c_2}{K_2} \frac{(y^*)^2}{y^* + M_2} h'_2(y^*). \quad (5.16)$$

Desde esta caracterización se obtiene la estabilidad para el caso cuando existen 2 equilibrios interiores:

Teorema 5.2.1. *Si el sistema (5.2) tiene 2 equilibrios interiores $\tilde{E}_i = (x_i, y_i), i = 1, 2$, donde $x_1 < x_2$ y $y_1 < y_2$, entonces $\tilde{E}_1$ es un equilibrio repulsor y $\tilde{E}_2$ es un equilibrio silla.*

Demostración. Sean $(x_1, y_1), (x_2, y_2)$ equilibrios de (5.2) tal que $0 < x_1 < x_2$ y $0 < y_1 < y_2$. Por la concavidad de las curvas $\hat{C}_1, \hat{C}_2$, cada una tiene un vértice $\hat{x}, \hat{y}$, los cuales cumplen $h'_1(\hat{x}) = 0$ y $h'_2(\hat{y}) = 0$, de manera que todos los casos posibles para la ubicación de los equilibrios son las siguientes:

- a) $x_1 < \hat{x} \leq x_2$ y $y_1 < \hat{y} \leq y_2$.
- b) $x_1 < \hat{x} \leq x_2$ y $y_1 < y_2 \leq \hat{y}$.
- c) $x_1 < x_2 \leq \hat{x}$ y $y_1 < y_2 \leq \hat{y}$.

Recordemos que, por (5.15), se tiene

$$\text{sgn}(ad - bc) = \text{sgn}(h'_1(x^*)h'_2(y^*) - 1),$$

donde (x^*, y^*) es un equilibrio del sistema. Entonces, si $x_2 = \hat{x}$ o $y_2 = \hat{y}$, se cumple que $h'_1(x_2) = 0$ o $h'_2(y_2) = 0$, respectivamente. En consecuencia,

$$\text{sgn}(ad - bc) = \text{sgn}(h'_1(x^*)h'_2(y^*) - 1) = -1,$$

por lo que (x_2, y_2) corresponde a un punto silla. Por lo cual supondremos que las desigualdades son estrictas para analizar cada caso.

Si $x < \hat{x}$ entonces $h'_1(x) > 0$ y si $\hat{x} < x$ entonces $h'_1(x) < 0$, lo que ocurre análogamente para $\hat{y}$ y h_2 . En los casos a) y b) se cumple $h'_1(x_2)h'_2(y_2) < 0$, en consecuencia (x_2, y_2) cumple $ad - bc < 0$, concluyendo que es un punto silla, mientras que en el caso c) se tiene $h'_1(x_2), h'_2(y_2) > 0$. En todos los casos (x_1, y_1) cumple $h'_1(x_1), h'_2(y_1) > 0$. Ahora probamos que en (x_1, y_1) es repulsor en a), b) y c), y que (x_2, y_2) es silla en el caso c). Dado que $(x_1, y_1), (x_2, y_2)$ son los únicos equilibrios interiores, entonces x_1, x_2 son las únicas raíces de $\hat{P}_1$ en el intervalo $[0, x_+]$. Además, sabemos que

$$h_2(h_1(x)) - x = \frac{1}{c_1 c_2 (x_+ - x)(x - x_-)} \hat{P}_1(x),$$

al derivar la expresión y evaluarla en la componente x de un equilibrio se tiene:

$$h'_2(y_{1,2})h'_1(x_{1,2}) - 1 = \frac{1}{c_1 c_2 (x_+ - x_{1,2})(x_{1,2} - x_-)} \hat{P}'_1(x_{1,2}). \quad (5.17)$$

Por lo que podemos analizar el valor de $\hat{P}'_1(x_{1,2})$, para obtener $ad - bc$. En particular $\hat{P}'_1(0) = -a_1^2 < 0$, dado que $\hat{P}_1(x_1) = \hat{P}_1(x_2) = 0$ y no hay más raíces en $[0, x_+]$, por continuidad de $\hat{P}_1$, se tendrá $\hat{P}'_1(x_1) > 0$ y $\hat{P}'_1(x_2) < 0$. Concluimos que $ad - bc < 0$ para (x_2, y_2) en el caso c), por ende es punto silla. Y finalmente $ad - bc > 0$ para (x_1, y_1) , además como $h'_1(x_1), h'_2(y_1) > 0$, se tiene $a + d > 0$, por lo que es un equilibrio repulsor en los casos a), b) y c). $\square$

En la Figura 5.2 se puede ver la semejanza entre las nulclinas que unen los equilibrios en el eje y y las nulclinas que unen los equilibrios en el eje x , a pesar de que en el sistema (5.2) las curvas no son simétricas, cualitativamente representan la misma forma que puede producir las mismas intersecciones, particularmente en este caso 2 intersecciones transversales y dado que la estabilidad local viene dada por la cantidad de equilibrios interiores en el sistema.

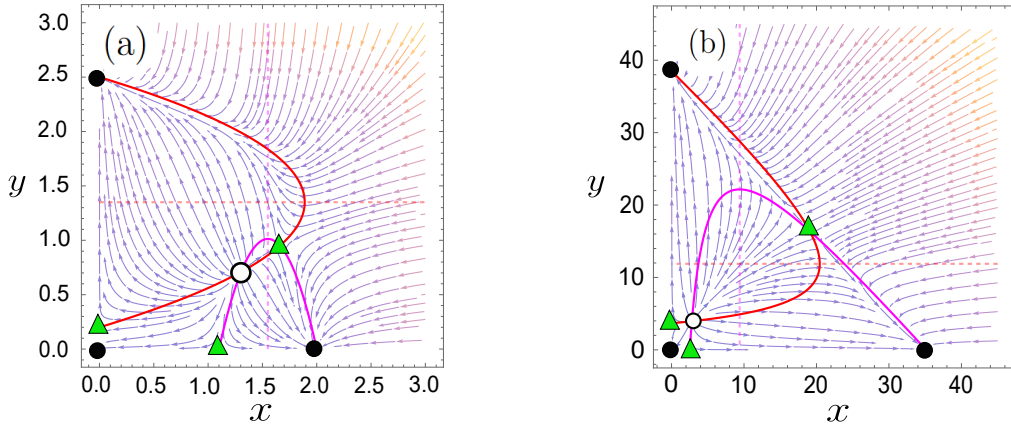


Figura 5.2: Ejemplos de retratos de fase con dos equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 1.1, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.092, 37.6364, 88.3636, 0.85, 12, 0.069, 42.1667, 141.167, 0.9, 11)$.

Teorema 5.2.2. *Si el sistema (5.2) tiene 4 equilibrios interiores $\tilde{E}_i(x_i, y_i)$, $1 \leq i \leq 4$, donde $x_1 < x_2 < x_3 < x_4$ y $y_1 < y_4 < y_3 < y_2$, entonces $\tilde{E}_2$ y $\tilde{E}_4$ son silla, $\tilde{E}_1$ es un repulsor y $\tilde{E}_3$ es localmente asintóticamente estable.*

Demostración. De (5.15) y (5.17), se tiene

$$\text{sgn}(ad - bc) = \text{sgn}(h'_1(x^*)h'_2(y^*) - 1) = \text{sgn}(\hat{P}'_1(x^*)),$$

dado que x_1, x_2, x_3, x_4 son las únicas raíces de $\hat{P}_1(x)$ y se tiene $\hat{P}_1(0) < 0$, por continuidad $ad - bc > 0$ para $\tilde{E}_1$ y $\tilde{E}_3$, en cambio $ad - bc < 0$ para $\tilde{E}_2$ y $\tilde{E}_4$, así entonces 2 últimos son puntos silla. Cuando hay 4 equilibrios siempre se cumple que $x_1 < \hat{x} < x_3$, $y_1 < \hat{y} < y_3$, por tanto $\tilde{E}_1$ cumple $h'_1(x_1), h'_2(y_1) > 0$ y como se cumple la relación (5.16) y los parámetros y equilibrios interiores son positivos, esto implica que $a + d > 0$ para $\tilde{E}_1$, por tanto es repulsor. Por último $\tilde{E}_3$ cumple $h'_1(x_3), h'_2(y_3) < 0$, nuevamente por la relación (5.16), se puede concluir que $a + d < 0$ y es localmente asintóticamente estable. $\square$

Finalmente en el caso con cuatro equilibrios interiores también se obtiene la misma estabilidad local para cada equilibrio. Observamos la semejanza en la Figura 5.2, donde se aprecia la equivalencia cualitativa entre ambos sistemas y la identificación uno a uno entre los equilibrios de cada modelo. En ambos sistemas es posible la existencia de un equilibrio de coexistencia estable, solo cuando existen 4 equilibrios interiores.

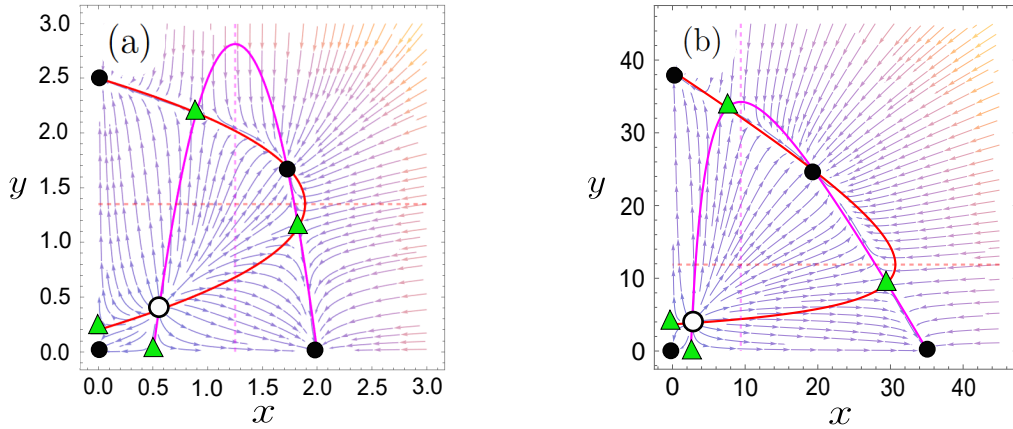


Figura 5.3: Ejemplos de retratos de fase con cuatro equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 0.5, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.092, 37.6364, 88.3636, 0.55, 12, 0.069, 42.1667, 141.167, 0.6, 11)$.

5.3. Estabilidad global de las soluciones

Dado que el modelo (5.2) satisface $\frac{\partial Y_1}{\partial y} < 0$, $\frac{\partial Y_2}{\partial x} < 0$, y sus soluciones en el primer cuadrante permanecen acotadas, se concluye que el sistema tiene las propiedades de un

modelo competitivo planar descritas en el capítulo 3. En particular, resulta *monótono* con respecto al orden parcial $\leq_K$ descrito en la sección 3.1. A partir de este hecho, el teorema de Poincaré–Bendixson implica que el sistema no admite órbitas periódicas positivas; por lo tanto, toda trayectoria tiene como conjunto ω -límite un equilibrio o una colección de equilibrios junto con las órbitas que los conectan. Remarcamos que según el orden parcial $\leq_K$, para un equilibrio $\tilde{E}$ se definen las regiones

$$Q_2(\tilde{E}) = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x \leq x_E, y \geq y_E\}, \quad (5.18)$$

$$Q_4(\tilde{E}) = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x \geq x_E, y \leq y_E\}. \quad (5.19)$$

las cuales son positivamente invariantes.

Si denotamos por $W^s(\tilde{E})$ a la variedad estable de un punto silla $\tilde{E}$, entonces esta no puede contener dos puntos que estén relacionados por $\ll_K$ [30], es decir, que la desigualdades sean estrictas.

Usando estas propiedades, establecemos el comportamiento en todo el primer cuadrante dependiente de la condición inicial. Para el caso sin equilibrios interiores se obtiene lo siguiente:

Teorema 5.3.1. *Si el sistema (5.2) no tiene equilibrios interiores, entonces las variedades globales estables $W^s(x_-, 0)$ y $W^s(0, y_-)$ separan $\mathbb{R}_+^2$ en 3 regiones positivamente invariantes tal que las soluciones que empiezan en cada región convergen a $(0, y_+)$, $(x_+, 0)$ o $(0, 0)$.*

Demostración. Dado que puntos distintos en la variedad estable de sistemas competitivos planares no pueden estar estrictamente ordenados, la variedad estable de un punto silla puede escribirse como el gráfico de una función creciente. En particular, debe estar contenida en $Q_1 \cup Q_3$ del punto silla.

Si $W^s(x_-, 0)$ tiene un extremo (x_0, y_0) en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$, entonces, como (x_0, y_0) no es un estado estacionario, el problema de valor inicial de (5.2) con condición inicial (x_0, y_0) posee una solución única, y por lo tanto la variedad estable $W^s(x_-, 0)$ puede extenderse más allá de (x_0, y_0) . Concluimos que $W^s(x_-, 0)$ es no acotada en $\mathbb{R}_+^2$ y que separa $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones A_1 y A_2 , con $(0, 0)$, $(0, y_-)$ y $(0, y_+)$ contenidos en A_1 , y $(x_+, 0) \in A_2$. Por la unicidad de las soluciones, cada A_i , $i = 1, 2$, es positivamente invariante para (5.2).

De manera análoga, puede verificarse que la variedad estable $W^s(0, y_-)$ es no acotada y separa $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes B_1 y B_2 , con $(0, y_+) \in B_1$ y $(0, 0)$, $(x_-, 0)$ y $(x_+, 0)$ en B_2 .

Dado que $A_1 \cap B_2$ también es positivamente invariante y contiene un único estado estacionario estable $(0, 0)$, las soluciones con condiciones iniciales en B_1 , $A_1 \cap B_2$ y A_2 convergen hacia $(0, y_+)$, $(0, 0)$ y $(x_+, 0)$, respectivamente, según el Teorema de Poincaré–Bendixson. $\square$

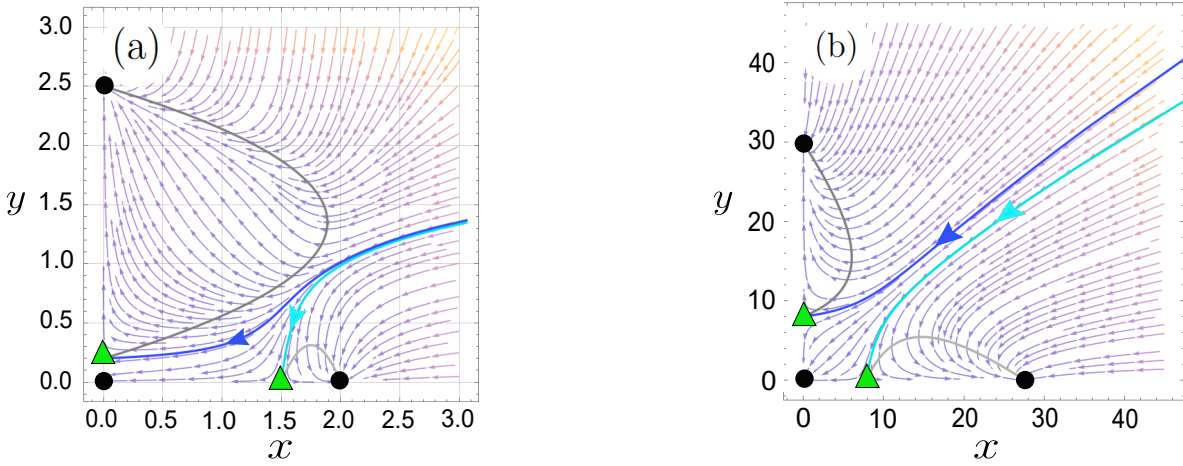


Figura 5.4: Ejemplos de retratos de fase sin equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 1.5, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.071, 35.5, 217.5, 1.1, 15, 0.062, 37.8889, 239.556, 1.15, 14)$.

Teorema 5.3.2. *Suponga que el sistema (5.2) tiene 2 equilibrios interiores $\tilde{E}_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, donde $x_1 < x_2$ y $y_1 < y_2$, entonces los conjuntos $W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2)$ y $W^s(0, y_-)$ separan $\mathbb{R}_+^2$ en 3 regiones positivamente invariantes tal que las soluciones con condición inicial en cada región convergen a $(0, y_+)$, $(x_+, 0)$ o $(0, 0)$.*

Demostración. Recordemos que $\tilde{E}_1$ es un repulsor y $\tilde{E}_2$ es un punto silla, según el Teorema 5.2.1. La variedad estable $W^s(\tilde{E}_2)$ puede escribirse como el gráfico de una función creciente y es no acotada en $Q_1(\tilde{E}_2)$, ya que no existe un estado estacionario en el interior de $Q_1(\tilde{E}_2)$.

Por otro lado, $W^s(\tilde{E}_2)$ no puede encontrarse en $Q_2(\tilde{E}_1) \cup Q_4(\tilde{E}_1)$, y por lo tanto $W^s(\tilde{E}_2)$ tiene un extremo en $\tilde{E}_1$. De manera similar, $W^s(x_-, 0)$ no puede estar contenido

en $Q_2(\tilde{E}_1) \cup Q_4(\tilde{E}_1)$ y, por consiguiente, también posee un extremo en $\tilde{E}_1$. Análogamente, $W^s(0, y_-)$ tiene un extremo en $\tilde{E}_1$.

Los conjuntos $W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2)$ y $W^s(0, y_-)$ separan entonces $\mathbb{R}_+^2$ en tres regiones A_i , $i = 1, 2, 3$, cada una de las cuales es además positivamente invariante, con $(0, y_+) \in A_1$, $(0, 0) \in A_2$ y $(x_+, 0) \in A_3$. Como resultado, las soluciones con condiciones iniciales en cada una de estas regiones convergerán hacia el correspondiente estado estacionario. $\square$

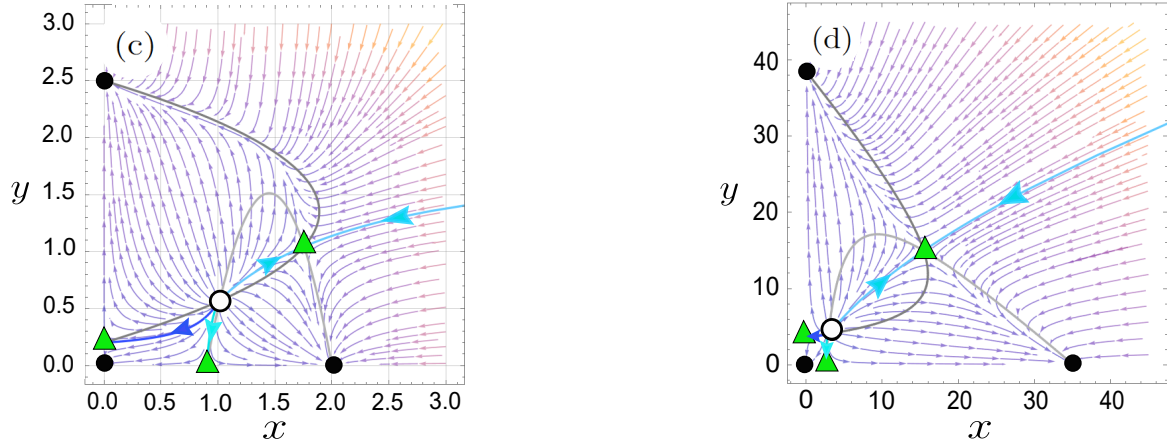


Figura 5.5: Ejemplos de retratos de fase con dos equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 1.1, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.092, 37.6364, 88.3636, 0.85, 12, 0.069, 42.1667, 141.167, 0.9, 11)$.

Teorema 5.3.3. *Suponga que el sistema (5.2) tiene 4 equilibrios interiores $\tilde{E}_i = (x_i, y_i)$, $1 \leq i \leq 4$, donde $x_1 < x_2 < x_3 < x_4$ y $y_1 < y_4 < y_3 < y_2$, entonces los conjuntos $W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2)$ y $W^s(0, y_-) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_4)$ separan $\mathbb{R}_+^2$ en 4 regiones positivamente invariantes tal que las soluciones que empiezan en cada región convergen a $(0, y_+)$, $(x_+, 0)$, $(0, 0)$ o a $\tilde{E}_3$.*

Demostración. Recordemos, según el Teorema 5.2.2, que $\tilde{E}_1$ es un repulsor, $\tilde{E}_2$ y $\tilde{E}_4$ son puntos silla, y $\tilde{E}_3$ es localmente asintóticamente estable.

Nótese que $\tilde{E}_2$ y $\tilde{E}_3$ están en $Q_2(\tilde{E}_4)$. Dado que no existe un estado estacionario en $Q_1(\tilde{E}_4)$ y que $W^s(\tilde{E}_4)$ no puede estar contenido en $Q_4(\tilde{E}_1)$, se sigue que $W^s(\tilde{E}_4)$ puede

escribirse como el gráfico de una función creciente, tiene un extremo en $\tilde{E}_1$ y es no acotada en $Q_1(\tilde{E}_4)$.

De manera análoga, como $\tilde{E}_3 \in Q_4(\tilde{E}_2)$ y $W^s(\tilde{E}_2)$ no puede estar en $Q_2(\tilde{E}_1)$ ni intersectar a $W^s(\tilde{E}_4)$, entonces $W^s(\tilde{E}_2)$ puede escribirse como el gráfico de una función creciente, posee un extremo en $\tilde{E}_1$ y es no acotada en $Q_1(\tilde{E}_2)$.

Por otro lado, $W^s(x_-, 0)$ y $W^s(0, y_-)$ también tienen un extremo en $\tilde{E}_1$. Por lo tanto, los conjuntos $W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2)$ y $W^s(0, y_-) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_4)$ separan $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones invariantes A_i , $1 \leq i \leq 4$, con $(0, y_+) \in A_1$, $(0, 0) \in A_2$, $(x_+, 0) \in A_3$ y $\tilde{E}_3 \in A_4$.

Las soluciones con condiciones iniciales en cada una de estas regiones convergerán hacia el correspondiente estado estacionario estable. $\square$

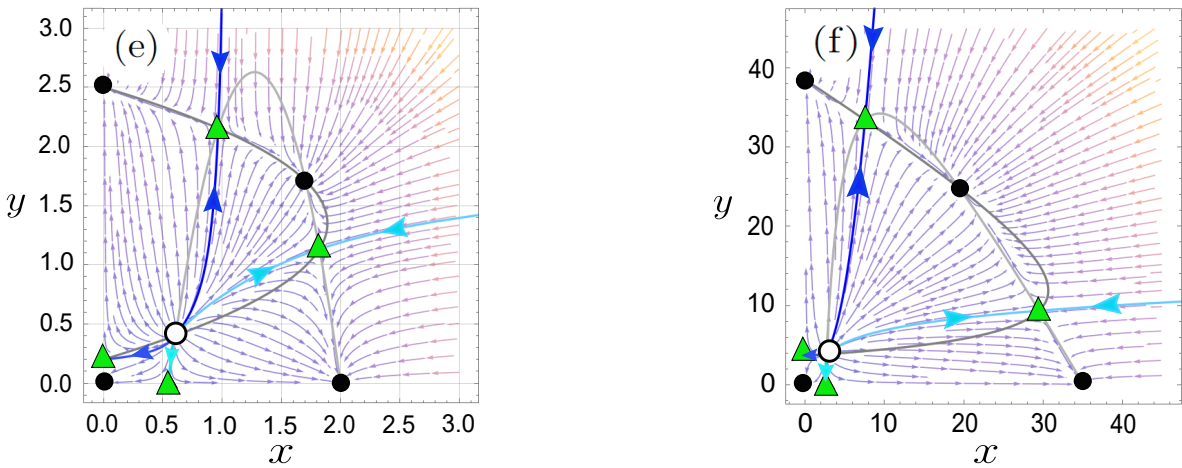


Figura 5.6: Ejemplos de retratos de fase con cuatro equilibrios interiores en los sistemas (4.1) (panel a) y (5.2) (panel b). En el panel (a) se utilizan los parámetros $(r_1, K_1, a_1, c_1, r_2, K_2, a_2, c_2) = (0.5, 2.0, 0.5, 0.2, 0.7, 2.5, 0.2, 0.7)$, mientras que en el panel (b) se consideran $(r_1, K_1, a_1, c_1, M_1, r_2, K_2, a_2, c_2, M_2) = (0.092, 37.6364, 88.3636, 0.55, 12, 0.069, 42.1667, 141.167, 0.6, 11)$.

Estos resultados globales nos permiten extender la semejanza observada en la dinámica local de la sección 5.2 hacia una **equivalencia global** entre el sistema (4.1) y el sistema (5.2).

El siguiente resultado constituye el principal teorema de este capítulo, ya que establece una equivalencia topológica global entre ambos modelos en función de la cantidad y disposición de sus equilibrios interiores.

Teorema 5.3.4. Sea $\mu \in \mathbb{R}_+^8$ el vector de parámetros del modelo (4.1), y $\eta \in \mathbb{R}_+^{10}$ el vector de parámetros del modelo (5.2). Entonces los modelos son topológicamente equivalentes si se cumple alguna de las siguientes condiciones:

- i) $\mu \in Z_I$ y $\eta \in V_I$.
- ii) $\mu \in Z_{II}$ y $\eta \in V_{II}$.
- iii) $\mu \in Z_{III}$ y $\eta \in V_{III}$.

Demostración. Demostraremos la equivalencia topológica construyendo, en cada uno de los casos i)–iii), un homeomorfismo entre el retrato de fases del sistema (4.1) y el del sistema (5.2).

La construcción se basa en que, bajo cada una de las hipótesis del enunciado, ambos modelos poseen la misma cantidad de equilibrios, con la misma ubicación relativa y estabilidad. Por ello, basta establecer una correspondencia entre los equilibrios, las órbitas sobre los ejes coordenados, las variedades invariantes que separan regiones y, finalmente, las cuencas de atracción determinadas por dichas variedades, preservando en cada caso la evolución temporal de las trayectorias.

Sea F_j , con $j = 1, 2, 3$, la aplicación asociada a cada uno de los casos i), ii) y iii). En todos los casos comenzamos fijando la correspondencia entre los equilibrios sobre los ejes:

$$F_j(0, 0) = (0, 0), \quad F_j(a_1, 0) = (x_-, 0), \quad F_j(K_1, 0) = (x_+, 0),$$

$$F_j(0, a_2) = (0, y_-), \quad F_j(0, K_2) = (0, y_+).$$

Además, como los equilibrios correspondientes tienen el mismo tipo de estabilidad, hacemos corresponder también las órbitas contenidas en los ejes coordenados. Para ello, definimos F_j de modo que transporte cada semiórbita de un sistema sobre la semiórbita correspondiente del otro. En particular, Sean Φ_t el operador evolución asociado al

sistema (4.1), Ψ_t el operador evolución asociado al sistema (5.2) y $t > 0$.

$$F_j(\Phi_t(x_0, y_0)) = \begin{cases} \Psi_t(\varepsilon, 0), & \text{si } 0 < x_0 < a_1, y_0 = 0, \\ \Psi_t(x_- + \varepsilon, 0), & \text{si } a_1 < x_0 < K_1, y_0 = 0, \\ \Psi_t(x_+ + \varepsilon, 0), & \text{si } x_0 > K_1, y_0 = 0, \\ \Psi_t(0, \varepsilon), & \text{si } x_0 = 0, 0 < y_0 < a_2, \\ \Psi_t(0, y_- + \varepsilon), & \text{si } x_0 = 0, a_2 < y_0 < K_2, \\ \Psi_t(0, y_+ + \varepsilon), & \text{si } x_0 = 0, y_0 > K_2, \end{cases}$$

donde

$$\varepsilon = \min\{x_-, y_-, x_+ - x_-, y_+ - y_-\} > 0.$$

De esta manera, la dinámica restringida a los ejes queda preservada por la aplicación. A continuación, extendemos esta correspondencia a $\mathbb{R}_+^2$, haciendo coincidir las regiones abiertas en que el plano queda dividido por las variedades estables de los puntos silla y por las conexiones entre equilibrios.

Caso i): Supongamos que $\mu \in Z_I$ y $\eta \in V_I$, donde los conjuntos Z_I y V_I fueron definidos en (4.12) y (5.12), respectivamente. Según la Sección 4.3, el sistema (4.1) no posee equilibrios interiores y $\mathbb{R}_+^2$ queda dividido en tres regiones abiertas, delimitadas por las variedades estables $W^s(a_1, 0)$ y $W^s(0, a_2)$. De manera análoga, por el Teorema 5.3.1, el sistema (5.2) tampoco posee equilibrios interiores y $\mathbb{R}_+^2$ queda dividido en tres regiones abiertas, delimitadas por $W^s(x_-, 0)$ y $W^s(0, y_-)$.

Como en ambos sistemas estas variedades estables no se intersectan y separan el plano positivo de la misma forma cualitativa, definimos F_1 de modo que

$$F_1(W^s(a_1, 0)) = W^s(x_-, 0), \quad F_1(W^s(0, a_2)) = W^s(0, y_-).$$

Así, las tres regiones determinadas por estas curvas pueden hacerse corresponder de manera biyectiva. En particular, se hace coincidir la cuenca de atracción de $(K_1, 0)$ con la de $(x_+, 0)$, la de $(0, K_2)$ con la de $(0, y_+)$ y la de $(0, 0)$ consigo misma.

Como para cada condición inicial existe una única órbita, esta correspondencia puede definirse siguiendo órbitas y preservando su orientación temporal. Queda así construido un homeomorfismo F_1 que envía órbitas en órbitas y conserva la estructura cualitativa del retrato de fases.

Caso ii): Supongamos que $\mu \in Z_{II}$ y $\eta \in V_{II}$, definidos en (4.13) y (5.13). Según la Sección 4.3, el sistema (4.1) posee dos equilibrios interiores, denotados por $E_1 = (x_1, y_1)$ y $E_2 = (x_2, y_2)$, y el plano positivo queda dividido en regiones abiertas por las variedades estables de $(a_1, 0)$, $(0, a_2)$ y E_2 , junto con la posición del equilibrio interior E_1 . De manera análoga, por el Teorema 5.3.1, el sistema (5.2) posee dos equilibrios interiores, denotados por $\tilde{E}_1 = (u_1, v_1)$ y $\tilde{E}_2 = (u_2, v_2)$ y cumplen

$$x_1 < x_2, \quad y_1 < y_2, \quad u_1 < u_2, \quad v_1 < v_2,$$

luego podemos corresponder naturalmente los equilibrios interiores preservando su orden:

$$F_2(E_1) = \tilde{E}_1, \quad F_2(E_2) = \tilde{E}_2.$$

Asimismo, las conexiones entre puntos silla y equilibrios interiores coinciden en ambos retratos de fase. En particular, la variedad estable $W^s(a_1, 0)$ conecta $(a_1, 0)$ con E_1 , mientras que $W^s(x_-, 0)$ conecta $(x_-, 0)$ con $\tilde{E}_1$; análogamente ocurre con las demás conexiones. Por ello definimos

$$F_2(W^s(a_1, 0)) = W^s(x_-, 0), \quad F_2(W^s(0, a_2)) = W^s(0, y_-),$$

$$F_2(W^s(E_2)) = W^s(\tilde{E}_2).$$

Una vez fijada esta correspondencia sobre equilibrios y separatrices, las regiones abiertas determinadas por dichas curvas se corresponden biyectivamente. En consecuencia, también se corresponden las cuencas de atracción de $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ y $(0, 0)$ con las de $(x_+, 0)$, $(0, y_+)$ y $(0, 0)$, respectivamente.

Como para cada condición inicial existe una única órbita, esta correspondencia puede extenderse preservando la orientación temporal de las trayectorias. Esto permite extender la aplicación a todo $\mathbb{R}_+^2$ y obtener un homeomorfismo F_2 que envía órbitas en órbitas y conserva la estructura cualitativa del retrato de fases.

Caso iii): Supongamos que $\mu \in Z_{III}$ y $\eta \in V_{III}$, según (4.14) y (5.14). Según la Sección 4.3, el sistema (4.1) posee cuatro equilibrios interiores, denotados por $E_i = (x_i, y_i)$, $1 \leq i \leq 4$, que cumplen

$$x_1 < x_2 < x_3 < x_4, \quad y_1 < y_4 < y_3 < y_2,$$

los cuales determinan una descomposición de $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones abiertas mediante las variedades estables de $(a_1, 0)$, $(0, a_2)$ y de ciertos equilibrios interiores.

De manera análoga, por el Teorema 5.3.3, el sistema (5.2) posee cuatro equilibrios interiores, denotados por $\tilde{E}_i = (u_i, v_i)$, $1 \leq i \leq 4$, los cuales satisfacen

$$u_1 < u_2 < u_3 < u_4, \quad v_1 < v_4 < v_3 < v_2,$$

y además los conjuntos

$$W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2), \quad W^s(0, y_-) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_4)$$

separan $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones positivamente invariantes.

Dado que en ambos sistemas los equilibrios interiores presentan la misma estructura cualitativa, podemos corresponderlos preservando su orden relativo:

$$F_3(E_i) = \tilde{E}_i, \quad 1 \leq i \leq 4.$$

Asimismo, las conexiones entre los puntos silla y los equilibrios interiores coinciden en ambos retratos de fase. En particular, las curvas separatrices que pasan por E_1 y conectan con E_2 y E_4 corresponden, respectivamente, a los conjuntos

$$W^s(x_-, 0) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_2), \quad W^s(0, y_-) \cup \{\tilde{E}_1\} \cup W^s(\tilde{E}_4).$$

Por ello, definimos F_3 de modo que envíe dichas curvas en sus correspondientes:

$$F_3(W^s(a_1, 0)) = W^s(x_-, 0), \quad F_3(W^s(0, a_2)) = W^s(0, y_-),$$

$$F_3(E_1) = \tilde{E}_1, \quad F_3(W^s(E_2)) = W^s(\tilde{E}_2), \quad F_3(W^s(E_4)) = W^s(\tilde{E}_4).$$

Una vez fijada esta correspondencia sobre equilibrios y separatrices, las cuatro regiones abiertas determinadas por estas curvas se corresponden biyectivamente. En consecuencia, también se corresponden las cuencas de atracción de los atractores sobre los ejes y del equilibrio interior $\tilde{E}_3$, con las correspondientes cuencas del sistema (4.1).

Como para cada condición inicial existe una única órbita, esta correspondencia puede extenderse preservando la orientación temporal de las trayectorias. Esto permite extender la aplicación a todo $\mathbb{R}_+^2$ y obtener un homeomorfismo F_3 que envía órbitas en órbitas y conserva la estructura cualitativa del retrato de fases.

En los tres casos se ha construido un homeomorfismo entre el flujo del sistema (4.1) y el flujo del sistema (5.2) restringido a la clausura de $\mathbb{R}_+^2$, preservando además la orientación temporal de las órbitas. Por lo tanto, bajo cualquiera de las condiciones i)–iii), ambos modelos son topológicamente equivalentes. $\square$

Corolario 5.3.1. *Los sistemas (4.1) y (5.2) son topológicamente equivalentes en $\mathbb{R}_+^2$ dentro de cada régimen genérico determinado por la cantidad de equilibrios interiores.*

Demostración. Por definición de los conjuntos (4.12)–(4.14) y (5.12)–(5.14), los espacios de parámetros de ambos sistemas quedan divididos en tres regímenes genéricos, determinados por la cantidad de equilibrios interiores.

Luego, el resultado se sigue directamente del Teorema 5.3.4, ya que para cada uno de estos casos del sistema (4.1) existe un caso correspondiente del sistema (5.2) tal que ambos modelos son topológicamente equivalentes. $\square$

5.4. Análisis de bifurcaciones

Dada la equivalencia topológica obtenida entre el sistema (4.1) y el sistema (5.2) en las regiones definidas del espacio de parámetros, se espera que el comportamiento dinámico en las fronteras entre estas regiones sea el mismo. Esto se confirma numéricamente, como se aprecia en la Figura 5.7.b.

En la Figura 5.7.a se muestra un retrato de fase correspondiente al caso con cuatro equilibrios interiores. En este escenario, las separatrices asociadas a los puntos silla dividen el primer cuadrante en cuatro regiones invariantes y aparece una cuenca de atracción asociada a un equilibrio interior estable de coexistencia. Además, para valores pequeños de a_1 y a_2 , la cuenca de atracción del origen disminuye mientras la correspondiente al equilibrio interior estable se expande.

En la Figura 5.7.c se presenta un caso con dos equilibrios interiores inestables, donde el primer cuadrante queda dividido en tres cuencas de atracción correspondientes a $(0, y_+)$, $(x_+, 0)$ y $(0, 0)$, siendo esta última acotada. Finalmente, en la Figura 5.7.d no existen equilibrios interiores y la cuenca de atracción del origen se vuelve no acotada. En particular, ambas especies pueden extinguirse simultáneamente incluso para condiciones iniciales arbitrariamente grandes. Los valores de parámetros utilizados en cada panel se presentan en la Tabla 5.2.

Por otro lado, la Figura 5.7.b muestra el diagrama de bifurcación del sistema (5.2), el cual es cualitativamente equivalente al obtenido para el primer modelo y presentado en la Figura 4.11.b. En ambos casos se observan bifurcaciones *Fold* genéricas y una bifurcación de tipo *cúspide* al variar los parámetros asociados al efecto Allee.

Considerando los parámetros de competencia, se espera que valores mayores de c_i dificulten la coexistencia entre ambas especies, mientras que valores pequeños de c_i la favorezcan. De manera análoga, valores grandes de a_i , asociados a un efecto Allee más fuerte, también dificultan la coexistencia. En consecuencia, al variar los coeficientes de competencia, se espera que las regiones del diagrama de bifurcación asociadas a coexistencia cambien de tamaño y posición en el plano (a_1, a_2) .

En particular, si $c_1 > c_2$, la especie 1 se ve más afectada por la competencia interespecífica que la especie 2. En este caso, para mantener coexistencia estable sería necesario compensar dicha desventaja mediante un efecto Allee relativamente más fuerte sobre la especie 2, es decir, con valores de a_2 mayores en comparación con a_1 . Además, para valores suficientemente grandes de c_1 y c_2 , la coexistencia podría dejar de ser posible, ya que geométricamente las nulclinas podrían no intersectarse en el primer cuadrante. En consecuencia, dependiendo de los valores de los coeficientes de competencia, el diagrama de bifurcación podría presentar únicamente la región V_I o bien solamente las regiones V_I y V_{II} sin posibilidad de coexistencia estable.

Para los valores considerados en la Figura 5.7, el sistema presenta una situación cercana a la simetría, debido a que los coeficientes de competencia de ambas especies son similares. Sin embargo, en el panel (c) puede observarse que la cuenca de atracción de $(0, y_+)$ es proporcionalmente mayor que la de $(x_+, 0)$. Esto se debe a que la especie 1 se ve más afectada por el efecto Allee, dado que $M_1 > M_2$. Aunque $a_1 < a_2$, estos parámetros dependen también de otros términos del modelo, mientras que M_1 y M_2 representan directamente la intensidad del efecto Allee en cada especie.

Cuadro 5.2: Valores de parámetros utilizados en la Figura 5.7.

Panel	r_1	K_1	a_1	c_1	M_1	r_2	K_2	a_2	c_2	M_2
(a)	0.092	37.6364	88.3636	0.55	12	0.069	42.1667	141.167	0.6	11
(b)	0.092	37.6364	—	0.55	12	0.069	42.1667	—	0.6	11
(c)	0.092	37.6364	147.273	0.55	20	0.069	42.1667	179.667	0.6	14
(d)	0.092	37.6364	279.818	0.55	38	0.069	42.1667	359.333	0.6	28

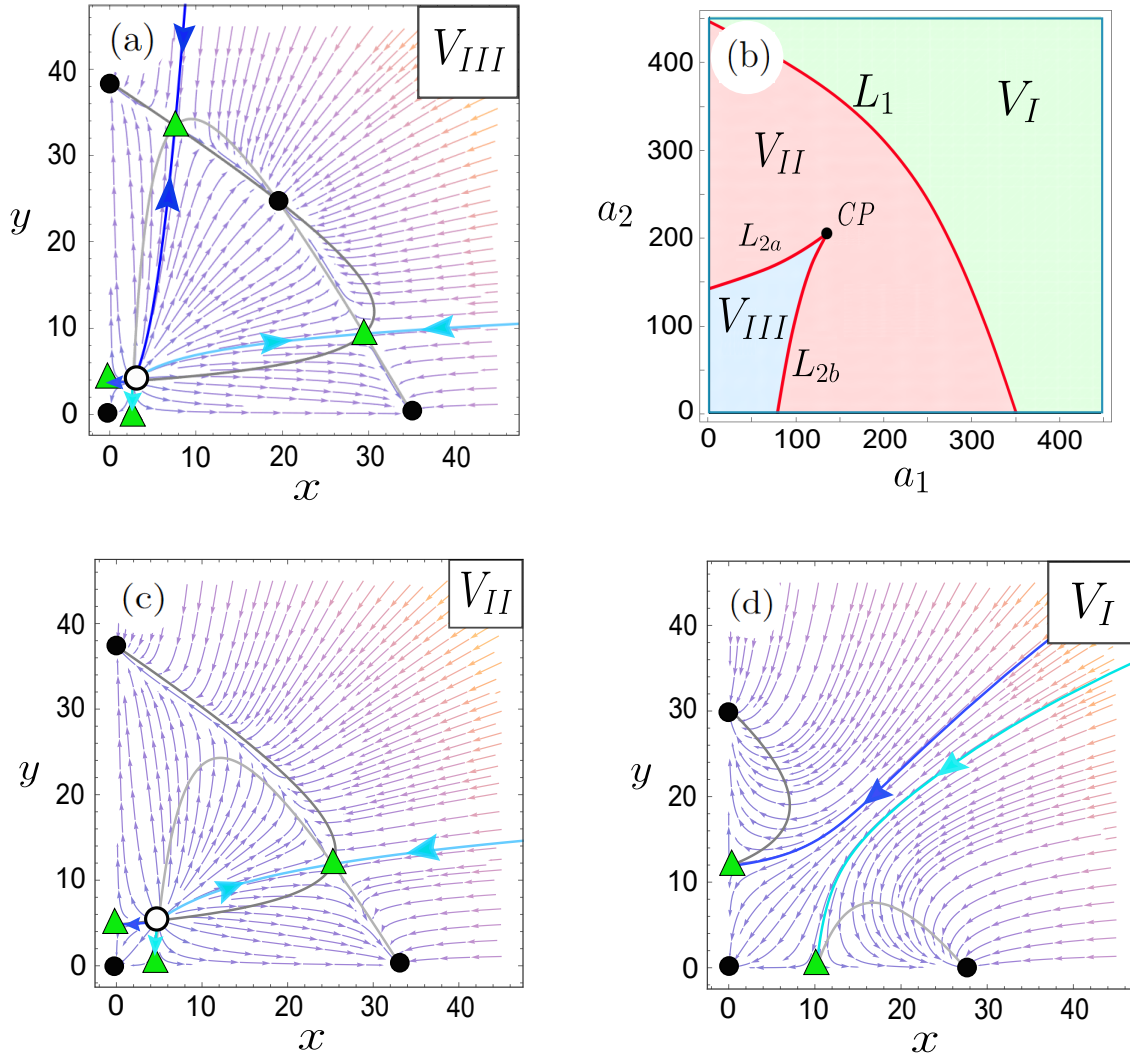


Figura 5.7: Retratos de fase del sistema (5.2) correspondientes a los paneles (a), (c) y (d), representativos de cada una de las regiones del diagrama de bifurcación mostrado en el panel (b). Los valores de parámetros utilizados en cada caso se presentan en la Tabla 5.2.

Capítulo 6

Modelo general de competencia entre 2 especies bajo efecto Allee fuerte

Como se observó en el Capítulo 4, los modelos (4.1) y (5.2) presentan una dinámica cualitativamente similar. En efecto, se demostró que los sistemas (4.1) y (5.2) son topológicamente equivalentes en $\mathbb{R}_+^2$ dentro de cada régimen genérico determinado por el número de equilibrios interiores. Esta equivalencia sugiere la existencia de una estructura común subyacente, lo que motiva la formulación de un modelo más general capaz de extender el análisis a una clase más amplia de modelos de competencia bidimensional con efecto Allee fuerte.

En este contexto, se propone un modelo general de competencia interespecífica en el que ambas poblaciones están sujetas a efecto Allee fuerte. La formulación se basa en la descomposición del crecimiento poblacional en tres componentes fundamentales: el crecimiento intrínseco en ausencia de competencia, el efecto Allee y la interacción competitiva entre las especies. Estas contribuciones se modelan mediante funciones generales, sin imponer expresiones explícitas, sino únicamente condiciones "típicas". Esta elección permite recuperar como casos particulares los modelos (4.1) y (5.2), así como abarcar una familia más amplia de sistemas.

El objetivo es caracterizar la existencia, estabilidad y organización global de los equilibrios, junto con describir los distintos escenarios y bifurcaciones que emergen al variar parámetros biológicos clave, como la capacidad de carga K , el umbral del efecto

Allee a y la intensidad de la competencia c .

Bajo estas consideraciones, se plantea el siguiente modelo:

$$X = \begin{cases} \dot{x} = x(\kappa_1(x)A_1(x) - c_1\phi_1(x)y) = X_1(x, y), \\ \dot{y} = y(\kappa_2(y)A_2(y) - c_2\phi_2(y)x) = X_2(x, y), \end{cases} \quad (6.1)$$

Por un lado, el crecimiento poblacional en ausencia de competencia se modela mediante las funciones κ_i , $i = 1, 2$, las cuales se asumen de clase C^2 y satisfacen las siguientes propiedades:

$$(A.1) \quad \kappa_i(K_i) = 0 \text{ para algún } K_i \in \mathbb{R}_+.$$

$$(A.2) \quad \kappa_i(x) > 0 \text{ para } 0 \leq x < K_i.$$

$$(A.3) \quad \kappa_i(x) < 0 \text{ para } K_i < x.$$

Estas hipótesis garantizan la existencia de una capacidad de carga K_i para cada especie, con crecimiento positivo a bajas densidades y decrecimiento cuando la población supera dicho umbral.

Por otro lado, la competencia se ve reflejada a través de las funciones ϕ_i , $i = 1, 2$, las cuales se asumen de clase C^2 y cumplen:

$$(B.1) \quad \phi_i(x) > 0 \text{ para } x > 0.$$

$$(B.2) \quad \phi_i(0) \geq 0.$$

$$(B.3) \quad \lim_{x \rightarrow \infty} \phi_i(x) = N_i < \infty.$$

En conjunto, estas condiciones aseguran que la interacción competitiva reduce la tasa de crecimiento de cada especie en presencia de la otra, está bien definida en ausencia de la especie opuesta y permanece acotada para densidades grandes, reflejando un efecto de saturación. Las constantes $c_i > 0$ determinan la intensidad con la que dicha competencia afecta a la especie correspondiente.

Finalmente, el efecto Allee al que se ve sometida cada especie viene dado por las funciones A_i , $i = 1, 2$, las cuales se asumen de clase C^2 y cumplen:

$$(C.1) \quad A_i(a_i) = 0 \text{ para algún } a_i \text{ tal que } 0 < a_i < K_i.$$

$$(C.2) \quad A'_i(x) > 0 \text{ para todo } x > 0.$$

$$(C.3) \quad \lim_{x \rightarrow 0^+} A_i(x) = M_i < \infty.$$

Las hipótesis sobre A_i caracterizan un efecto Allee fuerte, con una densidad crítica a_i por debajo de la cual la población no puede persistir. Teniendo en cuenta estas condiciones, definimos el espacio de parámetros

$$\mathcal{P} = \{(a_1, a_2, K_1, K_2, c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^6 : 0 < a_i < K_i, i = 1, 2\}, \quad (6.2)$$

y consideramos el vector de parámetros del sistema dado por

$$\mu = (a_1, a_2, K_1, K_2, c_1, c_2) \in \mathcal{P}.$$

Observación 6.0.1. *En lo que sigue asumiremos que las funciones de crecimiento κ_i y de competencia ϕ_i no dependen de los parámetros asociados al efecto Allee a_i . De manera análoga, las funciones A_i no dependen de los parámetros de capacidad de carga K_i ni de los coeficientes de competencia c_i , $i = 1, 2$.*

Antes de estudiar la estructura de los equilibrios, es necesario asegurar que las soluciones del sistema estén bien definidas desde el punto de vista biológico, es decir, que permanezcan no negativas y acotadas en el tiempo. El siguiente resultado garantiza esta propiedad.

Proposición 6.0.1. *Bajo las suposiciones (A.3), (B.1), (C.1) y (C.2), toda solución del sistema general (6.1) con condición inicial no negativa permanece en $\mathbb{R}_+^2$ para todo tiempo $t \geq 0$ y es acotada.*

Demostración. Sea $\omega > \max\{K_1, K_2\}$ y consideremos el rectángulo

$$D_\omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq x < \omega, 0 \leq y < \omega\}.$$

Mostraremos que D_ω es invariante, es decir, que el campo vectorial apunta siempre hacia el interior en su frontera.

1. Frontera vertical $V_\omega = \{x = \omega, y \geq 0\}$. Definimos $a_\omega(x, y) = x - \omega$. Entonces

$$X \cdot \nabla a_\omega|_{V_\omega} = \omega(\kappa_1(\omega)A_1(\omega) - c_1\phi_1(\omega)y).$$

Esto es una función afín en y , con pendiente $-\omega c_1 \phi_1(\omega) < 0$ por (B.1). Como $\omega > K_1$, se cumple $\kappa_1(\omega) < 0$ por (A.3). Además, como $A_1(a_1) = 0$, $A'_1 > 0$ y $a_1 < K_1 < \omega$, se obtiene

$$A_1(\omega) > 0.$$

En consecuencia,

$$X \cdot \nabla a_\omega < 0 \quad \text{en } V_\omega.$$

2. Frontera horizontal $H_\omega = \{y = \omega, x \geq 0\}$. Análogamente, con $b_\omega(x, y) = y - \omega$ se obtiene

$$X \cdot \nabla b_\omega|_{H_\omega} = \omega(\kappa_2(\omega)A_2(\omega) - c_2\phi_2(\omega)x),$$

que es afín en x , con pendiente negativa por (B.1). Como $\omega > K_2$, se cumple $\kappa_2(\omega) < 0$ por (A.3) y $A_2(\omega) > 0$ por (C.1) y (C.2), de modo que

$$X \cdot \nabla b_\omega < 0 \quad \text{en } H_\omega.$$

3. Fronteras coordenadas. En $x = 0$ se tiene $X(0, y) = (0, y\kappa_2(y)A_2(y))$, y en $y = 0$ se tiene $X(x, 0) = (x\kappa_1(x)A_1(x), 0)$. En ambos casos las trayectorias permanecen sobre los ejes sin escapar de D_ω .

Conclusión. En toda la frontera ∂D_ω el campo vectorial apunta hacia el interior o es invariante, por lo que D_ω es invariante. Así, para cualquier condición inicial $(x(0), y(0)) \in \mathbb{R}_+^2$, existe $\omega > \max\{K_1, K_2\}$ tal que la órbita $(x(t), y(t))$ de X que pasa por $(x(0), y(0))$ permanece acotada en D_ω para todo $t > 0$. $\square$

6.1. Puntos de equilibrio y estabilidad local

6.1.1. Puntos de equilibrio en la frontera

Al igual que en los modelos (4.1) y (5.2), se espera que el sistema general posea cinco puntos de equilibrio sobre la frontera del primer cuadrante, cuya estabilidad esté determinada por su ubicación en dicha frontera.

Proposición 6.1.1. *El sistema (6.1) tiene cinco puntos de equilibrio en la frontera del primer cuadrante:*

$$E_0 = (0, 0), \quad E_{11} = (a_1, 0), \quad E_{12} = (K_1, 0), \quad E_{21} = (0, a_2), \quad E_{22} = (0, K_2).$$

Además, los puntos E_0 , E_{12} y E_{22} son localmente asintóticamente estables, mientras que E_{11} y E_{21} son puntos silla.

Demostración. 1. Existencia de equilibrios. Fijando $y = 0$, la ecuación para la componente x se reduce a

$$x\kappa_1(x)A_1(x) = 0.$$

Por las hipótesis (A.1) y (C.1), esta igualdad se satisface para $x = 0$, $x = a_1$ y $x = K_1$. En consecuencia, los equilibrios sobre el eje x son

$$E_0 = (0, 0), \quad E_{11} = (a_1, 0), \quad E_{12} = (K_1, 0).$$

De manera análoga, al fijar $x = 0$ se la ecuación para la componente y se reduce a

$$y\kappa_2(y)A_2(y) = 0.$$

Y por las hipótesis (A.1) y (C.1) se obtienen los equilibrios

$$E_{21} = (0, a_2), \quad E_{22} = (0, K_2).$$

2. Estabilidad de $E_0 = (0, 0)$. El Jacobiano evaluado en el origen viene dado por

$$DX(0, 0) = \begin{pmatrix} \kappa_1(0)A_1(0) & 0 \\ 0 & \kappa_2(0)A_2(0) \end{pmatrix}.$$

Por (A.2), $k_i(0) > 0$ para $i = 1, 2$. Además por (C.1) y (C.2), la función A_i es estrictamente creciente y satisface $A_i(a_i) = 0$, luego

$$A_i(x) < 0 \quad \text{para todo } 0 < x < a_i.$$

En consecuencia, por (C.3),

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} A_i(x) = M_i < 0.$$

Así se cumple $\kappa_i(0)A_i(0) < 0$ para $i = 1, 2$, por lo que E_0 es *localmente asintóticamente estable*.

3. Estabilidad de $E_{11} = (a_1, 0)$. El Jacobiano en este punto es

$$DX(a_1, 0) = \begin{pmatrix} a_1\kappa_1(a_1)A'_1(a_1) & -a_1c_1\phi_1(a_1) \\ 0 & \kappa_2(0)A_2(0) - a_1c_2\phi_2(0) \end{pmatrix}.$$

Como $a_1 < K_1$, por (A.2) $\kappa_1(a_1) > 0$, además por (C.2) se tiene directamente $A_1'(a_1) > 0$, luego $a_1\kappa_1(a_1)A_1'(a_1) > 0$. Además,

$$\kappa_2(0)A_2(0) - a_1c_2\phi_2(0) < 0,$$

ya que $\kappa_2(0)A_2(0) < 0$ y $a_1c_2\phi_2(0) > 0$ por (B.1). En consecuencia, E_{11} es un *punto silla*.

4. Estabilidad de $E_{21} = (0, a_2)$. Se tiene

$$DX(0, a_2) = \begin{pmatrix} \kappa_1(0)A_1(0) - a_2c_1\phi_1(0) & 0 \\ -a_2c_2\phi_2(a_2) & a_2\kappa_2(a_2)A_2'(a_2) \end{pmatrix}.$$

Como $a_2 < K_2$, por (A.2) se tiene $\kappa_2(a_2) > 0$, además por (C.2) se obtiene directamente $A_2'(a_2) > 0$, luego $a_2\kappa_2(a_2)A_2'(a_2) > 0$. Además,

$$\kappa_1(0)A_1(0) - a_2c_1\phi_1(0) < 0,$$

ya que $\kappa_1(0)A_1(0) < 0$ y $a_2c_1\phi_1(0) > 0$ por (B.1). En consecuencia, E_{21} es también un *punto silla*.

5. Estabilidad de $E_{12} = (K_1, 0)$. El Jacobiano es

$$DX(K_1, 0) = \begin{pmatrix} K_1\kappa_1'(K_1)A_1(K_1) & -K_1c_1\phi_1(K_1) \\ 0 & \kappa_2(0)A_2(0) - K_1c_2\phi_2(0) \end{pmatrix}.$$

Como K_1 es una raíz simple de κ_1 y, por (A.2)–(A.3), se tiene $\kappa_1(x) > 0$ para $0 < x < K_1$ y $\kappa_1(x) < 0$ para $x > K_1$, se concluye que $\kappa_1'(K_1) < 0$. Además, por (C.1)–(C.2), la función A_1 es estrictamente creciente y satisface $A_1(a_1) = 0$. Como $a_1 < K_1$, se obtiene $A_1(K_1) > 0$, luego

$$K_1\kappa_1'(K_1)A_1(K_1) < 0.$$

Además,

$$\kappa_2(0)A_2(0) - K_1c_2\phi_2(0) < 0,$$

ya que $\kappa_2(0)A_2(0) < 0$ y $K_1c_2\phi_2(0) > 0$ por (B.1). Por lo tanto, E_{12} es *localmente asintóticamente estable*.

6. Estabilidad de $E_{22} = (0, K_2)$. El análisis es completamente análogo al caso anterior, por lo que E_{22} es también *localmente asintóticamente estable*. $\square$

Una vez caracterizados los equilibrios en la frontera del primer cuadrante, nos enfocamos ahora en el estudio de los equilibrios interiores.

6.1.2. Puntos de equilibrio interiores

Para la obtención de los equilibrios interiores consideramos $x, y > 0$. Primero definimos las funciones

$$g_1(x) = \begin{cases} \frac{\kappa_1(x)A_1(x)}{c_1\phi_1(x)}, & a_1 \leq x \leq K_1, \\ 0, & x < a_1 \text{ o } x > K_1, \end{cases}$$

y

$$g_2(y) = \begin{cases} \frac{\kappa_2(y)A_2(y)}{c_2\phi_2(y)}, & a_2 \leq y \leq K_2, \\ 0, & y < a_2 \text{ o } y > K_2. \end{cases}$$

Considerando ambas funciones las nulclinas no triviales del sistema (6.1) vienen dadas por:

$$C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : y = g_1(x), a_1 \leq x \leq K_1\}, \quad (6.3)$$

y

$$C_2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x = g_2(y), a_2 \leq y \leq K_2\}, \quad (6.4)$$

Observación 6.1.1. Las funciones g_1 y g_2 están bien definidas en los intervalos (a_1, K_1) y (a_2, K_2) , respectivamente, ya que por (B.1) se tiene $\phi_i(x) > 0$ para todo $x > 0$, $i = 1, 2$. Además, como κ_i , A_i y ϕ_i son de clase C^2 en $(0, \infty)$, se concluye que g_1 y g_2 también son de clase C^2 en dichos intervalos.

De esta manera, los equilibrios interiores del sistema corresponden a los puntos en $C_1 \cap C_2$. En particular, la componente x de cada equilibrio interior puede obtenerse como raíz de la ecuación escalar

$$P(x) = g_2(g_1(x)) - x = 0. \quad (6.5)$$

Observación 6.1.2. Como g_1 y g_2 son continuas en $(0, \infty)$, la función

$$P(x) = g_2(g_1(x)) - x$$

está bien definida y es continua en (a_1, K_1) .

Además, las raíces de $P(x)$ cumplen $x^* \in (a_1, K_1)$ y

$$a_2 < g_1(x^*) < K_2.$$

Por continuidad de g_1 , existe un entorno abierto de x^* donde

$$a_2 < g_1(x) < K_2.$$

En consecuencia, P es de clase C^2 en dicho entorno pues g_1 y g_2 lo son. En particular,

$$P'(x^*) = g_2'(y^*) g_1'(x^*) - 1.$$

En los resultados que siguen no se considerarán intersecciones tangenciales entre las nulclinas. Para formalizar esta hipótesis, se introduce el siguiente criterio de transversalidad.

Proposición 6.1.2. *Sea $(x^*, y^*) \in C_1 \cap C_2$. Entonces la intersección entre C_1 y C_2 en (x^*, y^*) es transversal si y solo si*

$$g_1'(x^*) g_2'(y^*) \neq 1. \quad (6.6)$$

Demostración. La recta tangente a C_1 en (x, y) tiene pendiente $g_1'(x)$, mientras que la recta tangente a C_2 en (x, y) tiene pendiente $(g_2'(y))^{-1}$, pues $x = g_2(y)$. Ambas rectas son paralelas si y solo si $g_1'(x) = (g_2'(y))^{-1}$, lo cual es equivalente a $g_1'(x) g_2'(y) = 1$. En consecuencia, la intersección es transversal si y solo si $g_1'(x^*) g_2'(y^*) \neq 1$. $\square$

La condición de transversalidad (6.6) permite determinar el número de equilibrios interiores en los casos genéricos. La siguiente condición proporciona información adicional sobre esta cantidad.

Proposición 6.1.3. *Sea n el número de equilibrios interiores del sistema. Si todos los equilibrios (x_i, y_i) , $i = 1, \dots, n$, satisfacen la condición de transversalidad (6.6), entonces n es un número par.*

Demostración. Consideremos los conjuntos

$$M_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : a_1 \leq x \leq K_1, 0 \leq y \leq g_1(x)\},$$

$$M_2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : a_2 \leq y \leq K_2, 0 \leq x \leq g_2(y)\}.$$

Como g_1 y g_2 son de clase C^2 en los intervalos (a_1, K_1) y (a_2, K_2) , respectivamente, las fronteras ∂M_1 y ∂M_2 están formadas por curvas regulares a trozos sin autointersecciones. Además, como $g_1(a_1) = g_1(K_1) = 0$, se tiene que ∂M_1 corresponde a la unión del gráfico de g_1 sobre $[a_1, K_1]$ y el segmento del eje x entre a_1 y K_1 . Análogamente,

como $g_2(a_2) = g_2(K_2) = 0$, ∂M_2 corresponde a la unión del gráfico de g_2 sobre $[a_2, K_2]$ y el segmento del eje y entre a_2 y K_2 . Por ello, las intersecciones entre ∂M_1 y ∂M_2 en el interior de $(a_1, K_1) \times (a_2, K_2)$ corresponden exactamente a los equilibrios interiores del sistema.

Si todos los equilibrios interiores satisfacen la condición de transversalidad (6.6), entonces todas las intersecciones entre las curvas $y = g_1(x)$ y $x = g_2(y)$ son transversales. Por un resultado clásico sobre intersecciones de curvas cerradas simples en el plano, el número de dichas intersecciones es par siempre que sean transversales (véase, por ejemplo, [32]). Por lo tanto, n es un número par. $\square$

6.2. Caso en que g_1 y g_2 son cóncavas

Dado que las condiciones (A.1)–(A.3), (B.1) y (C.1)–(C.3) no garantizan por sí solas la concavidad de g_1 y g_2 , a partir de este punto se analizará el caso en que las nulclinas son estrictamente cóncavas, es decir, se asume que $g_1''(x) < 0$ y $g_2''(y) < 0$ para $a_1 \leq x \leq K_1$ y $a_2 \leq y \leq K_2$, respectivamente. Esta hipótesis es consistente con los modelos (4.1) y (5.2).

Observación 6.2.1. *Dado que g_1 y g_2 son estrictamente cóncavas en $[a_1, K_1]$ y $[a_2, K_2]$, respectivamente, existen únicos $\hat{x} \in [a_1, K_1]$ y $\hat{y} \in [a_2, K_2]$ tales que*

$$g_1'(\hat{x}) = 0, \quad g_2'(\hat{y}) = 0.$$

En adelante, denotaremos por $\hat{x}$ y $\hat{y}$ a aquellos puntos que anulan g_1' y g_2' , respectivamente.

Además, $g_1(\hat{x})$ y $g_2(\hat{y})$ corresponden a los máximos de g_1 y g_2 en dichos intervalos, respectivamente. En particular,

$$g_1(x) \leq g_1(\hat{x}), \quad \forall x \in [a_1, K_1],$$

$$g_2(y) \leq g_2(\hat{y}), \quad \forall y \in [a_2, K_2].$$

Desde el punto de vista biológico, la concavidad resulta razonable, ya que describe una respuesta monótona en la regulación del crecimiento, evitando cambios bruscos o múltiples regímenes en la dinámica que no siguen una tendencia clara.

Además, esta hipótesis permite capturar el comportamiento típico observado en modelos de competencia con efecto Allee fuerte, simplificando al mismo tiempo el análisis cualitativo del sistema al restringir la geometría de las intersecciones entre nulclinas.

Proposición 6.2.1. *Considere el sistema (6.1). Sea n el número de equilibrios interiores del sistema y supongamos que todos satisfacen la condición (6.6). Si $g_1''(x) < 0$ y $g_2''(y) < 0$, entonces $n \in \{0, 2, 4\}$. Más aún:*

- $n = 0$ si $g_1(\hat{x}) < a_2$ o $g_2(\hat{y}) < a_1$.
- $n = 2$ si se cumple alguna de las siguientes condiciones:

$$g_1(\hat{x}) \geq \hat{y} \quad y \quad \frac{\hat{y}(\hat{x} - a_1)}{g_1(\hat{x})} + a_1 \leq g_2(\hat{y}) \leq \frac{\hat{y}(\hat{x} - K_1)}{g_1(\hat{x})} + K_1,$$

o bien

$$g_2(\hat{y}) \geq \hat{x} \quad y \quad \frac{\hat{x}(\hat{y} - a_2)}{g_2(\hat{y})} + a_2 \leq g_1(\hat{x}) \leq \frac{\hat{x}(\hat{y} - K_2)}{g_2(\hat{y})} + K_2.$$

- $n = 4$ si $g_1(\hat{x}) > K_2$ y $g_2(\hat{y}) > K_1$.

Aquí, $\hat{x}$ y $\hat{y}$ denotan los únicos puntos que satisfacen $g_1'(\hat{x}) = 0$ y $g_2'(\hat{y}) = 0$, respectivamente.

Demostración. **Caso $n = 0$.** Si $g_1(\hat{x}) < a_2$, entonces, por la Observación 6.2.1,

$$g_1(x) \leq g_1(\hat{x}) < a_2, \quad \forall x \in [a_1, K_1].$$

Por lo tanto, la coordenada y de los puntos de C_1 es estrictamente menor que a_2 , mientras que toda intersección interior con C_2 debe satisfacer $y \in [a_2, K_2]$. En consecuencia,

$$C_1 \cap C_2 = \emptyset,$$

y no existen equilibrios interiores. Este caso se ilustra en la Figura 6.1.(a), donde la nulclina C_1 queda completamente por debajo del dominio de C_2 .

De manera análoga, si $g_2(\hat{y}) < a_1$, entonces

$$g_2(y) \leq g_2(\hat{y}) < a_1, \quad \forall y \in [a_2, K_2].$$

Luego,

$$C_1 \cap C_2 = \emptyset,$$

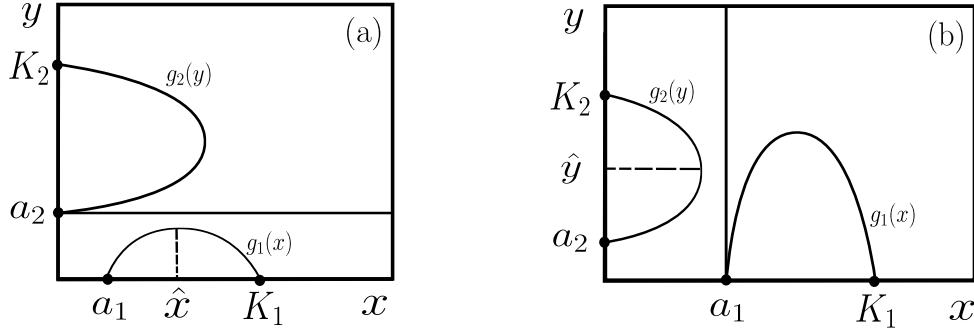


Figura 6.1: Bosquejos en el caso sin equilibrios. En el panel a) se cumple $g_1(\hat{x}) < a_2$, en el panel b) se cumple $g_2(\hat{y}) < a_1$.

pues toda intersección interior debe satisfacer $x \in [a_1, K_1]$. En la Figura 6.1.(b) se ve que C_1 queda completamente a la derecha de C_2 . Por tanto, $n = 0$.

Descomposición en ramas monótonas. Como g_1 es estrictamente cóncava y alcanza su máximo en $\hat{x}$, se tiene que g_1 es estrictamente creciente en $[a_1, \hat{x}]$ y estrictamente decreciente en $[\hat{x}, K_1]$. Por ende, las restricciones

$$g_1|_{[a_1, \hat{x}]} \quad \text{y} \quad g_1|_{[\hat{x}, K_1]}$$

son continuas e inyectivas. Análogamente, g_2 se descompone en dos ramas continuas e inyectivas,

$$g_2|_{[a_2, \hat{y}]} \quad \text{y} \quad g_2|_{[\hat{y}, K_2]}.$$

Esta descomposición permite acotar el número de intersecciones entre las nulclinas, ya que cada intersección debe producirse entre una rama monótona de C_1 y una rama monótona de C_2 .

Caso $n = 2$. Supongamos que

$$\frac{\hat{y}(\hat{x} - a_1)}{g_1(\hat{x})} + a_1 \leq g_2(\hat{y}) \leq \frac{\hat{y}(\hat{x} - K_1)}{g_1(\hat{x})} + K_1.$$

Las cotas anteriores corresponden a las intersecciones con el eje x de las rectas que unen el punto $(g_1(\hat{x}), \hat{y})$ con $(a_1, 0)$ y $(K_1, 0)$, respectivamente. Como además $g_1(\hat{x}) \geq \hat{y}$, se sigue que el punto $(\hat{x}, g_2(\hat{y}))$ pertenece a la región acotada delimitada por dichas rectas y por la gráfica de g_1 .

Por otra parte, dado que g_1 es estrictamente cóncava, para todo $x \in (a_1, K_1)$ su gráfica queda estrictamente por encima de cualquier recta secante que una dos puntos

distintos de dicha gráfica. En particular,

$$\frac{\hat{y}}{\hat{x} - a_1}(x - a_1) < g_1(x), \quad x \in (a_1, \hat{x}),$$

y

$$\frac{\hat{y}}{\hat{x} - K_1}(x - K_1) < g_1(x), \quad x \in (\hat{x}, K_1).$$

Como además

$$\frac{\hat{y}(\hat{x} - a_1)}{g_1(\hat{x})} + a_1 \leq g_2(\hat{y}) \leq \frac{\hat{y}(\hat{x} - K_1)}{g_1(\hat{x})} + K_1,$$

se concluye que el punto $(\hat{x}, g_2(\hat{y}))$ queda contenido en la región delimitada por dichas rectas. Por lo tanto, la curva C_2 sólo puede intersectar la rama creciente de C_1 , correspondiente a la restricción de g_1 al intervalo $[a_1, \hat{x}]$.

Finalmente, como todas las intersecciones son transversales, por la Proposición 6.1.3 el número total de intersecciones debe ser par. Dado que únicamente una de las ramas de C_1 puede intersectar a C_2 , se concluye que existen exactamente dos intersecciones, es decir, $n = 2$. Este caso se ilustra en la Figura 6.2.(a), donde C_2 intersecta únicamente la rama creciente de C_1 .

De manera análoga, intercambiando el papel de g_1 y g_2 , si

$$\frac{\hat{x}(\hat{y} - a_2)}{g_2(\hat{y})} + a_2 \leq g_1(\hat{x}) \leq \frac{\hat{x}(\hat{y} - K_2)}{g_2(\hat{y})} + K_2,$$

entonces C_1 intersecta únicamente la rama creciente de C_2 , y nuevamente se obtiene que $n = 2$. Este caso se muestra en la Figura 6.2.(b).

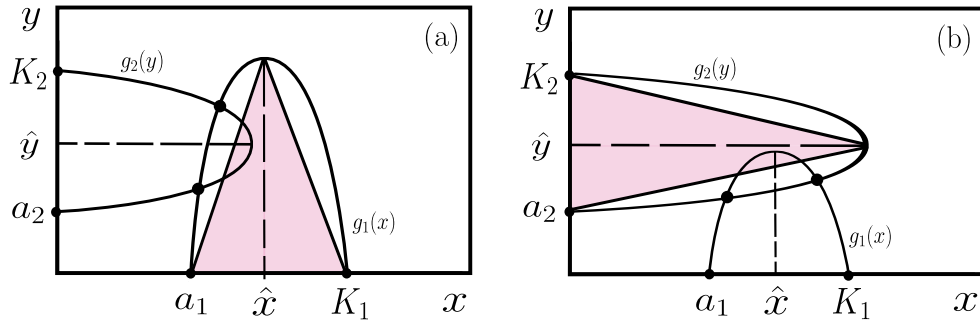


Figura 6.2: Bosquejos en el caso con dos equilibrios interiores. En el panel a), la curva C_2 intersecta únicamente la rama creciente de C_1 . En el panel b), de manera análoga, la curva C_1 intersecta únicamente la rama creciente de C_2 .

Caso 4 intersecciones. Supongamos que se cumplen simultáneamente

$$g_1(\hat{x}) > K_2 \quad \text{y} \quad g_2(\hat{y}) > K_1.$$

Entonces, por continuidad y concavidad:

- La rama creciente de g_1 en $[a_1, \hat{x}]$ intersecta a g_2 en dos puntos distintos.
- Análogamente, la rama decreciente de g_1 en $[\hat{x}, K_1]$ también intersecta a g_2 en dos puntos distintos.

Por lo tanto, existen cuatro intersecciones en total. Este caso se ilustra en la Figura 6.3, donde ambas ramas de C_1 intersectan a la curva C_2 .

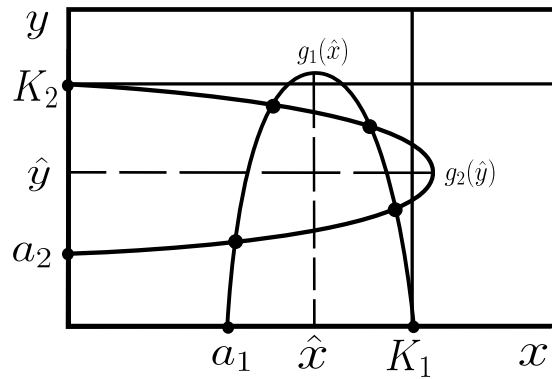


Figura 6.3: Bosquejo en el caso con cuatro equilibrios interiores. Ambas ramas de C_1 intersectan a la curva C_2 , dando lugar a cuatro intersecciones.

Cota máxima. Finalmente, como cada rama de g_1 es inyectiva y puede intersectar a lo más dos veces con la curva g_2 , el número total de intersecciones no puede superar 4. De este modo, se concluye que el número de intersecciones posibles es $n = 0, 2$ o 4 . $\square$

Para cada uno de los valores posibles de n , es posible determinar la estabilidad local de los equilibrios interiores.

Teorema 6.2.1. *Suponga que el sistema (6.1) tiene n equilibrios interiores, todos los cuales satisfacen la condición de transversalidad (6.6), y que además $g_1''(x) < 0$ y $g_2''(y) < 0$. Entonces se cumple lo siguiente:*

- Si $n = 2$ con $E_i = (x_i, y_i), i = 1, 2$, los equilibrios interiores, entonces E_1 es un nodo repulsor y E_2 es un punto silla, además $x_1 < x_2$, $y_1 < y_2$.

- Si $n = 4$ con $E_i = (x_i, y_i), i = 1, 2, 3, 4$, los equilibrios interiores, entonces E_1 es un nodo repulsor, E_2 y E_4 son puntos silla y E_3 es localmente asintóticamente estable, además $x_1 < x_2 < x_3 < x_4$, $y_1 < y_4 < y_3 < y_2$.

Demostración. ■ **Caso $n = 2$:** Suponemos que hay 2 equilibrios $E_i = (x_i, y_i), i = 1, 2$, para curvas cóncavas todas las configuraciones posibles son las siguientes:

$$(a) \quad x_1 < x_2 \leq \hat{x}, \quad y_1 < \hat{y} \leq y_2,$$

$$(b) \quad x_1 < \hat{x} \leq x_2, \quad y_1 < y_2 \leq \hat{y},$$

$$(c) \quad x_1 < x_2 \leq \hat{x}, \quad y_1 < y_2 \leq \hat{y},$$

de lo cual siempre se cumple $x_1 < x_2$, $y_1 < y_2$, luego consideramos la matriz Jacobiana del sistema (6.1) evaluada en los equilibrios:

$$J(E_i) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

donde los coeficientes a, b, c y d , dependen de cada equilibrio (x_i, y_i) . Además, considerando las componentes del sistema (6.1) como $X = (X_1, X_2)$, notamos que:

$$\frac{\partial X_1}{\partial y}(x, y) = -xc_1\phi_1(x) < 0, \text{ para } x > 0,$$

$$\frac{\partial X_2}{\partial x}(x, y) = -yc_2\phi_2(y) < 0, \text{ para } y > 0,$$

por ende se cumple que $b, c < 0$. Luego los valores propios vienen dados por

$$\lambda_{\pm} = \frac{a + d \pm \sqrt{\Delta}}{2}, \quad \lambda_- < \lambda_+,$$

donde

$$\Delta = (a + d)^2 - 4(ad - bc) = (a - d)^2 + 4bc.$$

Como $b, c < 0$ se tiene $\Delta > 0$, así los valores propios $\lambda_{\pm}$ son siempre reales. Más aún, si $ad - bc < 0$, se cumple $\lambda_+ > 0$ y $\lambda_- < 0$, independientemente del signo de $a + d$. En este caso, el equilibrio interior es un punto silla. En cambio si $ad - bc > 0$, el equilibrio (x_i, y_i) es repulsor si $a + d > 0$, y localmente asintóticamente estable si $a + d < 0$.

Por otro lado,

$$ad - bc = bc(g'_1(x_i)g'_2(y_i) - 1) = bcP'(x_i), \quad (6.7)$$

donde P viene dado en (6.5). Si $x = \hat{x}$ o $y = \hat{y}$ se tiene $ad - bc = -bc < 0$, por ende el equilibrio será punto silla. De esta manera consideramos las desigualdades de los 3 casos como estrictas.

Si $x < x_1$, entonces $g_1(x) < g_1(x_1) = y_1$, ya que g_1 es creciente en $[a_1, \hat{x}]$. Además, como g_2 también es creciente en $[a_2, \hat{y}]$, se obtiene

$$g_2(g_1(x)) < g_2(y_1) = x_1.$$

En consecuencia,

$$P(x) = g_2(g_1(x)) - x < x_1 - x.$$

Como además $x < x_1$, se concluye que $P(x) < 0$ para todo $x < x_1$.

Por otra parte, como (x_1, y_1) es un equilibrio interior, se tiene $P(x_1) = 0$. Además, la condición de transversalidad (6.6) implica que

$$g'_1(x_1)g'_2(y_1) - 1 \neq 0,$$

y por (6.7),

$$P'(x_1) \neq 0.$$

Por lo tanto, dado que $P(x) < 0$ para $x < x_1$ y $P(x_1) = 0$, necesariamente se tiene $P'(x_1) > 0$. Así, se obtiene $ad - bc > 0$ y la estabilidad de (x_1, y_1) depende del signo de $a + d$. Como todas las configuraciones posibles muestran que $x_1 < \hat{x}$ y $y_1 < \hat{y}$, por lo cual $g'_1(x_1) > 0$ y $g'_2(y_1) > 0$ y se cumple $a + d > 0$. Por lo tanto, (x_1, y_1) es un nodo repulsor.

Notemos que $P(x)$ es composición de funciones derivables y, por ende, es continua. De esta forma, se tiene $P'(x_1) > 0$ y $P'(x_2) \neq 0$ por transversalidad, así concluimos que $P'(x_2) < 0$, lo que implica $ad - bc < 0$, concluyendo que (x_2, y_2) es un punto silla.

- **Caso $n = 4$:** Supongamos que existen cuatro equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2, 3, 4$. Para la intersección de curvas estrictamente cóncavas, la única configuración posible es

$$x_1 < x_2 < x_3 < x_4, \quad y_1 < y_4 < y_3 < y_2,$$

y además se cumple

$$x_1 < \hat{x} < x_3, \quad y_1 < \hat{y} < y_3.$$

La estabilidad se estudia nuevamente a partir del signo de $P'(x)$. Como en el caso $n = 2$, se tiene que $P(x) < 0$ para $x < x_1$, lo que implica $P'(x_1) > 0$. Dado que todas las intersecciones son transversales y que P' es continuo, el signo de $P'(x)$ debe alternar entre intersecciones consecutivas. En consecuencia,

$$P'(x_1) > 0, \quad P'(x_2) < 0, \quad P'(x_3) > 0, \quad P'(x_4) < 0.$$

De la identidad $ad - bc = bc P'(x_i)$ y del hecho de que $bc > 0$, se concluye que E_2 y E_4 son puntos silla. Por otra parte, las desigualdades $x_1 < \hat{x}$ y $y_1 < \hat{y}$ implican que $g'_1(x_1) > 0$ y $g'_2(y_1) > 0$, por lo que $a + d > 0$ en E_1 , y así E_1 es un nodo repulsor. Análogamente, como $x_3 > \hat{x}$ y $y_3 > \hat{y}$, se tiene $g'_1(x_3) < 0$ y $g'_2(y_3) < 0$, de donde $a + d < 0$, y por tanto E_3 es localmente asintóticamente estable. □

Este resultado se puede ampliar a la estabilidad en todo el primer cuadrante, no solo a una vecindad de cada equilibrio. De manera que obtenemos la dinámica completa del sistema, para cada valor genérico de n .

6.3. Comportamiento global de las soluciones

En esta sección determinaremos que el primer cuadrante se divide en regiones invariantes correspondientes a las cuencas de atracción de los equilibrios estables.

Dado que el sistema (6.1) satisface

$$\frac{\partial X_1}{\partial y}(x, y) = -xc_1\phi_1(x) < 0 \quad \text{para } x > 0,$$

$$\frac{\partial X_2}{\partial x}(x, y) = -yc_2\phi_2(y) < 0 \quad \text{para } y > 0,$$

se sigue que es un sistema competitivo en $\mathbb{R}_+^2$. Por lo tanto, recordamos algunos resultados clásicos para sistemas competitivos planares vistos en el capítulo 3.

En primer lugar, el sistema es monótono con respecto al orden parcial $\leq_K$ en el primer cuadrante, es decir, si

$$(x_1(0), y_1(0)) \leq_K (x_2(0), y_2(0)),$$

entonces

$$(x_1(t), y_1(t)) \leq_K (x_2(t), y_2(t)) \quad \text{para todo } t > 0,$$

donde $(x_i(t), y_i(t))$ son soluciones de (6.1).

Además, al tratarse de un sistema competitivo planar, no existen órbitas periódicas positivas. En consecuencia, por el teorema de Poincaré–Bendixson, el conjunto ω -límite de cualquier trayectoria está formado por equilibrios y posibles órbitas que los conectan.

Dado un punto $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$, el primer cuadrante puede dividirse en cuatro regiones, en sentido antihorario, definidas por

$$\begin{aligned} Q_1(x^*, y^*) &= \{(x, y) : x \geq x^*, y \geq y^*\}, \\ Q_2(x^*, y^*) &= \{(x, y) : x \leq x^*, y \geq y^*\}, \\ Q_3(x^*, y^*) &= \{(x, y) : x \leq x^*, y \leq y^*\}, \\ Q_4(x^*, y^*) &= \{(x, y) : x \geq x^*, y \leq y^*\}. \end{aligned} \tag{6.8}$$

En particular, si $E = (x^*, y^*)$ es un equilibrio, entonces $Q_2(E)$ y $Q_4(E)$ son positivamente invariantes, es decir, si $(x(0), y(0)) \leq_K E$, entonces $(x(t), y(t)) \leq_K E$ para todo $t > 0$.

Finalmente, recordamos que la variedad estable de un punto silla interior no puede contener dos puntos estrictamente ordenados con respecto a $\ll_K$ (desigualdades estrictas).

Teorema 6.3.1. *Si el sistema (6.1) no posee equilibrios interiores, entonces las variedades estables globales $W^s(a_1, 0)$ y $W^s(0, a_2)$ dividen $\mathbb{R}_+^2$ en tres regiones positivamente invariantes R_0, R_1, R_2 , correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, respectivamente.*

Además, las fronteras de estas regiones están dadas por

- $\partial R_0 = \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup \{x = 0, 0 \leq y \leq a_2\} \cup W^s(a_1, 0) \cup W^s(0, a_2),$
- $\partial R_1 = \{y = 0, K_1 \leq x\} \cup W^s(a_1, 0),$
- $\partial R_2 = \{x = 0, K_2 \leq y\} \cup W^s(0, a_2).$

Demostración. Dado que en sistemas competitivos planares puntos distintos de la variedad estable de un punto silla no pueden estar estrictamente ordenados respecto a $\leq_K$, se sigue que dicha variedad puede escribirse como el gráfico de una función creciente y debe estar contenida en $Q_1 \cup Q_3$ del punto silla correspondiente.

Consideremos la variedad estable $W^s(a_1, 0)$. Supongamos que ésta posee un extremo en un punto $(x(0), y(0)) \in \text{int}(\mathbb{R}_+^2)$. Como el sistema no posee equilibrios interiores, $(x(0), y(0))$ no es un estado estacionario. Además, dado que el campo vectorial es de clase C^1 , el sistema genera un flujo local invertible. En particular, la órbita que contiene a $(x(0), y(0))$ puede prolongarse para $t < 0$, es decir, $W^s(a_1, 0)$ puede extenderse más allá de $(x(0), y(0))$. Esto contradice que $(x(0), y(0))$ sea un extremo de $W^s(a_1, 0)$. Por lo tanto, $W^s(a_1, 0)$ no posee extremos en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ y, en consecuencia, es no acotada en $\mathbb{R}_+^2$.

En consecuencia, $W^s(a_1, 0)$ separa $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes A_1 y A_2 , con $E_0, (0, a_2)$ y $(0, K_2)$ contenidos en A_1 , y $(K_1, 0)$ contenido en A_2 .

De manera análoga, la variedad estable $W^s(0, a_2)$ es no acotada y separa $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes B_1 y B_2 , con $(0, K_2) \in B_1$ y $E_0, (a_1, 0)$ y $(K_1, 0)$ contenidos en B_2 .

Finalmente, el conjunto $A_1 \cap B_2$ es positivamente invariante y contiene un único estado estacionario estable, el origen E_0 . Por el teorema de Poincaré–Bendixson, los conjuntos $B_1, A_1 \cap B_2$ y A_2 corresponden a las cuencas de atracción de $(0, K_2)$, E_0 y $(K_1, 0)$, respectivamente. Denotando estas regiones por R_2, R_0 y R_1 , se obtiene

$$R_2 = B_1, \quad R_0 = A_1 \cap B_2, \quad R_1 = A_2.$$

□

Teorema 6.3.2. *Suponga que el sistema (6.1) posee dos equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, tales que $x_1 < x_2$ y $y_1 < y_2$. Entonces los conjuntos*

$$W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2) \quad \text{y} \quad W^s(0, a_2)$$

dividen $\mathbb{R}_+^2$ en tres regiones positivamente invariantes R_0, R_1, R_2 , correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, respectivamente.

Además, las fronteras de estas regiones están dadas por

- $\partial R_0 = \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup \{x = 0, 0 \leq y \leq a_2\} \cup W^s(a_1, 0) \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\},$
- $\partial R_1 = \{y = 0, x \geq K_1\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2),$
- $\partial R_2 = \{x = 0, y \geq K_2\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2).$

Demostración. Según el Teorema 6.2.1, E_1 es un repulsor y E_2 es un punto silla. Además, dado que en sistemas competitivos planares puntos distintos de la variedad estable de un punto silla no pueden estar estrictamente ordenados respecto a $\leq_K$, se sigue que $W^s(E_2)$ puede escribirse como el gráfico de una función creciente contenida en $Q_1(E_2) \cup Q_3(E_2)$. En particular, $W^s(E_2)$ es no acotada en $Q_1(E_2)$, ya que no existe ningún estado estacionario en el interior de dicha región.

Por otra parte, como E_1 es un repulsor, la variedad $W^s(E_2)$ no puede estar contenida en $Q_2(E_1) \cup Q_4(E_1)$, por lo que necesariamente posee un extremo en E_1 . De manera análoga, las variedades estables $W^s(a_1, 0)$ y $W^s(0, a_2)$ pueden escribirse como gráficos de funciones crecientes contenidas en $Q_1(a_1, 0) \cup Q_3(a_1, 0)$ y $Q_1(0, a_2) \cup Q_3(0, a_2)$, respectivamente. Además, ninguna de ellas puede estar contenida en $Q_2(E_1) \cup Q_4(E_1)$, debido a la invariancia positiva de estas regiones. En consecuencia, ambas variedades también poseen un extremo en E_1 .

Por lo tanto, los conjuntos

$$W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2) \quad \text{y} \quad W^s(0, a_2)$$

separan $\mathbb{R}_+^2$ en tres regiones positivamente invariantes R_i , $i = 0, 1, 2$, con $(0, 0) \in R_0$, $(K_1, 0) \in R_1$ y $(0, K_2) \in R_2$. Además, la descripción de las fronteras de estas regiones se obtiene directamente de la disposición geométrica de las variedades invariantes anteriores.

Finalmente, por el teorema de Poincaré–Bendixson, los conjuntos R_0 , R_1 y R_2 corresponden a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, respectivamente. $\square$

Teorema 6.3.3. *Suponga que el sistema (6.1) posee cuatro equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $1 \leq i \leq 4$, tales que*

$$x_1 < x_2 < x_3 < x_4, \quad y_1 < y_4 < y_3 < y_2.$$

Entonces los conjuntos

$$W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2) \quad \text{y} \quad W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_4)$$

dividen $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones positivamente invariantes R_0, R_1, R_2, R_3 , correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ y E_3 , respectivamente.

Además, las fronteras de estas regiones están dadas por

- $\partial R_0 = \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup \{x = 0, 0 \leq y \leq a_2\} \cup W^s(a_1, 0) \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\},$
- $\partial R_1 = \{y = 0, x \geq K_1\} \cup W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_4),$
- $\partial R_2 = \{x = 0, y \geq K_2\} \cup W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2),$
- $\partial R_3 = \{E_1\} \cup W^s(E_2) \cup W^s(E_4).$

Demostración. Según el Teorema 6.2.1, E_1 es un repulsor, E_2 y E_4 son puntos silla, y E_3 es localmente asintóticamente estable.

Además, dado que en sistemas competitivos planares puntos distintos de la variedad estable de un punto silla no pueden estar estrictamente ordenados respecto a $\leq_K$, se sigue que las variedades estables $W^s(E_2)$ y $W^s(E_4)$ pueden escribirse como gráficos de funciones crecientes contenidas en $Q_1(E_2) \cup Q_3(E_2)$ y $Q_1(E_4) \cup Q_3(E_4)$, respectivamente.

Como $E_2, E_3 \in Q_2(E_4)$, por la ubicación de los equilibrios dada en el Teorema 6.2.1, no existe ningún estado estacionario en el interior de $Q_1(E_4)$. En consecuencia, $W^s(E_4)$ es no acotada en dicha región. Además, como E_1 es un repulsor, $W^s(E_4)$ no puede estar contenida en $Q_4(E_1)$, por lo que necesariamente posee un extremo en E_1 .

De manera análoga, dado que $E_3 \in Q_4(E_2)$, no existen estados estacionarios en el interior de $Q_1(E_2)$, y por tanto $W^s(E_2)$ es no acotada en dicha región. Además, $W^s(E_2)$ no puede estar contenida en $Q_2(E_1)$ ni intersectar a $W^s(E_4)$, por lo que también posee un extremo en E_1 .

Por otro lado, las variedades estables $W^s(a_1, 0)$ y $W^s(0, a_2)$ pueden escribirse como gráficos de funciones crecientes contenidas en $Q_1(a_1, 0) \cup Q_3(a_1, 0)$ y $Q_1(0, a_2) \cup Q_3(0, a_2)$, respectivamente. Además, ninguna de ellas puede estar contenida en $Q_2(E_1) \cup Q_4(E_1)$, debido a la invariancia positiva de estas regiones. En consecuencia, ambas variedades también poseen un extremo en E_1 .

Por lo tanto, los conjuntos

$$W^s(a_1, 0) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_4) \quad \text{y} \quad W^s(0, a_2) \cup \{E_1\} \cup W^s(E_2)$$

separan $\mathbb{R}_+^2$ en cuatro regiones positivamente invariantes R_i , $i = 0, 1, 2, 3$, con $(0, 0) \in R_0$, $(K_1, 0) \in R_1$, $(0, K_2) \in R_2$ y $E_3 \in R_3$. Además, la descripción de las fronteras de estas regiones se obtiene directamente de la disposición geométrica de las variedades invariantes anteriores.

Finalmente, por el teorema de Poincaré–Bendixson, los conjuntos R_0 , R_1 , R_2 y R_3 corresponden a las cuencas de atracción de $(0, 0)$, $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ y E_3 , respectivamente. $\square$

Hasta este punto podemos observar que la dinámica obtenida es cualitativamente la misma que los modelos (4.1) y (5.2) en los casos genéricos.

6.4. Análisis de bifurcaciones

En esta sección se estudian las bifurcaciones que pueden ocurrir en el sistema (6.1) bajo la hipótesis de que las nulclinas interiores son estrictamente cóncavas. Dados los casos genéricos estudiados, deducimos que ocurren bifurcaciones Fold pues geométricamente la nulclinas tienen distintas cantidades de intersecciones. En particular, el sistema puede pasar de presentar cuatro equilibrios interiores a dos, y finalmente a ninguno. Por tanto ahora vemos como la capacidad de carga, el umbral de efecto Allee y la intensidad de competencia influyen en estos cambios.

Teorema 6.4.1 (Bifurcación Fold). *Considérese el modelo general de competencia con efecto Allee (6.1), donde $\mu = (a_1, a_2, K_1, K_2, c_1, c_2)$ es el vector de parámetros. Supongamos que g_1 y g_2 , definidas en (6.3), (6.4), son funciones C^2 en $\mathbb{R}_+^2$ y estrictamente cóncavas, es decir,*

$$\frac{\partial^2 g_1}{\partial x^2}(x; \mu) < 0, \quad \frac{\partial^2 g_2}{\partial y^2}(y; \mu) < 0.$$

Sean μ^* y $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$ tales que $y^* = g_1(x^*; \mu^*)$ y

$$g_2(y^*; \mu^*) - x^* = 0, \quad g_2'(y^*; \mu^*) g_1'(x^*; \mu^*) = 1.$$

Supóngase además que se cumplen las siguientes condiciones:

(No-degeneración)

$$\left(g_1''(x; \mu) + (g_1'(x; \mu))^3 g_2''(y; \mu) \right) \Big|_{(x, y, \mu) = (x^*, y^*, \mu^*)} \neq 0. \quad (6.9)$$

(Transversalidad respecto de un parámetro)

$$\frac{\partial}{\partial a_1} \left(A_1(x; \mu) \right) \Big|_{(x, \mu) = (x^*, \mu^*)} \neq 0. \quad (6.10)$$

Bajo estas hipótesis, el sistema (6.1) presenta una bifurcación **Fold genérica** en (x^*, y^*, μ^*) .

Demostración. Sea (x^*, y^*) y μ^* , de modo que

$$g_2(y^*; \mu^*) - x^* = 0, \quad y^* = g_1(x^*; \mu^*).$$

De la condición de transversalidad (6.6), deducimos que la tangencia entre las nulclinas en (x^*, y^*) se escribe como

$$g_2'(y^*; \mu^*) g_1'(x^*; \mu^*) = 1.$$

En el Teorema 6.2.1 vimos que estas igualdades implican

$$X(x^*, y^*; \mu^*) = (0, 0) \quad \text{y} \quad \det DX(x^*, y^*; \mu^*) = 0,$$

es decir, (x^*, y^*) es un equilibrio de (6.1) para $\mu = \mu^*$ y el Jacobiano $DX(x^*, y^*; \mu^*)$ posee un valor propio igual a 0.

Para aplicar el Teorema 2.2.1 (Teorema de bifurcación Fold genérica en sistema planar), consideramos la ecuación escalar

$$P(x; \mu) = g_2(g_1(x; \mu); \mu) - x,$$

de manera que los equilibrios interiores corresponden a las raíces de $P(\cdot; \mu)$. En particular,

$$P(x^*; \mu^*) = 0.$$

Además,

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x; \mu) = g_2'(g_1(x; \mu); \mu) g_1'(x; \mu) - 1,$$

y, por la condición de tangencia,

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x^*; \mu^*) = 0.$$

Cálculo de la condición de no-degeneración. La condición de no-degeneración para una bifurcación de tipo Fold se expresa, en esta formulación escalar, como

$$\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) \neq 0.$$

Derivando nuevamente (con μ fijo) se obtiene

$$\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x; \mu) = \frac{d}{dx} \left(g_2'(g_1(x; \mu); \mu) g_1'(x; \mu) \right).$$

Usando regla de la cadena,

$$\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x; \mu) = g_2''(g_1(x; \mu); \mu) (g_1'(x; \mu))^2 + g_2'(g_1(x; \mu); \mu) g_1''(x; \mu).$$

Evaluando en (x^*, μ^*) y usando $y^* = g_1(x^*; \mu^*)$ se obtiene

$$\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) = g_2''(y^*; \mu^*) (g_1'(x^*; \mu^*))^2 + g_2'(y^*; \mu^*) g_1''(x^*; \mu^*).$$

Finalmente, como $g_2'(y^*; \mu^*) g_1'(x^*; \mu^*) = 1$, se tiene $g_2'(y^*; \mu^*) = \frac{1}{g_1'(x^*; \mu^*)}$ y, por tanto,

$$\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) = \frac{1}{g_1'(x^*; \mu^*)} \left(g_1''(x^*; \mu^*) + (g_1'(x^*; \mu^*))^3 g_2''(y^*; \mu^*) \right).$$

En particular, como $g_1'(x^*; \mu^*) \neq 0$, la condición $\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) \neq 0$ es equivalente a

$$g_1''(x^*; \mu^*) + (g_1'(x^*; \mu^*))^3 g_2''(y^*; \mu^*) \neq 0,$$

por hipótesis.

Condición de transversalidad respecto del parámetro a_1 .

Remarcamos que según (6.3) y (6.4), g_1 y g_2 vienen dadas por

$$g_1(x; a_1) = \frac{\kappa_1(x) A_1(x; a_1)}{c_1 \phi_1(x)}, \quad g_2(y; a_2) = \frac{\kappa_2(y) A_2(y; a_2)}{c_2 \phi_2(y)}.$$

En la formulación escalar del Teorema 2.2.1, la condición de transversalidad respecto del parámetro consiste en

$$\frac{\partial P}{\partial \mu}(x^*; \mu^*) \neq 0.$$

Como la variable x no depende del parámetro a_1 , se tiene

$$\frac{\partial P}{\partial a_1}(x; \mu) = \frac{\partial}{\partial a_1} (g_2(g_1(x; \mu))).$$

Aplicando la regla de la cadena y observando que g_2 no depende de a_1 , se obtiene

$$\frac{\partial P}{\partial a_1}(x; \mu) = g_2'(g_1(x; a_1)) \frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu).$$

Además, por la definición de g_1 ,

$$\frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu) = \frac{\kappa_1(x)}{c_1 \phi_1(x)} \frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x; a_1).$$

Como κ_1, ϕ_1 no dependen del parámetro a_1 (véase la Observación 6.0.1), evaluando en (x^*, μ^*) (con $y^* = g_1(x^*; \mu^*)$), la condición de transversalidad queda caracterizada por

$$\frac{\partial P}{\partial a_1}(x^*; \mu^*) = g_2'(y^*) \frac{\kappa_1(x^*)}{\phi_1(x^*)} \frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x^*; a_1^*) \neq 0,$$

notemos que $g_2'(y^*) \neq 0$ pues $g_2'(y^*; \mu^*) g_1'(x^*; \mu^*) = 1$, además por las condiciones (A.2), (B.1) $\kappa_1(x^*) \neq 0$, $\phi_1(x^*) \neq 0$. De manera que podemos concluir que la condición de transversalidad se reduce a

$$\frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x^*; a_1^*) \neq 0.$$

□

Observación 6.4.1. Para estudiar el diagrama de bifurcación en el plano (a_1, a_2) , la condición relevante es que

$$\nabla_{(a_1, a_2)} P(x^*; a_1^*, a_2^*) \neq (0, 0),$$

lo cual se garantiza con que al menos una de las derivadas parciales sea no nula. El Teorema 6.4.1 establece la condición de transversalidad respecto de a_1 ; análogamente se puede tener la condición respecto a a_2 ,

$$\left. \frac{\partial}{\partial a_2} (A_2(y; \mu)) \right|_{(y, \mu) = (y^*, \mu^*)} \neq 0.$$

que cumpliría el mismo rol.

Observación 6.4.2 (Exclusión de otras bifurcaciones locales). El Jacobiano del sistema (6.1) evaluado en un equilibrio interior posee siempre valores propios reales, lo que excluye la ocurrencia de bifurcaciones de tipo Hopf. Esto es consistente con las propiedades de los sistemas competitivos y con el hecho de que, como se estableció previamente en el análisis de la dinámica global, el sistema no puede poseer órbitas periódicas en $\mathbb{R}_+^2$. En consecuencia, el sistema tampoco puede experimentar bifurcaciones —locales o globales— asociadas a la aparición de órbitas periódicas.

Además, los equilibrios interiores están dados por las intersecciones de las nulclinas no triviales C_1, C_2 , y dichas intersecciones son aisladas y solo pueden ocurrir mediante tangencias de orden finito. Por otra parte, las ramas de equilibrios interiores no interseccionan a las ramas de equilibrios en la frontera para valores positivos de los parámetros, de modo que las bifurcaciones entre equilibrios interiores implican necesariamente creación o destrucción de equilibrios, descartando la ocurrencia de bifurcaciones transcriticals.

El Teorema 6.4.1 implica que, al variar parámetros asociados al efecto Allee, los equilibrios interiores pueden crearse o desaparecer mediante bifurcaciones de tipo Fold genéricas. Además, la Proposición 6.2.1 establece que el sistema puede poseer a lo más cuatro equilibrios interiores.

Fijamos los parámetros K_1, K_2, c_1, c_2 en valores tales que, al variar (a_1, a_2) , el sistema pueda presentar los tres casos posibles correspondientes a 0, 2 y 4 equilibrios interiores. De esta manera, consideramos

$$\mu = (a_1, a_2, K_1^*, K_2^*, c_1^*, c_2^*) \in \mathcal{P},$$

y describimos cualitativamente el diagrama de bifurcación en el plano (a_1, a_2) .

Definición 6.4.1. Sea $\mu \in \mathcal{P}$. Definimos el conjunto de equilibrios hiperbólicos interiores del sistema (6.1) por

$$\mathcal{N}(\mu) = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : X(x, y; \mu) = (0, 0), \det DX(x, y; \mu) \neq 0\}.$$

Considerando $\mathcal{N}(\mu)$, definimos los siguientes conjuntos:

$$U_I = \{(a_1, a_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \#\mathcal{N}(\mu) = 0\}, \quad (6.11)$$

$$U_{II} = \{(a_1, a_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \#\mathcal{N}(\mu) = 2\}, \quad (6.12)$$

$$U_{III} = \{(a_1, a_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \#\mathcal{N}(\mu) = 4\}. \quad (6.13)$$

donde $\#\mathcal{N}(\mu)$ denota el número de equilibrios interiores del sistema.

Denotamos por SN_I la familia de puntos (a_1, a_2) asociada a la transición $2 \leftrightarrow 0$, y por SN_{II} la familia asociada a la transición $4 \leftrightarrow 2$. La dinámica asociada a cada una de estas regiones se muestra en la Figura 6.4, la cual contiene además un bosquejo cualitativo del diagrama de bifurcación correspondiente al sistema (6.1) en una región abierta del primer cuadrante del plano (a_1, a_2) .

A continuación, mencionamos algunas características de los conjuntos SN_I y SN_{II} , en pos de mostrar que el bosquejo de la Figura 6.4 es coherente.

Un equilibrio interior (x^*, y^*) del sistema (6.1) satisface

$$P(x^*; a_1, a_2) = 0,$$

mientras que una tangencia entre C_1 y C_2 se caracteriza por la condición

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x^*; a_1, a_2) = 0,$$

donde P viene dada en (6.5). Sea (a_1^*, a_2^*) un valor de parámetros tal que (x^*, y^*) satisface ambas condiciones. Bajo las hipótesis del Teorema 6.4.1,

$$\nabla_{(a_1, a_2)} P(x^*; a_1^*, a_2^*) = \left(\frac{\partial P}{\partial a_1}(x^*; a_1^*, a_2^*), \frac{\partial P}{\partial a_2}(x^*; a_1^*, a_2^*) \right) \neq (0, 0).$$

Por lo tanto, el Teorema de la Función Implícita aplicado a

$$P(x^*; a_1, a_2) = 0$$

en torno al punto (a_1^*, a_2^*) garantiza que el conjunto de parámetros para los cuales ocurre una tangencia define localmente una curva C^1 en el plano (a_1, a_2) . Así los conjuntos SN_I y SN_{II} corresponden a curvas continuas en el plano (a_1, a_2) .

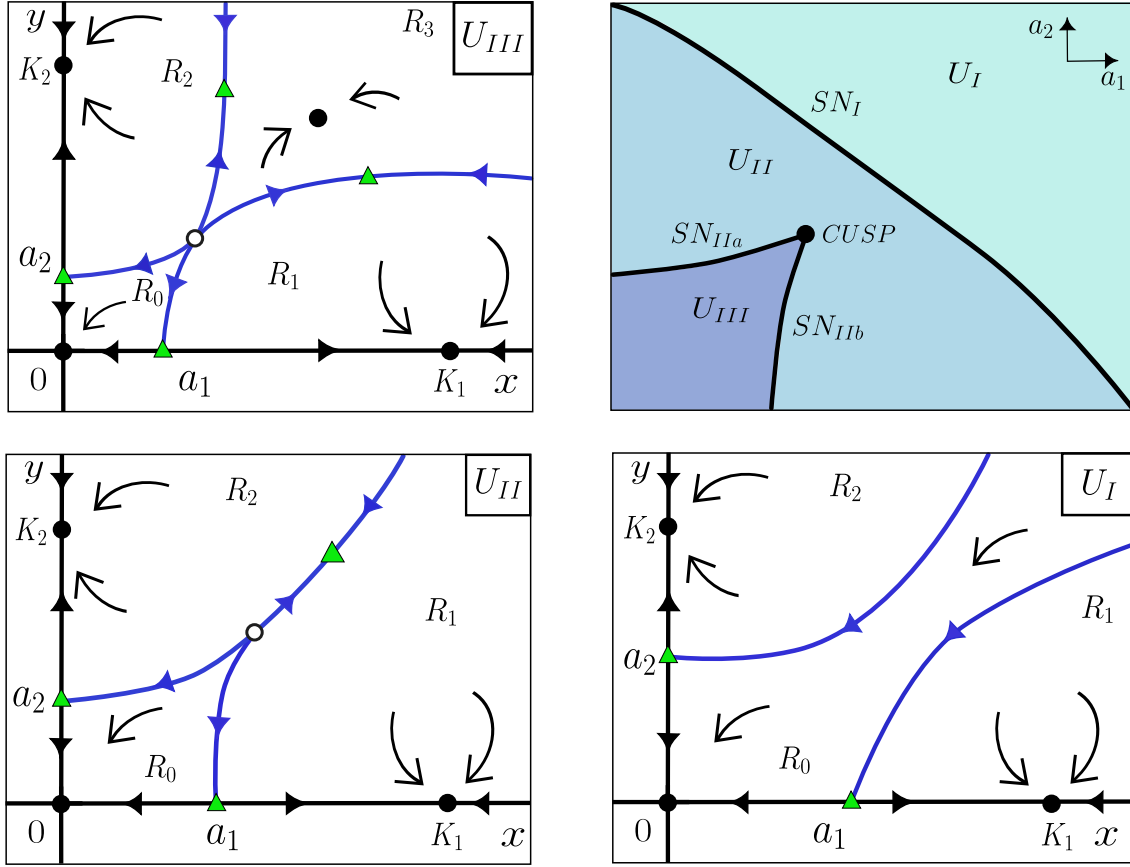


Figura 6.4: El panel superior derecho presenta un bosquejo del diagrama de bifurcación cualitativo del sistema (6.1) en una región abierta del primer cuadrante del plano (a_1, a_2) . Los paneles U_I , U_{II} y U_{III} son bosquejos de retratos de fase correspondientes a cada zona en el diagrama de bifurcación, las curvas azules en el interior del primer cuadrante simbolizan las variedades estables de los equilibrios silla.

Notar que la curva Fold es localmente C^1 únicamente bajo las hipótesis de no-degeneración del Teorema 6.4.1. En puntos Fold degenerados, correspondientes a bifurcaciones cúspide, como el punto *CUSP* de la Figura 6.4, dicha diferenciabilidad puede perderse.

Observación 6.4.3. *Para la representación cualitativa del diagrama de bifurcación en el plano (a_1, a_2) asumimos además las siguientes condiciones adicionales.*

Primero, suponemos que

$$\frac{\partial A_i(x; a_i)}{\partial a_i} < 0, \quad i = 1, 2. \quad (6.14)$$

Esta hipótesis es natural desde el punto de vista ecológico, ya que el parámetro a_i representa el umbral de Allee de la especie i . Por lo tanto, un valor mayor de a_i implica que la población requiere una densidad mínima más alta para crecer positivamente. En consecuencia, para una densidad fija x , la tasa de crecimiento per cápita disminuye al aumentar a_i .

Finalmente, suponemos que

$$\frac{\partial A_i''}{\partial a_i} = 0, \quad i = 1, 2,$$

es decir, el parámetro a_i no modifica la curvatura de A_i . Bajo esta hipótesis, la condición $P''(x^*) = 0$ no depende de (a_1, a_2) , por lo que los posibles puntos donde puede ocurrir una bifurcación cúspide permanecen fijos al variar los parámetros. En consecuencia, el diagrama de bifurcación presenta a lo más un punto cúspide.

Si $\mu \in U_I$ y se varían los parámetros (a_1, a_2) de modo que ahora $\mu \in U_{II}$, entonces existe un valor crítico μ_1^* en la frontera entre ambas regiones tal que las nulclinas C_1 y C_2 presentan una tangencia en un punto (x^*, y^*) y es el único equilibrio del sistema.

Geométricamente, esta tangencia ocurre sobre la rama creciente de g_1 , es decir, $x^* < \hat{x}$, por lo que

$$g_1'(x^*; \mu_1^*) > g_1'(\hat{x}; \mu_1^*) = 0.$$

Además, la concavidad estricta de g_1 y g_2 implica

$$\left(g_1''(x; \mu) + (g_1'(x; \mu))^3 g_2''(y; \mu) \right) \Big|_{(x, y, \mu) = (x^*, y^*, \mu_1^*)} < 0,$$

y, en consecuencia, se satisface la condición de no degeneración (6.9). Por el Teorema 6.4.1, dicha tangencia corresponde a una bifurcación Fold genérica.

Por consiguiente, la curva SN_I está compuesta únicamente por bifurcaciones Fold genéricas, en las cuales se crean o destruyen exactamente dos equilibrios interiores. No puede existir una transición directa entre 0 y 4 equilibrios interiores. Por lo tanto, U_I y U_{III} son regiones disjuntas y todo camino continuo entre ellas debe atravesar necesariamente U_{II} , lo cual es coherente con la Figura 6.4.

Por otro lado, la forma de las curvas se debe a que hemos asumido que

$$\frac{\partial A_i(x; a_i)}{\partial a_i} < 0, \quad i = 1, 2, \quad (6.15)$$

entonces $\partial_{a_i} g_i(x; a_i) < 0$. A lo largo de una curva Fold, la pendiente en el plano (a_1, a_2) queda determinada implícitamente por

$$\frac{da_2}{da_1} = -\frac{\partial_{a_1} P}{\partial_{a_2} P},$$

donde el signo de $\partial_{a_1} P$ es opuesto con el de $g'_2(g_1(x; a_1); a_2)$, mientras que $\partial_{a_2} P < 0$.

En la curva SN_I , la tangencia ocurre sobre ramas crecientes de las nulclinas, por lo que $g'_2(g_1(x; a_1); a_2) > 0$ y, en consecuencia, $\frac{da_2}{da_1} < 0$, por lo que se obtiene cualitativamente una curva decreciente en el plano (a_1, a_2) . En cambio, sobre SN_{II} , la tangencia involucra ramas con derivadas de signo opuesto, lo que conduce a $g'_2(g_1(x; a_1); a_2) < 0$ y, por tanto, $\frac{da_2}{da_1} > 0$. Dado que las ramas SN_I y SN_{II} no se intersectan, ya que U_I y U_{III} son disjuntos, entonces debe existir un punto que separa SN_{II} en 2 ramas crecientes, a las cuales llamamos SN_{IIa} y SN_{IIb} , que corresponden a bifurcaciones Fold genéricas que intersectan en un punto cúspide.

Por último podemos comparar el bosquejo del diagrama de bifurcación del modelo general con los diagramas de bifurcación obtenidos numéricamente para los sistemas (4.1) y (5.2). En la Figura 6.5 se pueden observar 3 regiones en el diagrama de bifurcación, las de subíndice I corresponden a cuando cada sistema no tiene equilibrios interiores, con II si hay 2 equilibrios interiores y con III cuando existen 4 equilibrios interiores. Notamos que además nuestro bosquejo se alinea con la forma que tienen las curvas correspondientes a las bifurcaciones Fold dado que se tiene una curva decreciente y 2 ramas crecientes que intersectan en un punto correspondiente a una bifurcación cúspide. De esta manera vemos que las condiciones (A.1)-(A.3), (B.1)-(B.3) y (C.1)-(C.3) son suficientes para obtener toda la dinámica posibles de estos sistemas en los casos genéricos. Sin embargo, para obtener la configuración de las curvas obtenidas en nuestro bosquejo, es necesario considerar además las condiciones mencionadas en la observación 6.4.3.

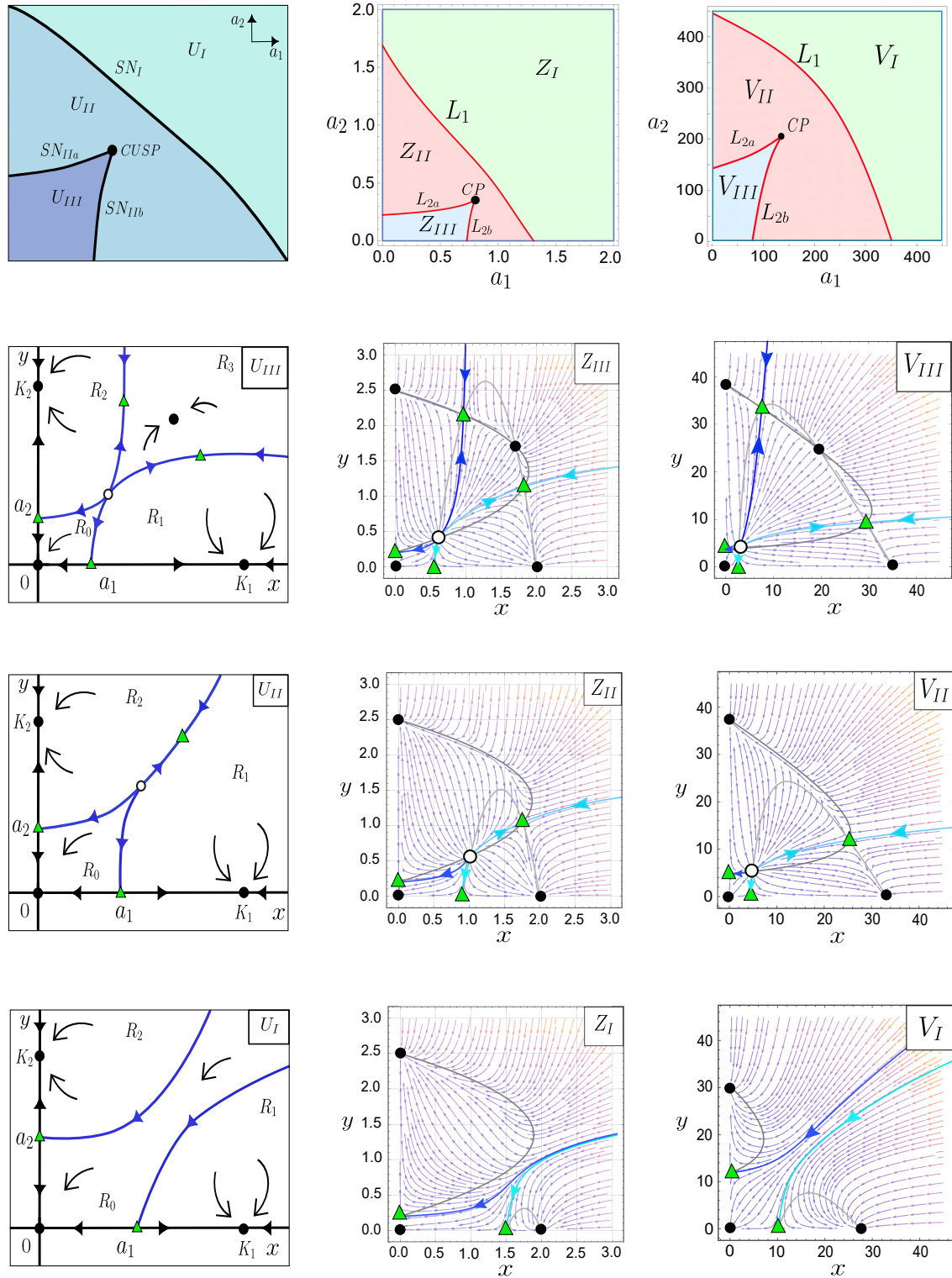


Figura 6.5: Cada columna presenta el diagrama de bifurcación correspondiente en la primera fila y, en las filas siguientes, los retratos de fase asociados a cada región. La primera columna corresponde al sistema general (6.1), la segunda al sistema (5.2) y la tercera al sistema (4.1).

6.5. Caso sin concavidad

En esta sección se estudia el sistema (6.1) manteniendo las hipótesis (A.1)–(A.3), (B.1)–(B.3) y (C.1)–(C.3), así como la regularidad C^2 de las funciones involucradas. Sin embargo, a diferencia de las secciones anteriores, no se asume concavidad estricta de las nulclinas C_1 y C_2 . Más precisamente, permitimos que g_1'' y g_2'' puedan cambiar de signo.

Si bien esta situación es menos frecuente en aplicaciones biológicas habituales, su análisis permite ampliar el alcance de los resultados obtenidos previamente y comprender qué propiedades dinámicas se mantienen bajo hipótesis geométricas más generales.

En particular, se obtienen resultados sobre la estabilidad local de los equilibrios interiores suponiendo que existe un número finito n de ellos, sin asumir una forma específica para las nulclinas. El siguiente lema será útil para caracterizar la estabilidad de cada equilibrio en los teoremas siguientes.

Proposición 6.5.1. *Sean $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, \dots, n$, los equilibrios interiores del sistema (6.1), ordenados de modo que*

$$x_1 < x_2 < \dots < x_n,$$

y supóngase que cada uno de ellos corresponde a una intersección transversal de las nulclinas, es decir, que satisface la condición (6.6). Entonces se cumple lo siguiente:

- E_1 es un nodo repulsor.
- Si i es par, entonces E_i es un punto silla.
- Si i es impar, entonces E_i es un nodo repulsor o localmente asintóticamente estable.

Demostración. Sea $E_i = (x_i, y_i)$ un equilibrio interior del sistema (6.1). Notamos de la demostración del Teorema 6.2.1, que los valores propios vienen determinados por el signo de las primeras derivadas de g_1 y g_2 y por ende no dependen de la concavidad de estas mismas. Luego los equilibrios E_i seguirán teniendo valores propios reales.

Como g_1 y g_2 son de clase C^2 , y por las hipótesis (A.1) y (C.1) se tiene

$$g_1(a_1) = g_1(K_1) = 0, \quad g_2(a_2) = g_2(K_2) = 0,$$

mientras que por (A.2), (B.1) y (C.2),

$$g_1(x) > 0 \quad \text{para } x \in (a_1, K_1), \quad g_2(y) > 0 \quad \text{para } y \in (a_2, K_2).$$

Por lo tanto, existe al menos un punto crítico interior para cada función, es decir, existen $\hat{x}_j \in (a_1, K_1)$ y $\hat{y}_j \in (a_2, K_2)$ tales que

$$g'_1(\hat{x}_j) = 0, \quad g'_2(\hat{y}_j) = 0.$$

Consideremos ahora el primer equilibrio interior $E_1 = (x_1, y_1)$, ordenado según la coordenada x . Como C_1 y C_2 son gráficas continuas de funciones en el primer cuadrante, sus intersecciones pueden ordenarse según la coordenada x . Además, una rama decreciente de cualquiera de las nulclinas sólo puede aparecer después de atravesar un punto crítico interior. Por lo tanto, si la primera intersección interior $E_1 = (x_1, y_1)$ ocurriera sobre una rama decreciente de alguna de las curvas, existiría previamente una rama creciente de dicha nulclina que intersectaría antes a la otra curva, contradiciendo la definición de E_1 . En consecuencia,

$$g'_1(x_1) > 0, \quad g'_2(y_1) > 0.$$

Si $x < x_1$, entonces $g_1(x) < g_1(x_1) = y_1$ y, por consiguiente, $g_2(g_1(x)) < g_2(y_1) = x_1$, lo que implica

$$P(x) = g_2(g_1(x)) - x < 0.$$

De aquí se sigue que $P'(x_1) > 0$, y por tanto

$$\text{sgn}(ad - bc) = \text{sgn}(P'(x_1)) > 0.$$

Además, dado que $g'_1(x_1) > 0$ y $g'_2(y_1) > 0$, se obtiene $a + d > 0$, concluyendo que E_1 es un nodo repulsor pues los valores propios son reales.

La Figura 6.6 ilustra esquemáticamente el comportamiento de la función $P(x)$ y la alternancia en la estabilidad de los equilibrios interiores.

Por continuidad de la función P , el signo de $P'(x)$ debe alternar entre intersecciones consecutivas. En consecuencia, para cada i par se cumple $P'(x_i) < 0$, lo que implica $ad - bc < 0$, y por tanto E_i es un punto silla.

Finalmente, para cada i impar se tiene $P'(x_i) > 0$, de modo que $ad - bc > 0$. En este caso, el equilibrio E_i es un nodo repulsor si $a + d > 0$ o un nodo localmente asintóticamente estable si $a + d < 0$, lo que completa la demostración. $\square$

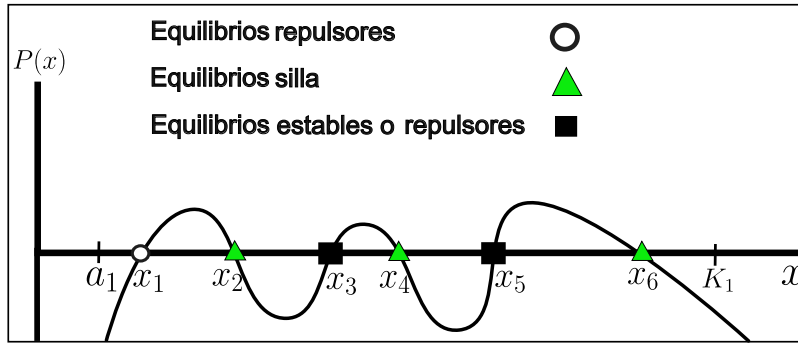


Figura 6.6: Ilustración esquemática del comportamiento de la función $P(x)$ y la alternancia en la estabilidad de los equilibrios interiores.

La Proposición 6.5.1 permite observar que, en los casos en que existen 0 o 2 equilibrios interiores, la estructura dinámica del sistema coincide con la obtenida bajo la hipótesis de concavidad. Como consecuencia, se obtiene el siguiente resultado.

Corolario 6.5.1. *En el sistema (6.1) se cumple lo siguiente:*

- (i) *Si no existen equilibrios interiores, el comportamiento global de las soluciones coincide con el descrito en el Teorema 6.3.1.*
- (ii) *Si existen exactamente dos equilibrios interiores, el comportamiento global de las soluciones coincide con el descrito en el Teorema 6.3.2.*

Demostración. El ítem (i) se obtiene aplicando la misma demostración del Teorema 6.3.1, la cual no utiliza la concavidad de las nulclinas. Para el ítem (ii), si existen dos equilibrios interiores E_1 y E_2 con $x_1 < x_2$, entonces por la Proposición 6.5.1 se tiene que E_1 es un repulsor y E_2 es un punto silla. La demostración del Teorema 6.3.2 depende únicamente de esta clasificación y de la competitividad del sistema, por lo que sigue siendo válida aun sin asumir concavidad. $\square$

La Proposición 6.5.1 permite determinar parcialmente la estabilidad de los equilibrios interiores a partir del orden de las intersecciones entre las nulclinas. Más precisamente, si además se conoce el signo de g'_1 y g'_2 en cada equilibrio, es posible distinguir entre nodos repulsores y nodos localmente asintóticamente estables.

Gracias a ello, es posible extender el análisis al caso $n > 2$ sin asumir concavidad estricta de C_1 y C_2 . Para ello, imponemos una hipótesis geométrica más débil basada en el número de puntos críticos de las funciones g_1 y g_2 . En particular, asumimos que la

nulclina C_1 tiene un único punto $\hat{x} \in [a_1, K_1]$ tal que $g'_1(\hat{x}) = 0$, mientras que la nulclina C_2 puede tener N puntos críticos. Además, restringimos la atención a los casos en que dichos puntos críticos corresponden a máximos o mínimos locales de g_2 .

Teorema 6.5.1. *Supóngase que el sistema (6.1) posee n equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$ y que la nulclina C_1 tiene un único punto $\hat{x} \in [a_1, K_1]$ tal que $g'_1(\hat{x}) = 0$. Sea n_- el número de equilibrios interiores con $x_i \in (a_1, \hat{x}]$. Entonces se cumple lo siguiente:*

- Si n_- es par, entonces:
 - existen $\frac{n_-}{2}$ equilibrios repulsores y $\frac{n_-}{2}$ puntos silla en $(a_1, \hat{x}]$;
 - existen $\frac{n-n_-}{2}$ equilibrios localmente asintóticamente estables y $\frac{n-n_-}{2}$ puntos silla en $(\hat{x}, K_1)$.
- Si n_- es impar, entonces:
 - existen $\frac{n_-+1}{2}$ equilibrios repulsores y $\frac{n_-+1}{2}$ puntos silla en $(a_1, \hat{x}]$;
 - existen $\frac{n-n_-+1}{2}$ equilibrios localmente asintóticamente estables y $\frac{n-n_-+1}{2}$ puntos silla en $(\hat{x}, K_1)$.

Además, se cumple que:

- $x_i < x_{i+1}$ y $y_i < y_{i+1}$ si $(x_i, y_i), (x_{i+1}, y_{i+1}) \in (a_1, \hat{x}]$;
- $x_i < x_{i+1}$ y $y_{i+1} < y_i$ si $(x_i, y_i), (x_{i+1}, y_{i+1}) \in (\hat{x}, K_1)$.

En particular, los equilibrios con índice impar corresponden a nodos repulsores en $(a_1, \hat{x}]$ y a nodos localmente asintóticamente estables en $(\hat{x}, K_1)$, mientras que los equilibrios con índice par son siempre puntos silla.

Demostración. Por hipótesis, $g'_1(x) \geq 0$ para todo $x < \hat{x}$ y $g'_1(\hat{x}) = 0$. En consecuencia, todo equilibrio (x_i, y_i) con $x_i < \hat{x}$ satisface $g'_1(x_i) > 0$. Aplicando la Proposición 6.5.1, se deduce que dichos equilibrios alternan su estabilidad: los equilibrios con índice impar son repulsores y los de índice par son puntos silla. Si existe un equilibrio con $x_i = \hat{x}$, entonces $g'_1(\hat{x}) = 0$ implica $P'(\hat{x}) < 0$, por lo que dicho equilibrio es un punto silla.

De este modo, si el número de equilibrios en $(a_1, \hat{x}]$ es n_- , se obtiene directamente la clasificación indicada en los dos primeros ítems del enunciado, según la paridad de n_- .

Por otro lado, para $x > \hat{x}$ se tiene $g'_1(x) < 0$, de modo que los equilibrios en $(\hat{x}, K_1)$ solo pueden ser puntos silla o localmente asintóticamente estables. Nuevamente por la Proposición 6.5.1, la estabilidad alterna con el índice, lo que permite concluir el conteo indicado en el enunciado. Finalmente, las relaciones de orden entre las coordenadas x_i y y_i se deducen de la monotonía de g_1 a cada lado de $\hat{x}$. $\square$

La Figura 6.7 ilustra esquemáticamente la distribución de los equilibrios interiores descrita en el Teorema 6.5.1 en el caso en que n_- es par. En la región $(a_1, \hat{x}]$, donde $g'_1(x) > 0$, los equilibrios alternan entre nodos repulsivos y puntos silla. Por otra parte, en $(\hat{x}, K_1)$, donde $g'_1(x) < 0$, los equilibrios alternan entre puntos silla y nodos localmente asintóticamente estables.

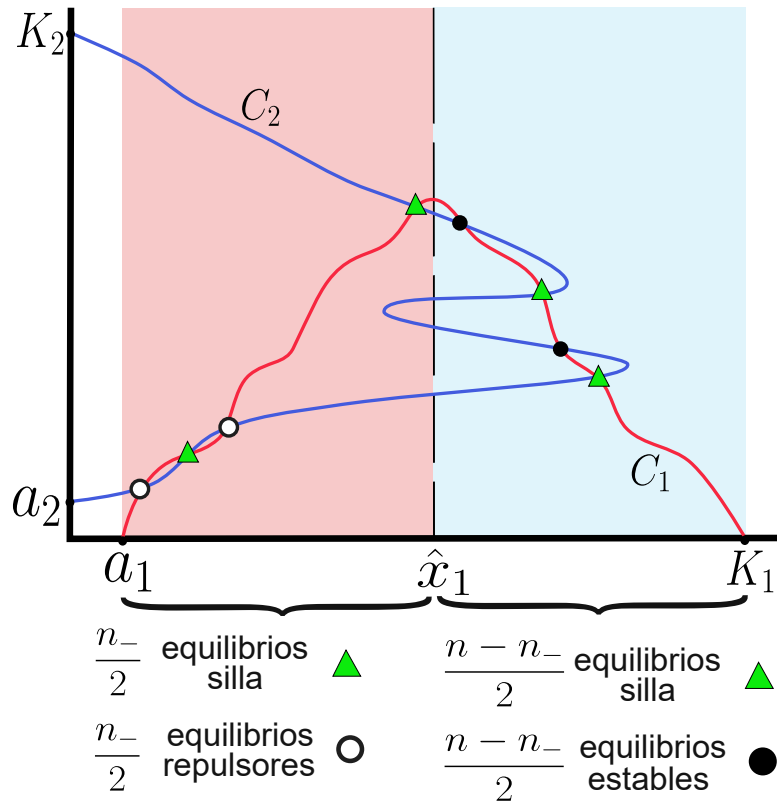


Figura 6.7: Distribución y estabilidad de los equilibrios interiores en el caso n_- par. La recta $x = \hat{x}_1$ separa las regiones donde $g'_1(x) > 0$ y $g'_1(x) < 0$.

Corolario 6.5.2. Si

$$\max_{i=1, \dots, N} \{g_2(\hat{y}_i)\} < \hat{x},$$

entonces el sistema (6.1) no posee equilibrios interiores localmente asintóticamente estables y los equilibrios $E_i = (x_i, y_i)$ satisfacen

$$x_1 < x_2 < \cdots < x_n, \quad y_1 < y_2 < \cdots < y_n.$$

Demostración. La condición $\max_{i=1, \dots, N} \{g_2(\hat{y}_i)\} < \hat{x}$ implica que toda intersección entre las nulclinas ocurre con $x_i \in (a_1, \hat{x}]$. Por el Teorema 6.5.1 se tiene entonces $n = n_-$, de modo que todos los equilibrios interiores son repulsores o puntos silla, y no existen equilibrios localmente asintóticamente estables.

Además, dado que $g'_1(x) > 0$ en $(a_1, \hat{x})$, la función g_1 es estrictamente creciente en dicho intervalo, lo que implica que las intersecciones satisfacen $x_1 < x_2 < \cdots < x_n$ y $y_1 < y_2 < \cdots < y_n$. $\square$

El siguiente resultado completa los casos posibles cuando las curvas C_1 y C_2 poseen, respectivamente, N_1 y N_2 puntos en los cuales se anulan las derivadas g'_1 y g'_2 , con $N_1, N_2 > 1$. Esto contrasta con el Teorema 6.5.1, donde se supone que C_1 posee un único punto $\hat{x}$ tal que $g'_1(\hat{x}) = 0$, es decir, $N_1 = 1$.

Teorema 6.5.2. *Sean*

$$\hat{x}_1 < \hat{x}_2 < \cdots < \hat{x}_{N_1} \quad y \quad \hat{y}_1 < \hat{y}_2 < \cdots < \hat{y}_{N_2}$$

los puntos críticos de g_1 y g_2 , respectivamente, es decir, $g'_1(\hat{x}_k) = 0$ y $g'_2(\hat{y}_\ell) = 0$. Supóngase que el sistema (6.1) posee n equilibrios interiores $E_j = (x_j, y_j)$, ordenados de modo que

$$x_1 < x_2 < \cdots < x_n.$$

Entonces se cumple lo siguiente:

■ Si

$$x_j \in (a_1, \hat{x}_1] \cup \bigcup_{\substack{k=1 \\ k \text{ par}}}^{N_1-1} (\hat{x}_k, \hat{x}_{k+1}],$$

entonces E_j es un punto silla si j es par y un nodo repulsor si j es impar.

■ Si

$$x_j \in (\hat{x}_1, K_1) \cup \bigcup_{\substack{k=1 \\ k \text{ impar}}}^{N_1-1} (\hat{x}_k, \hat{x}_{k+1}],$$

entonces E_j es un punto silla si j es par y un nodo localmente asintóticamente estable si j es impar.

Demostración. De acuerdo con el Teorema 6.5.1, la estabilidad de un equilibrio interior (x_j, y_j) depende del signo de $g'_1(x_j)$. En particular, si $g'_1(x_j) > 0$, el equilibrio es repulsor o punto silla, mientras que si $g'_1(x_j) < 0$, el equilibrio es localmente asintóticamente estable o punto silla.

Por hipótesis, los puntos críticos $\hat{x}_k$ de g_1 están ordenados y separan el intervalo (a_1, K_1) en subintervalos donde el signo de g'_1 es constante. En el intervalo $(a_1, \hat{x}_1]$ se tiene $g'_1(x) \geq 0$, por lo que cualquier equilibrio interior con x_j en dicho intervalo es repulsor o punto silla. En el intervalo $(\hat{x}_1, \hat{x}_2]$ se tiene $g'_1(x) < 0$, de modo que los equilibrios interiores allí contenidos son localmente asintóticamente estables o puntos silla.

Este razonamiento se extiende de manera análoga a cada uno de los intervalos $(\hat{x}_k, \hat{x}_{k+1}]$, donde el signo de g'_1 alterna debido a la naturaleza de los puntos críticos. Aplicando el mismo argumento en cada subintervalo se obtiene la clasificación enunciada. $\square$

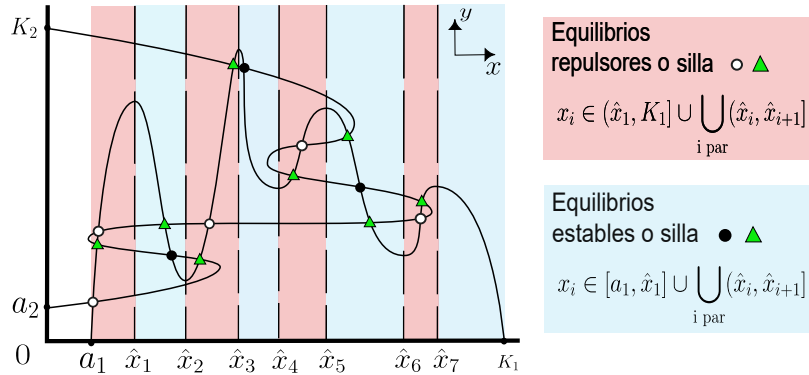


Figura 6.8: Ejemplo esquemático de nulclinas con $n = 16$ equilibrios interiores, $N_1 = 7$ y $N_2 = 5$, ilustrando la distribución de nodos y puntos silla descrita en el Teorema 6.5.2.

La Figura 6.8 ilustra esquemáticamente la distribución de los equilibrios interiores descrita en el Teorema 6.5.2. Las franjas coloreadas representan intervalos donde $g'_1(x)$ mantiene signo positivo: en el caso del color rojo solo hay punto silla y nodos repulsores, mientras que las franjas azules contienen puntos sillares y nodos localmente asintóticamente estables. Además se puede observar la coherencia entre la geometría de las nulclinas donde estas cruzan sus ramas segmentos con pendiente de distinto signo corresponden a puntos silla mientras que los segmentos donde comparten el mismo signo determina si el equilibrio es estable o inestable.

Es importante destacar que las figuras mostradas en esta sección tienen un propósito ilustrativo y muestran casos hipotéticos para ilustrar la idea de las demostraciones. En particular, no corresponden a modelos específicos de competencia.

Capítulo 7

Modelo con efecto Allee en una sola especie

En este capítulo se estudia un modelo de competencia en el cual solo una de las especies está sujeta a un efecto Allee fuerte. En particular, se asume que la población y no presenta efecto Allee, mientras que la población x mantiene la misma estructura considerada en el capítulo anterior. Aunque este sistema guarda una estrecha relación con el modelo general estudiado previamente, no corresponde estrictamente a un caso particular de éste, ya que la ausencia de efecto Allee en la especie y equivale a tomar $A_2(y) \equiv 1$, lo que modifica las hipótesis (A.1)-(A.3) impuestas en el capítulo anterior.

Este tipo de modelo resulta relevante en situaciones donde solo una de las especies experimenta dificultades reproductivas a bajas densidades. Desde el punto de vista ecológico, ello permite analizar cómo la competencia ejercida por una especie puede influir sobre otra que, además, se encuentra afectada por un efecto Allee fuerte.

Es importante destacar algunas diferencias principales entre este modelo y el caso estudiado en el capítulo anterior. En particular, al asumir que una de las especies no presenta efecto Allee, la geometría de las nulclinas cambia de manera significativa. Más precisamente, la nulclina no trivial asociada a la especie sin efecto Allee es convexa, en contraste con el caso anterior, y bajo cierta condición puede intersectar el eje x . Esto tiene consecuencias relevantes en la dinámica del sistema, ya que influye en el número de equilibrios interiores que pueden aparecer, en la cantidad de escenarios dinámicos posibles y en la estabilidad de los equilibrios de frontera. Además, esta nueva configuración da lugar a bifurcaciones transcriticals asociadas a cambios de estabilidad en

dichos equilibrios y, a diferencia del caso anterior, no permite la ocurrencia de ciertos fenómenos degenerados, como la bifurcación cúspide asociada a la coexistencia.

Al igual que en el caso anterior, el objetivo principal de este capítulo es identificar los distintos comportamientos dinámicos que pueden surgir en el sistema. Para ello, se estudian la existencia, estabilidad local y estabilidad global de sus equilibrios, así como las bifurcaciones que organizan las transiciones entre dichos comportamientos. Finalmente, se obtienen diagramas de bifurcación cualitativos que permiten describir las configuraciones dinámicas posibles del sistema y las transiciones entre ellas.

Se define el sistema

$$Y = \begin{cases} \dot{x} = x(\kappa_1(x)A_1(x) - c_1\phi_1(x)y) = Y_1(x, y), \\ \dot{y} = y(\kappa_2(y) - c_2\phi_2(y)x) = Y_2(x, y). \end{cases} \quad (7.1)$$

Las condiciones (A.1)–(A.3), (B.1)–(B.3) y (C.1)–(C.3) se mantienen vigentes. Del mismo modo, se conservan tanto la interpretación de los parámetros como las hipótesis de suavidad asumidas para las funciones del modelo general (6.1).

Teniendo en cuenta estas condiciones, definimos el espacio de parámetros

$$\mathcal{P} = \{(a_1, K_1, K_2, c_1, c_2) \in \mathbb{R}_+^5 : 0 < a_1 < K_1\}, \quad (7.2)$$

y consideramos el vector de parámetros del sistema dado por

$$\mu = (a_1, K_1, K_2, c_1, c_2) \in \mathcal{P}.$$

De manera análoga al modelo (6.1), se verifica que el primer cuadrante $\mathbb{R}_+^2$ es positivamente invariante y que todas las soluciones del sistema (7.1) permanecen acotadas.

7.1. Puntos de equilibrio y estabilidad

7.1.1. Puntos de equilibrio en la frontera

Proposición 7.1.1. *El sistema (7.1) posee cuatro puntos de equilibrio en la frontera del primer cuadrante:*

$$E_0 = (0, 0), \quad E_1 = (a_1, 0), \quad E_2 = (K_1, 0), \quad E_3 = (0, K_2).$$

Su estabilidad viene dada por:

- E_0 es un punto silla.
- E_3 es localmente asintóticamente estable.
- Si $\phi_2(0) = 0$, entonces E_1 es un repulsor y E_2 es un punto silla.
- Si $\phi_2(0) > 0$, entonces:

- Si

$$K_1 < \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

entonces E_1 es un repulsor y E_2 es un punto silla.

- Si

$$K_1 > \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)} \quad y \quad a_1 < \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

entonces E_1 es un repulsor y E_2 es localmente asintóticamente estable.

- Si

$$a_1 > \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

entonces E_1 es un punto silla y E_2 es localmente asintóticamente estable.

Demostración. Existencia de equilibrios. La existencia de los equilibrios se obtiene directamente al restringir el sistema a los ejes coordenados. En efecto, si $y = 0$, entonces

$$\dot{x} = x\kappa_1(x)A_1(x).$$

Por la hipótesis (A.1), la función κ_1 se anula únicamente en $x = K_1$. Además, por (C.1), la función A_1 se anula únicamente en $x = a_1$. Por lo tanto, los ceros sobre el eje x son exactamente $x = 0$, $x = a_1$ y $x = K_1$, lo que da lugar a los equilibrios

$$(0, 0), \quad (a_1, 0), \quad (K_1, 0).$$

Por otro lado, si $x = 0$, entonces

$$\dot{y} = y\kappa_2(y).$$

Nuevamente, por (A.1), la función κ_2 se anula únicamente en $y = K_2$. Luego, los ceros sobre el eje y son exactamente $y = 0$ y $y = K_2$, y por consiguiente existe además el equilibrio

$$(0, K_2).$$

Estabilidad de $E_0 = (0, 0)$. El Jacobiano del sistema (7.1) evaluado en el origen es

$$DY(0, 0) = \begin{pmatrix} \kappa_1(0)A_1(0) & 0 \\ 0 & \kappa_2(0) \end{pmatrix}.$$

Por (A.2), se tiene $\kappa_1(0) > 0$ y $\kappa_2(0) > 0$. Además, por (C.1)–(C.3), la función A_1 es creciente, satisface $A_1(a_1) = 0$ y cumple

$$A_1(0) < 0.$$

Luego,

$$\kappa_1(0)A_1(0) < 0, \quad \kappa_2(0) > 0.$$

Por lo tanto, $DY(0, 0)$ posee un valor propio negativo y uno positivo, y E_0 es un *punto silla*.

Estabilidad de $E_1 = (a_1, 0)$. En $E_1 = (a_1, 0)$ se obtiene

$$DY(a_1, 0) = \begin{pmatrix} a_1\kappa_1(a_1)A_1'(a_1) & -c_1a_1\phi_1(a_1) \\ 0 & \kappa_2(0) - c_2a_1\phi_2(0) \end{pmatrix}.$$

Como $0 < a_1 < K_1$, por (A.2) se tiene $\kappa_1(a_1) > 0$. Además, por (C.2),

$$A_1'(a_1) > 0.$$

En consecuencia,

$$a_1\kappa_1(a_1)A_1'(a_1) > 0.$$

El segundo valor propio está dado por

$$\lambda_2 = \kappa_2(0) - c_2a_1\phi_2(0).$$

Por lo tanto, E_1 es un repulsor si $\lambda_2 > 0$, mientras que es un punto silla si $\lambda_2 < 0$.

Estabilidad de $E_2 = (K_1, 0)$. En $E_2 = (K_1, 0)$ se tiene

$$DY(K_1, 0) = \begin{pmatrix} K_1\kappa_1'(K_1)A_1(K_1) & -c_1K_1\phi_1(K_1) \\ 0 & \kappa_2(0) - c_2K_1\phi_2(0) \end{pmatrix}.$$

Por (A.1)–(A.3), K_1 es una raíz simple de κ_1 , con

$$\kappa_1(x) > 0 \quad \text{si } 0 < x < K_1, \quad \kappa_1(x) < 0 \quad \text{si } x > K_1.$$

Luego,

$$\kappa'_1(K_1) < 0.$$

Además, como $a_1 < K_1$ y A_1 es creciente con $A_1(a_1) = 0$, se obtiene

$$A_1(K_1) > 0.$$

Por consiguiente,

$$K_1\kappa'_1(K_1)A_1(K_1) < 0.$$

El segundo valor propio está dado por

$$\lambda_2 = \kappa_2(0) - c_2K_1\phi_2(0).$$

Así, E_2 es localmente asintóticamente estable si $\lambda_2 < 0$ y es un punto silla si $\lambda_2 > 0$.

Estabilidad de $E_3 = (0, K_2)$. Finalmente, en $E_3 = (0, K_2)$ se obtiene

$$DY(0, K_2) = \begin{pmatrix} \kappa_1(0)A_1(0) - c_1K_2\phi_1(0) & 0 \\ -c_2K_2\phi_2(K_2) & K_2\kappa'_2(K_2) \end{pmatrix}.$$

Ya se ha visto que $\kappa_1(0)A_1(0) < 0$. Además, por (B.1) se tiene $\phi_1(0) \geq 0$, y como $c_1 > 0$ y $K_2 > 0$,

$$\kappa_1(0)A_1(0) - c_1K_2\phi_1(0) < 0.$$

Por otra parte, por (A.1)–(A.3), K_2 es una raíz simple de κ_2 y se cumple

$$\kappa'_2(K_2) < 0.$$

Luego,

$$K_2\kappa'_2(K_2) < 0.$$

Así, ambos valores propios son negativos y E_3 es localmente asintóticamente estable.

Finalmente, si $\phi_2(0) = 0$, entonces

$$\kappa_2(0) - c_2a_1\phi_2(0) = \kappa_2(0) > 0, \quad \kappa_2(0) - c_2K_1\phi_2(0) = \kappa_2(0) > 0.$$

Por consiguiente, E_1 es un repulsor y E_2 es un punto silla.

Si $\phi_2(0) > 0$, la clasificación anterior se obtiene comparando a_1 y K_1 con el umbral

$$\frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)}.$$

□

Se observa que la dinámica sobre la frontera del primer cuadrante está determinada por la posición relativa de los parámetros a_1 y K_1 respecto del umbral crítico

$$\frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)}.$$

En particular, cuando

$$K_1 > \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

el equilibrio $(K_1, 0)$ se vuelve localmente asintóticamente estable. Nótese que el valor de dicho umbral disminuye al aumentar la intensidad de la competencia interespecífica ejercida por la especie 1 sobre la especie 2, representada por el parámetro c_2 . En consecuencia, un incremento de c_2 favorece la estabilidad del estado $(K_1, 0)$, en el cual la especie 1 persiste en ausencia de la especie 2. Desde un punto de vista ecológico, esto indica que una competencia suficientemente intensa sobre la especie 2 puede favorecer el establecimiento de la especie afectada por el efecto Allee.

7.1.2. Equilibrios interiores

Para la obtención de los equilibrios interiores consideramos $x, y > 0$. En este caso, las nulclinas no triviales del sistema (7.1) vienen dadas por

$$C_1 = \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : y = g_1(x) = \frac{\kappa_1(x)A_1(x)}{c_1\phi_1(x)}, a_1 \leq x \leq K_1 \right\}, \quad (7.3)$$

y

$$C_2 = \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x = g_2(y) = \frac{\kappa_2(y)}{c_2\phi_2(y)}, 0 \leq y \leq K_2 \right\}. \quad (7.4)$$

Observación 7.1.1. *Las funciones g_1 y g_2 están bien definidas en los intervalos (a_1, K_1) y $(0, K_2)$, respectivamente, ya que por (B.1) se tiene $\phi_i(z) > 0$ para todo $z > 0$, $i = 1, 2$. Además, como κ_i , A_1 y ϕ_i son de clase C^2 en $(0, \infty)$, se concluye que g_1 y g_2 también son de clase C^2 en dichos intervalos.*

Además, para simplificar el análisis geométrico del sistema, supondremos que las funciones que describen las nulclinas interiores satisfacen

$$g_1''(x) < 0, \quad (7.5)$$

$$g_2'(y) < 0, \quad g_2''(y) \geq 0. \quad (7.6)$$

Estas hipótesis permiten describir de manera más clara las posibles configuraciones de intersección entre las nulclinas.

De esta manera, los equilibrios interiores del sistema corresponden a los puntos de intersección entre C_1 y C_2 , es decir,

$$C_1 \cap C_2.$$

En lo que sigue, salvo que se indique lo contrario, asumiremos $\phi_2(0) \neq 0$. Bajo esta hipótesis, introducimos el umbral

$$x_c(c_2) := \frac{\kappa_2(0)}{c_2 \phi_2(0)}. \quad (7.7)$$

Este umbral representa el nivel de densidad de la especie x necesario para compensar la capacidad de crecimiento inicial de la especie y . Nótese que x_c depende inversamente de la intensidad de la competencia ejercida por la especie x sobre la especie y , representada por el parámetro c_2 . En particular, al aumentar c_2 , el valor de x_c disminuye.

Por lo tanto, la posición relativa de los parámetros a_1 y K_1 respecto de $x_c(c_2)$ determina la estabilidad de los equilibrios de frontera y, como se verá más adelante, influye de manera decisiva en la existencia de equilibrios interiores. Desde esta perspectiva, se puede comparar la intensidad de la competencia sobre la especie y , la capacidad de carga K_1 y el umbral de efecto Allee a_1 de la especie x .

Recordemos que, como

$$\frac{\partial G_1}{\partial y} = x \phi_1(y) < 0, \quad \frac{\partial G_2}{\partial x} = y \phi_2(x) < 0 \quad \text{en } \mathbb{R}_+^2. \quad (7.8)$$

el sistema (7.1) es competitivo planar. Por lo tanto, es monótono respecto del orden parcial $\leq_K$ definido en la Sección 3.1. En particular:

- El sistema no admite órbitas periódicas positivas,
- el ω -límite de toda trayectoria acotada consiste únicamente en equilibrios,
- la variedad estable de un punto silla no contiene puntos estrictamente ordenados por $\ll_K$, es decir, las desigualdades en la definición de $\leq_K$ son estrictas.
- y los conjuntos $Q_2(E)$ y $Q_4(E)$ definidos en (6.8) son positivamente invariantes.

Proposición 7.1.2. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$a_1 > x_c(c_2).$$

Entonces el sistema no posee equilibrios interiores.

Demostración. Por definición del umbral (7.7),

$$g_2(0) = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)} = x_c(c_2).$$

Además, por la hipótesis (7.6), la función g_2 es estrictamente decreciente. Por lo tanto,

$$g_2(y) < x_c(c_2) \quad \text{para todo } y > 0.$$

Si

$$a_1 > x_c(c_2),$$

entonces

$$g_2(y) < a_1 \quad \text{para todo } y \in (0, K_2].$$

En consecuencia, la nulclina C_2 queda completamente contenida en la región $\{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : x < a_1\}$.

Por otra parte, la nulclina C_1 está definida únicamente para $x \in [a_1, K_1]$. Por lo tanto, las curvas C_1 y C_2 no pueden intersectarse en el interior del primer cuadrante, es decir,

$$C_1 \cap C_2 = \emptyset.$$

Dado que los equilibrios interiores corresponden exactamente a los puntos de intersección entre las nulclinas, concluimos que el sistema no posee equilibrios interiores. $\square$

Teorema 7.1.1. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$a_1 > x_c(c_2),$$

entonces la variedad estable del punto silla $(a_1, 0)$ divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes R_1 y R_2 correspondientes a la cuenca de atracción de $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$ respectivamente. Además sus fronteras están dadas por

- $\partial R_1 = \{y = 0, x \geq a_1\} \cup W^s(a_1, 0),$
- $\partial R_2 = \{x = 0, y \geq 0\} \cup \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup W^s(a_1, 0).$

Demostración. Dado que $a_1 > x_c(c_2)$, por la Proposición 7.1.2, el sistema no posee equilibrios interiores. Además, por la Proposición 7.1.1, los únicos equilibrios del sistema son $(0, 0)$, $(a_1, 0)$, $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, donde $(a_1, 0)$ es un punto silla, mientras que $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$ son localmente asintóticamente estables.

Dado que en sistemas competitivos planares dos puntos distintos de la variedad estable de un punto silla no pueden estar estrictamente ordenados respecto al orden inducido por $\leq_K$, se sigue que $W^s(a_1, 0)$ puede escribirse como el gráfico de una función creciente y está contenida en $Q_1 \cup Q_3$ respecto de $(a_1, 0)$, donde Q_1 y Q_3 están definidos en (6.8).

Supongamos que $W^s(a_1, 0)$ posee un extremo en un punto $(x_0, y_0) \in \text{int}(\mathbb{R}_+^2)$. Como el sistema no posee equilibrios interiores, dicho punto no es un estado estacionario por tanto la órbita que pasa por (x_0, y_0) puede prolongarse para tiempos negativos, lo que permite extender la variedad estable más allá de (x_0, y_0) . Esto contradice que se trate de un extremo. Por lo tanto, $W^s(a_1, 0)$ no tiene extremos en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ y, en consecuencia, es no acotada.

Como $W^s(a_1, 0)$ es una curva no acotada e invariante, divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones conexas positivamente invariantes, que denotaremos por R_1 y R_2 a la región que contienen a $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$ respectivamente.

Sea ahora $(x_0, y_0) \in R_1$. Como R_1 es positivamente invariante, la órbita positiva de (x_0, y_0) permanece en R_1 para todo $t \geq 0$. Además, no puede converger a $(a_1, 0)$, pues dicho equilibrio atrae únicamente a los puntos de su variedad estable. Por otra parte, como no existen equilibrios interiores ni órbitas periódicas en sistemas competitivos planares, el teorema de Poincaré–Bendixson implica que toda órbita acotada converge a un equilibrio. El único equilibrio estable contenido en el cierre de R_1 es $(K_1, 0)$, luego

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (K_1, 0).$$

Por consiguiente, R_1 es la cuenca de atracción de $(K_1, 0)$.

De manera análoga, si $(x_0, y_0) \in R_2$, el único equilibrio estable contenido en el cierre de R_2 es $(0, K_2)$. Por lo tanto,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (0, K_2),$$

y R_2 coincide con la cuenca de atracción de $(0, K_2)$.

Finalmente, las expresiones de ∂R_1 y ∂R_2 se obtienen observando que los ejes coordenados son invariantes y que $W^s(a_1, 0)$ intersecta el eje x en el punto silla $(a_1, 0)$, separando las regiones asociadas a los atractores $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$. $\square$

Este resultado pone de manifiesto el balance entre el efecto Allee que afecta a la especie 1 y la presión competitiva que esta ejerce sobre la especie 2. La condición

$$a_1 > x_c(c_2)$$

indica que la competencia sobre la especie 2 es suficientemente intensa para compensar la desventaja asociada al efecto Allee. En consecuencia, aunque la especie 1 esté sujeta a un umbral de establecimiento, existen condiciones iniciales para las cuales esta persiste y la especie 2 es excluida del sistema.

Observación 7.1.2. *En lo que sigue asumiremos que toda intersección entre las nulclinas interiores $\mathcal{C}_1$ y $\mathcal{C}_2$ es transversal. Es decir, si $E = (x^*, y^*) \in \mathcal{C}_1 \cap \mathcal{C}_2$, entonces*

$$g'_1(x^*)g'_2(y^*) \neq 1.$$

Proposición 7.1.3. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$a_1 < x_c < K_1.$$

Entonces el sistema posee un único equilibrio interior $E_1 = (x_1, y_1)$, el cual es un punto silla.

Demostración. Dadas $\mathcal{C}_1$ y $\mathcal{C}_2$ las nulclinas interiores, por hipótesis g_2 es continua y estrictamente monótona en $[0, K_2]$. Además,

$$g_2(0) = x_c, \quad g_2(K_2) = 0.$$

Por lo tanto,

$$g_2([0, K_2]) = [0, x_c],$$

y en consecuencia g_2 es biyectiva entre $[0, K_2]$ y $[0, x_c]$. Denotando por

$$f := g_2^{-1} : [0, x_c] \rightarrow [0, K_2],$$

su función inversa, la nulclina $\mathcal{C}_2$ puede escribirse como

$$\mathcal{C}_2 = \{(x, f(x)) : x \in [0, x_c]\}.$$

Como $g_2 \in C^2((0, K_2))$ es estrictamente decreciente y satisface $g_2'' \geq 0$, la función inversa $f = g_2^{-1}$ es convexa en $(0, x_c)$.

Para $x \in [a_1, x_c]$ definimos

$$h(x) := g_1(x) - f(x).$$

La función h es continua en $[a_1, x_c]$.

Además,

$$h(a_1) = g_1(a_1) - f(a_1) = -f(a_1) < 0,$$

ya que $f(a_1) > 0$.

Por otra parte,

$$h(x_c) = g_1(x_c) - f(x_c) = g_1(x_c),$$

y como $a_1 < x_c < K_1$, se sigue de (C.1)–(C.3) que

$$g_1(x_c) > 0.$$

Por lo tanto,

$$h(x_c) > 0.$$

Finalmente, para estudiar la estabilidad del equilibrio interior $E_1 = (x_1, y_1)$, consideramos la matriz Jacobiana del sistema evaluada en dicho punto:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

donde

$$b = -c_1 x_1 \phi_1(x_1) < 0, \quad c = -c_2 y_1 \phi_2(y_1) < 0,$$

pues $c_1, c_2 > 0$, $x_1, y_1 > 0$ y, por (B.1), $\phi_i(z) > 0$ para todo $z > 0$.

El polinomio característico de $J(E_1)$ es

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc),$$

con valores propios

$$\lambda_{\pm} = \frac{a + d \pm \sqrt{\Delta}}{2}, \quad \lambda_- < \lambda_+,$$

donde

$$\Delta = (a + d)^2 - 4(ad - bc) = (a - d)^2 + 4bc.$$

Los valores propios $\lambda_{\pm}$ son siempre reales. Más aún, si $ad - bc < 0$, se cumple $\lambda_+ > 0$ y $\lambda_- < 0$, independientemente del signo de $a + d$, en ese caso, el equilibrio interior sería

un punto silla. En cambio si $ad - bc > 0$, el equilibrio (x_i, y_i) es repulsor si $a + d > 0$, y localmente asintóticamente estable si $a + d < 0$.

Por otro lado,

$$ad - bc = bc(g'_1(x_1)g'_2(y_1) - 1) = bc H'(x_1),$$

donde $H(x) = g_2(g_1(x)) - x$. Notemos que $H(a_1) = g_2(0) - a_1 = x_c - a_1 > 0$ y $H(K_1) = g_2(0) - K_1 = x_c - K_1 < 0$. Como x_1 es el único punto tal que $H(x_1) = 0$ (pues solo hay un equilibrio interior), entonces por continuidad de H y considerando además que E_1 es una intersección transversal entre las nulclinas se tendrá que $H'(x_1) < 0$, por ende $ad - bc < 0$, concluyendo que E_1 es un punto silla. $\square$

Teorema 7.1.2. *Si*

$$a_1 < x_c < K_1,$$

entonces la variedad estable del equilibrio interior E_1 , es decir, $W^s(E_1)$, divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes R_1 y R_2 , correspondientes a las cuencas de atracción de $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, respectivamente.

Además, las fronteras de estas regiones están dadas por

- $\partial R_1 = \{y = 0, x \geq a_1\} \cup W^s(E_1),$
- $\partial R_2 = \{x = 0, y \geq 0\} \cup \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup W^s(E_1).$

Demostración. Por la Proposición 7.1.3, el sistema posee un único equilibrio interior E_1 , el cual es un punto silla. Además, los únicos equilibrios localmente asintóticamente estables son $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$.

Dado que en sistemas competitivos planares puntos distintos de la variedad estable de un punto silla no pueden estar estrictamente ordenados respecto a $\leq_K$, se sigue que $W^s(E_1)$ puede escribirse como el gráfico de una función creciente y está contenida en $Q_1(E_1) \cup Q_3(E_1)$.

Consideremos las dos ramas de $W^s(E_1) \setminus \{E_1\}$. Supongamos que una de ellas posee un extremo en un punto

$$(x_0, y_0) \in \text{int}(\mathbb{R}_+^2).$$

Como E_1 es el único equilibrio interior del sistema, dicho punto no es un estado estacionario. Además, dado que el campo vectorial es de clase C^1 , el sistema genera un

flujo local invertible. En particular, la órbita que contiene a $(x(0), y(0))$ puede prolongarse puede prolongarse para $t < 0$, es decir, $W^s(a_1, 0)$ puede extenderse más allá de $(x(0), y(0))$. Esto contradice que (x_0, y_0) sea un extremo.

Por lo tanto, ninguna rama de $W^s(E_1) \setminus \{E_1\}$ puede terminar en el interior de $\mathbb{R}_+^2$. En consecuencia, sus posibles extremos solo pueden encontrarse en la frontera de $\mathbb{R}_+^2$ o bien al infinito.

Además, como $(a_1, 0)$ es un repulsor y $Q_2(a_1, 0)$ es positivamente invariante, la rama de $W^s(E_1)$ que se dirige hacia el borde inferior no puede atravesar dicha región. Por consiguiente, esta rama alcanza la frontera del primer cuadrante en el eje x , separando las regiones asociadas a los atractores $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$.

Por lo tanto, $W^s(E_1)$ divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes R_1 y R_2 , con

$$(K_1, 0) \in R_1, \quad (0, K_2) \in R_2.$$

Finalmente, como no existen otros equilibrios interiores ni órbitas periódicas en sistemas competitivos planares, el teorema de Poincaré–Bendixson implica que toda órbita acotada converge a un equilibrio. Dado que E_1 es un punto silla y $W^s(E_1)$ constituye su conjunto estable, se concluye que toda órbita con condición inicial en R_1 converge a $(K_1, 0)$, mientras que toda órbita con condición inicial en R_2 converge a $(0, K_2)$. Por consiguiente, R_1 y R_2 son las cuencas de atracción de $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$, respectivamente.

La descripción de las fronteras ∂R_1 y ∂R_2 se obtiene directamente de la disposición geométrica de la variedad estable $W^s(E_1)$ y de la invariancia positiva de los ejes coordenados. $\square$

Este resultado indica que, aunque el umbral de efecto Allee a_1 se sitúe por debajo de x_c , mientras la capacidad de carga K_1 permanezca por sobre él, la dinámica global del sistema no cambia de manera cualitativa. En particular, la aparición de un solo equilibrio interior no permite la coexistencia a largo plazo, y las soluciones convergen hacia estados de exclusión competitiva.

El siguiente resultado proporciona una condición sencilla y verificable que garantiza la aparición de equilibrios interiores.

Proposición 7.1.4. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$K_1 < x_c \text{ o } \phi_2(0) = 0.$$

Entonces se verifica lo siguiente:

- Si $K_2 \leq g_1(\hat{x})$, donde $g_1(\hat{x})$ es el valor máximo de la curva C_1 , entonces existen exactamente dos equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, que satisfacen

$$x_1 < x_2 \quad y \quad y_1 < y_2.$$

Demostración. Bajo las hipótesis $K_1 < x_c$ o $\phi_2(0) = 0$, la función g_2 está bien definida en $(0, K_2)$ y es estrictamente decreciente. Además, g_1 es estrictamente cóncava y posee un único máximo en $x = \hat{x}$.

Dada la función

$$H(x) = g_2(g_1(x)) - x, \quad x \in (a_1, K_1).$$

Los equilibrios interiores del sistema corresponden exactamente a las raíces de H .

Como $g_1(a_1) = g_1(K_1) = 0$, se tiene

$$H(a_1) = g_2(0) - a_1 = x_c - a_1,$$

y

$$H(K_1) = g_2(0) - K_1 = x_c - K_1.$$

Por hipótesis,

$$H(a_1) > 0, \quad H(K_1) > 0.$$

Por otra parte, la condición

$$K_2 \leq g_1(\hat{x})$$

implica que existe $x^* \in (a_1, K_1)$ tal que

$$g_1(x^*) = K_2.$$

En consecuencia,

$$H(x^*) = g_2(K_2) - x^* = -x^* < 0.$$

Por continuidad de H , existen

$$x_1 \in (a_1, x^*), \quad x_2 \in (x^*, K_1),$$

tales que

$$H(x_1) = H(x_2) = 0.$$

Por lo tanto, existen al menos dos equilibrios interiores.

Resta probar que no pueden existir más de dos. Como g_1 es estrictamente cóncava y g_2 es decreciente y convexa, la función $g_2 \circ g_1$ es estrictamente convexa. Por consiguiente,

$$H(x) = g_2(g_1(x)) - x$$

es estrictamente convexa en (a_1, K_1) .

Si H tuviera tres raíces distintas

$$r_1 < r_2 < r_3,$$

el teorema de Rolle implicaría la existencia de dos puntos distintos $\xi_1 \in (r_1, r_2)$ y $\xi_2 \in (r_2, r_3)$ tales que

$$H'(\xi_1) = H'(\xi_2) = 0.$$

Aplicando nuevamente Rolle a H' , existiría

$$\eta \in (\xi_1, \xi_2)$$

tal que

$$H''(\eta) = 0,$$

lo cual contradice la convexidad estricta de H .

Por lo tanto, H posee exactamente dos raíces, y en consecuencia el sistema tiene exactamente dos equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, con $x_1 < x_2$. Como g_2 es estrictamente decreciente, se sigue además que $y_1 < y_2$. $\square$

En este caso aparecen dos equilibrios interiores, lo que plantea la posibilidad de un cambio cualitativo en la dinámica global del sistema. En particular, resulta natural preguntarse si alguno de estos equilibrios puede ser localmente asintóticamente estable y, por ende, permitir la coexistencia entre ambas especies. Los resultados que siguen abordan aquello.

Teorema 7.1.3. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$K_1 < x_c \quad \text{o bien} \quad \phi_2(0) = 0.$$

Entonces se verifica lo siguiente:

a) Si el sistema no posee equilibrios interiores, entonces toda solución $(x(t), y(t))$ con condición inicial $(x(0), y(0)) \in \mathbb{R}_+^2$ satisface

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (0, K_2).$$

b) Si el sistema posee exactamente dos equilibrios interiores $E_i = (x_i, y_i)$, $i = 1, 2$, tales que

$$x_1 < x_2 \quad y \quad y_1 < y_2,$$

entonces E_1 es un punto silla y E_2 es localmente asintóticamente estable.

Demostración. Primero probaremos el ítem a). Supongamos que el sistema no posee equilibrios interiores. Consideremos una solución con condición inicial

$$(x(0), y(0)) \in \mathbb{R}_+^2.$$

Por la invariancia positiva y la acotación de las soluciones, su conjunto ω -límite es no vacío, compacto, conexo e invariante.

Los únicos equilibrios sobre la frontera son

$$(0, 0), \quad (a_1, 0), \quad (K_1, 0), \quad (0, K_2).$$

Además, por el criterio de no existencia de órbitas periódicas para (7.1), todo conjunto ω -límite de una solución interior debe reducirse a un equilibrio.

Veamos ahora cuál de los equilibrios de frontera puede atraer una órbita interior. Los puntos $(0, 0)$ y $(a_1, 0)$ no pueden ser límite de una solución interior, pues sus variedades estables están contenidas en los ejes coordenados.

Resta descartar el equilibrio $(K_1, 0)$. La dinámica transversal al eje x cerca de $(K_1, 0)$ está determinada por el crecimiento de la segunda especie cuando y es pequeño. Si $K_1 < x_c$, entonces

$$\kappa_2(0) - c_2\phi_2(0)K_1 > 0,$$

por lo que la especie y puede invadir el equilibrio $(K_1, 0)$. En consecuencia, $(K_1, 0)$ no puede atraer soluciones interiores.

Por otra parte, si $\phi_2(0) = 0$, entonces

$$\kappa_2(0) - c_2\phi_2(0)K_1 = \kappa_2(0) > 0,$$

y nuevamente $(K_1, 0)$ es repulsor en la dirección interior del plano.

Por lo tanto, el único equilibrio de frontera que puede ser el ω -límite de una solución interior es $(0, K_2)$. Se concluye que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t), y(t)) = (0, K_2).$$

Probemos ahora el ítem b). Supongamos que el sistema posee exactamente dos equilibrios interiores

$$E_i = (x_i, y_i), \quad i = 1, 2,$$

con

$$x_1 < x_2, \quad y_1 < y_2.$$

Sea

$$H(x) = g_2(g_1(x)) - x.$$

Los equilibrios interiores corresponden precisamente a las raíces de H . Además, si $E = (x, y)$ es un equilibrio interior, entonces

$$\det J(E) = ad - bc = bc H'(x),$$

donde

$$b = -c_1 x \phi_1(x) < 0, \quad c = -c_2 y \phi_2(y) < 0.$$

Por tanto,

$$bc > 0,$$

y el signo de $\det J(E)$ coincide con el signo de $H'(x)$.

Si $K_1 < x_c$, entonces

$$H(a_1) = g_2(g_1(a_1)) - a_1 = g_2(0) - a_1 = x_c - a_1 > 0,$$

y

$$H(K_1) = g_2(g_1(K_1)) - K_1 = g_2(0) - K_1 = x_c - K_1 > 0.$$

Como H tiene exactamente dos raíces $x_1 < x_2$ en (a_1, K_1) , y las intersecciones son transversales, se tiene

$$H'(x_1) < 0, \quad H'(x_2) > 0.$$

En el caso $\phi_2(0) = 0$, aunque x_c no está definido, se tiene que $g_2(y) \rightarrow +\infty$ cuando $y \rightarrow 0^+$. Como

$$g_1(a_1) = g_1(K_1) = 0,$$

se obtiene que $H(x) > 0$ para x suficientemente cercano a a_1 y a K_1 . Nuevamente, al existir exactamente dos raíces transversales $x_1 < x_2$, necesariamente

$$H'(x_1) < 0, \quad H'(x_2) > 0.$$

Así,

$$\det J(E_1) < 0,$$

por lo que E_1 es un punto silla.

Para E_2 , en cambio,

$$\det J(E_2) > 0.$$

Más aún, como

$$H'(x_2) = g'_2(y_2)g'_1(x_2) - 1 > 0,$$

se deduce que

$$g'_2(y_2)g'_1(x_2) > 1.$$

Puesto que $g'_2(y_2) < 0$, necesariamente

$$g'_1(x_2) < 0.$$

Por tanto,

$$a = c_1 x_2 \phi_1(x_2) g'_1(x_2) < 0, \quad d = c_2 y_2 \phi_2(y_2) g'_2(y_2) < 0.$$

Luego

$$\operatorname{tr} J(E_2) = a + d < 0, \quad \det J(E_2) > 0.$$

Se concluye que E_2 es localmente asintóticamente estable. □

Corolario 7.1.1. *Suponga que*

$$K_1 < x_c \quad \text{o bien} \quad \phi_2(0) = 0,$$

y que el sistema posee exactamente dos equilibrios interiores

$$E_1 = (x_1, y_1), \quad E_2 = (x_2, y_2),$$

con

$$x_1 < x_2, \quad y_1 < y_2.$$

Entonces la variedad estable global $W^s(E_1)$ divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes R_1 y R_2 , correspondientes a las cuencas de atracción de $(0, K_2)$ y E_2 , respectivamente.

Además, las fronteras de estas regiones están dadas por

- $\partial R_1 = \{x = 0, y \geq 0\} \cup \{y = 0, 0 \leq x \leq a_1\} \cup W^s(E_1)$,
- $\partial R_2 = \{y = 0, x \geq a_1\} \cup W^s(E_1)$.

Demostración. Por el Teorema 7.1.3(b), el sistema posee exactamente dos equilibrios interiores E_1 y E_2 , con

$$x_1 < x_2, \quad y_1 < y_2,$$

donde E_1 es un punto silla y E_2 es localmente asintóticamente estable.

Además, como en la demostración del Teorema 7.1.2, la variedad estable $W^s(E_1)$ es la gráfica de una función creciente contenida en $Q_1(E_1) \cup Q_3(E_1)$, la cual no posee extremos en el interior de $\mathbb{R}_+^2$. En consecuencia, $W^s(E_1)$ es no acotada y divide $\mathbb{R}_+^2$ en dos regiones positivamente invariantes R_1 y R_2 .

Como E_1 es un punto silla, ninguna órbita con condición inicial en $\mathbb{R}_+^2 \setminus W^s(E_1)$ puede converger a E_1 . Además, los únicos atractores del sistema son $(0, K_2)$ y E_2 . Por lo tanto, una de las regiones contiene a $(0, K_2)$ y la otra a E_2 . Sin pérdida de generalidad, suponemos que

$$(0, K_2) \in R_1, \quad E_2 \in R_2.$$

Finalmente, por el teorema de Poincaré–Bendixson, toda órbita acotada contenida en R_1 converge a $(0, K_2)$, mientras que toda órbita acotada contenida en R_2 converge a E_2 . En consecuencia, R_1 y R_2 son precisamente las cuencas de atracción de $(0, K_2)$ y E_2 , respectivamente.

La descripción de las fronteras ∂R_1 y ∂R_2 se obtiene directamente de la disposición geométrica de $W^s(E_1)$ y de la invariancia positiva de los ejes coordenados. $\square$

7.2. Análisis de bifurcaciones

Una vez caracterizadas las dinámicas asociadas a cada posible número de equilibrios interiores, es posible construir una descripción cualitativa del diagrama de bifurcación del sistema en términos de los parámetros a_1 , K_1 y c_2 , junto con los retratos de fase correspondientes a cada región del espacio de parámetros. Esto permite visualizar cómo variaciones en la intensidad de la competencia y en el umbral asociado al efecto Allee modifican la estructura de los equilibrios y, en consecuencia, la dinámica global del sistema.

Con este objetivo, se presenta a continuación un resultado que identifica las bifurcaciones que organizan las distintas configuraciones dinámicas del modelo.

Teorema 7.2.1. *Considérese el sistema (7.1) y sea $x_c(c_2)$ definido en (7.7).*

Entonces se cumple lo siguiente:

- (a) *Si $a_1 = x_c$, el sistema presenta una bifurcación **transcrítica** en el equilibrio $(a_1, 0)$.*
- (b) *Si $K_1 = x_c$, el sistema presenta una bifurcación **transcrítica** en el equilibrio $(K_1, 0)$.*

Demostración. Demostraremos el inciso (a). El inciso (b) se obtiene de manera completamente análoga. Probaremos que se satisfacen las condiciones de una bifurcación transcrítica generica dadas en el Teorema 2.2.2.

Tomamos c_2 como parámetro de bifurcación y definimos

$$\mu = c_2 - c_2^*, \quad c_2^* = \frac{\kappa_2(0)}{a_1 \phi_2(0)}.$$

En $(a_1, 0)$ y $\mu = 0$, el Jacobiano es

$$DY(a_1, 0; c_2^*) = \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

donde

$$a = a_1 \kappa_1(a_1) A'_1(a_1) > 0, \quad b = -c_1 a_1 \phi_1(a_1) < 0.$$

Por tanto, un vector propio asociado al valor propio nulo y un vector propio izquierdo correspondiente son

$$v = \left(-\frac{b}{a}, 1 \right), \quad w = (0, 1).$$

Además,

$$D_\mu Y(a_1, 0; c_2^*) = \begin{pmatrix} 0 \\ -a_1 \cdot 0 \cdot \phi_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

luego

$$w^\top D_\mu Y(a_1, 0; c_2^*) = 0.$$

Esto verifica (T.2).

Ahora,

$$D_\mu Y(x, y; c_2) = \begin{pmatrix} 0 \\ -xy\phi_2(y) \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto,

$$D_{z\mu}^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v] = \begin{pmatrix} 0 \\ -a_1\phi_2(0) \end{pmatrix},$$

donde $z = (x, y)$. Así,

$$w^\top D_{z\mu}^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v] = -a_1\phi_2(0) \neq 0,$$

pues $a_1 > 0$ y $\phi_2(0) > 0$. Esto verifica $(T.3)$.

Finalmente, para verificar $(T.4)$, observamos que basta calcular la segunda componente, ya que $w = (0, 1)$. Como

$$Y_2(x, y, c_2) = y(\kappa_2(y) - c_2\phi_2(y)x),$$

se obtiene

$$\frac{\partial^2 Y_2}{\partial x^2}(a_1, 0; c_2^*) = 0,$$

$$\frac{\partial^2 Y_2}{\partial x \partial y}(a_1, 0; c_2^*) = -c_2^*\phi_2(0),$$

y

$$\frac{\partial^2 Y_2}{\partial y^2}(a_1, 0; c_2^*) = 2(\kappa_2'(0) - c_2^*a_1\phi_2'(0)).$$

Por lo tanto,

$$w^\top D_z^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v, v] = -\frac{2c_1c_2^*\phi_1(a_1)\phi_2(0)}{\kappa_1(a_1)A_1'(a_1)} + 2(\kappa_2'(0) - c_2^*a_1\phi_2'(0)).$$

Usando que

$$c_2^*a_1 = \frac{\kappa_2(0)}{\phi_2(0)},$$

y la definición de g_2 ,

$$g_2(y) = \frac{\kappa_2(y)}{c_2^*\phi_2(y)},$$

se obtiene

$$\kappa_2'(0) - c_2^*a_1\phi_2'(0) = c_2^*\phi_2(0)g_2'(0).$$

En consecuencia,

$$w^\top D_z^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v, v] = -\frac{2c_1c_2^*\phi_1(a_1)\phi_2(0)}{\kappa_1(a_1)A_1'(a_1)} + 2c_2^*\phi_2(0)g_2'(0).$$

Como

$$c_1, c_2^*, \phi_1(a_1), \phi_2(0), \kappa_1(a_1), A_1'(a_1) > 0$$

y, por la hipótesis (7.6),

$$g_2'(0) < 0,$$

ambos términos son negativos. Por lo tanto,

$$w^\top D_z^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v, v] < 0,$$

y en particular

$$w^\top D_z^2 Y(a_1, 0; c_2^*)[v, v] \neq 0.$$

Así, se verifica (T.4).

En consecuencia, por el Teorema 2.2.2, el sistema presenta una bifurcación transcítica en $(a_1, 0)$.

El caso $K_1 = x_c(c_2)$ se demuestra de manera completamente análoga, tomando

$$c_2^* = \frac{\kappa_2(0)}{K_1 \phi_2(0)},$$

y considerando el equilibrio de borde $(K_1, 0)$.

□

Teorema 7.2.2 (Bifurcación Fold). *Considérese el sistema (7.1), donde*

$$\mu = (a_1, K_1, K_2, c_1, c_2) \in \mathcal{P}$$

es el vector de parámetros.

Sean $\mu^ \in \mathcal{P}$ tal que $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$ corresponde a un equilibrio interior dado por una tangencia entre C_1 y C_2 , es decir, se cumple*

$$y^* = g_1(x^*; \mu^*) \quad g_2(y^*; \mu^*) - x^* = 0, \quad g_2'(y^*; \mu^*) g_1'(x^*; \mu^*) = 1.$$

Supóngase además que se cumple la siguiente condición.

(Transversalidad respecto de un parámetro)

$$\left. \frac{\partial}{\partial a_1} (A_1(x; \mu)) \right|_{(x, \mu) = (x^*, \mu^*)} \neq 0.$$

*Entonces el sistema (7.1) presenta una bifurcación local de tipo **Fold genérica** en (x^*, y^*, μ^*) .*

Demostración. Sea $(x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$ y $\mu^* \in \mathcal{P}$ tales que

$$y^* = g_1(x^*; \mu^*), \quad g_2(y^*; \mu^*) - x^* = 0,$$

y supongamos además que

$$g_2'(y^*; \mu^*)g_1'(x^*; \mu^*) = 1.$$

Entonces (x^*, y^*) es un equilibrio interior del sistema (7.1). Más aún, como la condición anterior corresponde a la tangencia entre las nulclinas C_1 y C_2 , se tiene

$$\det DY(x^*, y^*; \mu^*) = 0.$$

Por otra parte, si

$$DY(x^*, y^*; \mu^*) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

entonces

$$a = c_1 x^* \phi_1(x^*) g_1'(x^*), \quad d = c_2 y^* \phi_2(y^*) g_2'(y^*).$$

La tangencia entre las nulclinas cumple $g_1(x^*) < 0$ dada la concavidad de g_1 y convexidad de g_2 . Por tanto,

$$g_1'(x^*; \mu^*) < 0.$$

Además, por (7.6),

$$g_2'(y^*; \mu^*) < 0.$$

Como

$$c_1, c_2, x^*, y^*, \phi_1(x^*), \phi_2(y^*) > 0,$$

se concluye que

$$a < 0, \quad d < 0.$$

Luego

$$\text{tr } DY(x^*, y^*; \mu^*) = a + d < 0.$$

En consecuencia, dado que

$$\det DY(x^*, y^*; \mu^*) = 0,$$

el Jacobiano posee un valor propio simple $\lambda = 0$ y el otro valor propio está dado por

$$\lambda = \text{tr } DY(x^*, y^*; \mu^*) < 0.$$

Por lo tanto, se verifica (F.1).

Consideremos la ecuación escalar

$$H(x; \mu) = g_2(g_1(x; \mu); \mu) - x.$$

Los equilibrios interiores corresponden exactamente a las raíces de H . En particular,

$$H(x^*; \mu^*) = 0.$$

Además,

$$\frac{\partial H}{\partial x}(x; \mu) = g_2'(g_1(x; \mu); \mu)g_1'(x; \mu) - 1.$$

Por la condición de tangencia,

$$\frac{\partial H}{\partial x}(x^*; \mu^*) = 0.$$

La condición de no degeneración para la Fold se expresa, en esta formulación escalar, como

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) \neq 0.$$

Derivando nuevamente respecto de x , con μ fijo, se obtiene

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x; \mu) = g_2''(g_1(x; \mu); \mu)(g_1'(x; \mu))^2 + g_2'(g_1(x; \mu); \mu)g_1''(x; \mu).$$

Evalutando en (x^*, μ^*) y usando $y^* = g_1(x^*; \mu^*)$, resulta

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) = g_2''(y^*; \mu^*)(g_1'(x^*; \mu^*))^2 + g_2'(y^*; \mu^*)g_1''(x^*; \mu^*).$$

Como g_2 es convexa, $g_2''(y^*; \mu^*) \geq 0$. Además, por la concavidad estricta de g_1 ,

$$g_1''(x^*; \mu^*) < 0,$$

y por la monotonía decreciente de g_2 ,

$$g_2'(y^*; \mu^*) < 0.$$

Por lo tanto,

$$g_2''(y^*; \mu^*)(g_1'(x^*; \mu^*))^2 \geq 0$$

y

$$g_2'(y^*; \mu^*)g_1''(x^*; \mu^*) > 0.$$

En consecuencia,

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) > 0.$$

En particular,

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2}(x^*; \mu^*) \neq 0,$$

lo que verifica (F.3).

Resta verificar la transversalidad respecto de un parámetro. Tomamos a_1 como parámetro de bifurcación. Como

$$g_1(x; \mu) = \frac{\kappa_1(x)A_1(x; a_1)}{c_1\phi_1(x)}$$

y

$$g_2(y; \mu) = \frac{\kappa_2(y)}{c_2\phi_2(y)},$$

la función g_2 no depende de a_1 . Por lo tanto,

$$\frac{\partial H}{\partial a_1}(x; \mu) = g'_2(g_1(x; \mu); \mu) \frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu).$$

Además,

$$\frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu) = \frac{\kappa_1(x)}{c_1\phi_1(x)} \frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x; a_1).$$

Evaluando en (x^*, μ^*) , se obtiene

$$\frac{\partial H}{\partial a_1}(x^*; \mu^*) = g'_2(y^*; \mu^*) \frac{\kappa_1(x^*)}{c_1\phi_1(x^*)} \frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x^*; a_1^*).$$

Como

$$g'_2(y^*; \mu^*) \neq 0, \quad \kappa_1(x^*) > 0, \quad \phi_1(x^*) > 0,$$

la hipótesis

$$\left. \frac{\partial A_1}{\partial a_1}(x; a_1) \right|_{(x, a_1) = (x^*, a_1^*)} \neq 0$$

implica que

$$\frac{\partial H}{\partial a_1}(x^*; \mu^*) \neq 0.$$

Esto verifica (F.2).

Por lo tanto, se cumplen las condiciones (F.1)–(F.3) del Teorema 2.2.1. En consecuencia, el sistema (7.1) presenta una bifurcación Fold genérica en (x^*, y^*, μ^*) . $\square$

Observación 7.2.1. *La condición de transversalidad no es exclusiva del parámetro a_1 . De manera equivalente, puede verificarse respecto de los parámetros c_1 o c_2 . En efecto, considerando*

$$H(x; \mu) = g_2(g_1(x; \mu); \mu) - x,$$

la condición de transversalidad consiste en exigir que

$$\left. \frac{\partial H}{\partial \lambda}(x; \mu) \right|_{(x, \mu) = (x^*, \mu^*)} \neq 0,$$

para algún parámetro λ .

Si $\lambda = c_1$, entonces g_2 no depende de c_1 , por lo que

$$\frac{\partial H}{\partial c_1}(x; \mu) = g_2'(g_1(x; \mu); \mu) \frac{\partial g_1}{\partial c_1}(x; \mu).$$

Además, usando

$$g_1(x; \mu) = \frac{\kappa_1(x)A_1(x)}{c_1\phi_1(x)},$$

se obtiene

$$\frac{\partial g_1}{\partial c_1}(x; \mu) = -\frac{\kappa_1(x)A_1(x)}{c_1^2\phi_1(x)} = -\frac{g_1(x; \mu)}{c_1}.$$

Por consiguiente,

$$\frac{\partial H}{\partial c_1}(x^*; \mu^*) = -g_2'(y^*; \mu^*) \frac{\kappa_1(x^*)A_1(x^*)}{(c_1^*)^2\phi_1(x^*)}.$$

Como $g_2'(y^*; \mu^*) \neq 0$ y (x^*, y^*) es un equilibrio interior, se concluye que

$$\frac{\partial H}{\partial c_1}(x^*; \mu^*) \neq 0.$$

Por otra parte, si $\lambda = c_2$, entonces

$$g_2(y; \mu) = \frac{\kappa_2(y)}{c_2\phi_2(y)},$$

y por tanto

$$\frac{\partial g_2}{\partial c_2}(y; \mu) = -\frac{\kappa_2(y)}{c_2^2\phi_2(y)} = -\frac{g_2(y; \mu)}{c_2}.$$

Luego

$$\frac{\partial H}{\partial c_2}(x; \mu) = -\frac{g_2(g_1(x; \mu); \mu)}{c_2},$$

y evaluando en (x^*, μ^*) , donde $g_2(g_1(x^*; \mu^*); \mu^*) = x^*$, se obtiene

$$\frac{\partial H}{\partial c_2}(x^*; \mu^*) = -\frac{x^*}{c_2^*} \neq 0.$$

En consecuencia, la condición de transversalidad puede verificarse indistintamente respecto de a_1 , c_1 o c_2 , obteniéndose la misma conclusión acerca de la existencia de una bifurcación Fold genérica.

Corolario 7.2.1. *Considérese el sistema (7.1) y supóngase que*

$$K_1 = x_c(c_2).$$

Supóngase además que, en el equilibrio de frontera $(K_1, 0)$, se cumple la condición de tangencia

$$g'_2(0)g'_1(K_1) = 1.$$

Entonces la bifurcación asociada al equilibrio $(K_1, 0)$ corresponde a una bifurcación Fold degenerada.

Demostración. Como $K_1 = x_c(c_2)$, se tiene

$$c_2^* = \frac{\kappa_2(0)}{K_1\phi_2(0)}.$$

Evaluando el Jacobiano en $E = (K_1, 0)$, se obtiene

$$DY(E; c_2^*) = \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

donde

$$a = K_1\kappa'_1(K_1)A_1(K_1), \quad b = -c_1K_1\phi_1(K_1).$$

Un vector propio derecho asociado al valor propio nulo y un vector propio izquierdo correspondiente son

$$v = \left(-\frac{b}{a}, 1\right), \quad w = (0, 1).$$

Como

$$Y_2(x, y) = y(\kappa_2(y) - c_2^*\phi_2(y)x),$$

se obtiene

$$w^\top D_z^2 Y(E; c_2^*)[v, v] = -2c_2^*\phi_2(0) \left(-\frac{b}{a}\right) + 2(\kappa'_2(0) - c_2^*K_1\phi'_2(0)).$$

Además,

$$-\frac{b}{a} = \frac{1}{g'_1(K_1)}$$

y, usando

$$c_2^*K_1 = \frac{\kappa_2(0)}{\phi_2(0)},$$

se tiene

$$\kappa'_2(0) - c_2^*K_1\phi'_2(0) = c_2^*\phi_2(0)g'_2(0).$$

Por lo tanto,

$$w^\top D_z^2 Y(E; c_2^*)[v, v] = 2c_2^* \phi_2(0) \left(g_2'(0) - \frac{1}{g_1'(K_1)} \right).$$

Finalmente, por la condición de tangencia

$$g_2'(0)g_1'(K_1) = 1,$$

se concluye que

$$w^\top D_z^2 Y(E; c_2^*)[v, v] = 0.$$

Así, se anula la condición cuadrática de no degeneración asociada a una Fold genérica, por lo que la bifurcación es Fold degenerada. $\square$

Observación 7.2.2. *La condición*

$$K_1 = x_c(c_2)$$

caracteriza la bifurcación transcítica asociada al equilibrio de frontera $(K_1, 0)$, mientras que

$$g_2'(0)g_1'(K_1) = 1$$

corresponde a la condición de tangencia entre las nulclinas C_1 y C_2 en dicho equilibrio. Por lo tanto, la situación descrita en el Corolario 7.2.1 corresponde a la intersección entre la curva de bifurcación transcítica y la curva de bifurcación Fold.

Observación 7.2.3 (Curvas de bifurcación y estructura del espacio de parámetros). *Como se estableció en el análisis de la dinámica global, el sistema (7.1) es competitivo en $\mathbb{R}_+^2$ y no admite órbitas periódicas. En consecuencia, no pueden ocurrir bifurcaciones locales o globales asociadas a la creación o destrucción de ciclos límite. Por lo tanto, el análisis se reduce a bifurcaciones que involucran únicamente equilibrios, en particular bifurcaciones Transcíticas y Fold.*

De acuerdo con los Teoremas 7.2.1 y 7.2.2, definimos los siguientes conjuntos de bifurcación:

$$\begin{aligned} T_a &= \{\mu \in \mathcal{P} : a_1 = x_c(c_2)\}, \\ T_b &= \{\mu \in \mathcal{P} : K_1 = x_c(c_2)\}, \\ SN &= \left\{ \mu \in \mathcal{P} : \begin{aligned} &y^* = g_1(x^*; \mu), \\ &x^* = g_2(y^*; \mu), \\ &g_2'(y^*; \mu)g_1'(x^*; \mu) = 1 \end{aligned} \right\}. \end{aligned}$$

Sea $\mu \in \mathcal{P}$. Definimos el conjunto de equilibrios interiores hiperbólicos del sistema (7.1) por

$$\mathcal{N}(\mu) = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : X(x, y; \mu) = (0, 0), \quad \det DX(x, y; \mu) \neq 0\}.$$

Considerando las curvas de bifurcación T_a , T_b y SN , definimos los siguientes subconjuntos del espacio de parámetros:

$$U_I = \{(c_2, a_1, K_1) \in \mathcal{P} : x_c(c_2) < a_1 < K_1\}, \quad (7.9)$$

$$U_{II} = \{(c_2, a_1, K_1) \in \mathcal{P} : a_1 < x_c(c_2) < K_1\}, \quad (7.10)$$

$$U_{III} = \{(c_2, a_1, K_1) \in \mathcal{P} : a_1 < K_1 < x_c(c_2), \quad \#\mathcal{N}(\mu) = 2\}, \quad (7.11)$$

$$U_{IV} = \{(c_2, a_1, K_1) \in \mathcal{P} : a_1 < K_1 < x_c(c_2), \quad \#\mathcal{N}(\mu) = 0\}. \quad (7.12)$$

Aquí $\#\mathcal{N}(\mu)$ denota el número de equilibrios interiores hiperbólicos del sistema.

A continuación justificamos que el conjunto SN corresponde localmente a una curva regular en el espacio de parámetros.

Sea $\mu^* \in SN$ y sea x^* el punto de tangencia asociado. Consideremos la función

$$H(x; \mu) = g_2(g_1(x; \mu); \mu) - x.$$

Por definición de SN ,

$$H(x^*; \mu^*) = 0, \quad \frac{\partial H}{\partial x}(x^*; \mu^*) = 0.$$

Bajo las hipótesis del Teorema 7.2.2, al menos una de las derivadas

$$\frac{\partial H}{\partial c_2}(x^*; \mu^*), \quad \frac{\partial H}{\partial K_1}(x^*; \mu^*), \quad \frac{\partial H}{\partial a_1}(x^*; \mu^*)$$

es distinta de cero. Por lo tanto, el Teorema de la Función Implícita, aplicado a la ecuación

$$H(x^*; \mu) = 0$$

en una vecindad de μ^* , garantiza que el conjunto de parámetros para los cuales ocurre una tangencia entre las nulclinas C_1 y C_2 define localmente una curva de clase C^1 en el plano de parámetros considerado.

En consecuencia, SN corresponde localmente a una curva C^1 en todo punto Fold genérico. Esta regularidad puede perderse únicamente en puntos Fold degenerados, como aquellos descritos en el Corolario 7.2.1.

Recordemos que por hipótesis (C.1) se tiene $a_1 < K_1$. En consecuencia, en el plano (c_2, K_1) solo se considera la región $K_1 > a_1$, mientras que en el plano (c_2, a_1) se considera $a_1 < K_1$. Bajo esta restricción, las curvas T_a y T_b solo podrían intersectarse si

$$a_1 = K_1 = x_c(c_2),$$

lo cual queda fuera de la región admisible.

Por otra parte, si $a_1 = x_c(c_2)$, entonces por la Proposición 7.1.2 el sistema no posee equilibrios interiores. En consecuencia, no puede ocurrir simultáneamente una tangencia entre las nulclinas C_1 y C_2 , por lo que las curvas T_a y SN son disjuntas.

Además, como T_a no depende de K_1 , corresponde a una recta vertical en el plano (c_2, K_1) . Análogamente, T_b no depende de a_1 , por lo que corresponde a una recta vertical en el plano (c_2, a_1) .

En el plano (c_2, K_1) , la curva T_b viene dada por

$$K_1 = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

por lo que es una curva decreciente, asintótica a ambos ejes coordenados. Análogamente, en el plano (c_2, a_1) , la curva T_a viene dada por

$$a_1 = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)},$$

por lo que también corresponde a una curva decreciente, asintótica a ambos ejes coordenados.

Resumimos en la Tabla 7.1 la información correspondiente a cada una de las zonas U_i , indicando las condiciones que las caracterizan, el número de equilibrios interiores y los equilibrios estables presentes en cada caso. En particular, en la zona U_{III} se denota por (x_2, y_2) al equilibrio interior estable.

Zona	Condiciones	# Equilibrios interiores	Equilibrios estables
U_I	$x_c(c_2) < a_1 < K_1$	0	$(0, K_2), (K_1, 0)$
U_{II}	$a_1 < x_c(c_2) < K_1$	1	$(0, K_2), (K_1, 0)$
U_{III}	$a_1 < K_1 < x_c(c_2)$ y $\#\mathcal{N}(\mu) = 2$	2	$(0, K_2), (x_2, y_2)$
U_{IV}	$a_1 < K_1 < x_c(c_2)$ y $\#\mathcal{N}(\mu) = 0$	0	$(0, K_2)$

Cuadro 7.1: Resumen de las regiones en el espacio de parámetros para el sistema (7.1).

La Figura 7.1 muestra bosquejos cualitativos de los diagramas de bifurcación del sistema (7.1) en regiones abiertas de los planos (c_2, K_1) y (c_2, a_1) , junto con los retratos de fase cualitativos asociados a cada región.

Observemos que las regiones U_I y U_{III} son disjuntas. En efecto, si $\mu \in U_I$, entonces $x_c(c_2) < a_1 < K_1$, mientras que si $\mu \in U_{III}$, entonces $a_1 < K_1 < x_c(c_2)$. Por lo tanto, todo camino continuo que conecte ambas regiones debe atravesar necesariamente la curva T_a y pasar por la región U_{II} . Esto es consistente con la organización de regiones mostrada en la Figura 7.1.

Si $\mu \in U_I$, entonces no existen equilibrios interiores. Además, $(a_1, 0)$ es un punto silla y $(K_1, 0)$ es atractor. Por el Teorema 7.1.1, el primer cuadrante queda dividido en las cuencas de atracción de $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$.

Al atravesar la curva T_a , correspondiente a una bifurcación transcítica asociada al equilibrio $(a_1, 0)$, se alcanza la región U_{II} , caracterizada por

$$a_1 < x_c(c_2) < K_1.$$

Por el Teorema 7.1.2, aparece un equilibrio interior silla, mientras que $(a_1, 0)$ se vuelve repulsor y $(K_1, 0)$ permanece atractor.

Al atravesar posteriormente la curva T_b , correspondiente a una bifurcación transcítica asociada al equilibrio $(K_1, 0)$, se alcanza la región U_{III} , donde

$$a_1 < K_1 < x_c(c_2).$$

Por el Teorema 7.1.3, si existen dos equilibrios interiores (x_1, y_1) y (x_2, y_2) , con $x_1 < x_2$ y $y_2 < y_1$, entonces (x_1, y_1) es un punto silla y (x_2, y_2) un atractor. Además, $(a_1, 0)$ es repulsor y $(K_1, 0)$ es un punto silla.

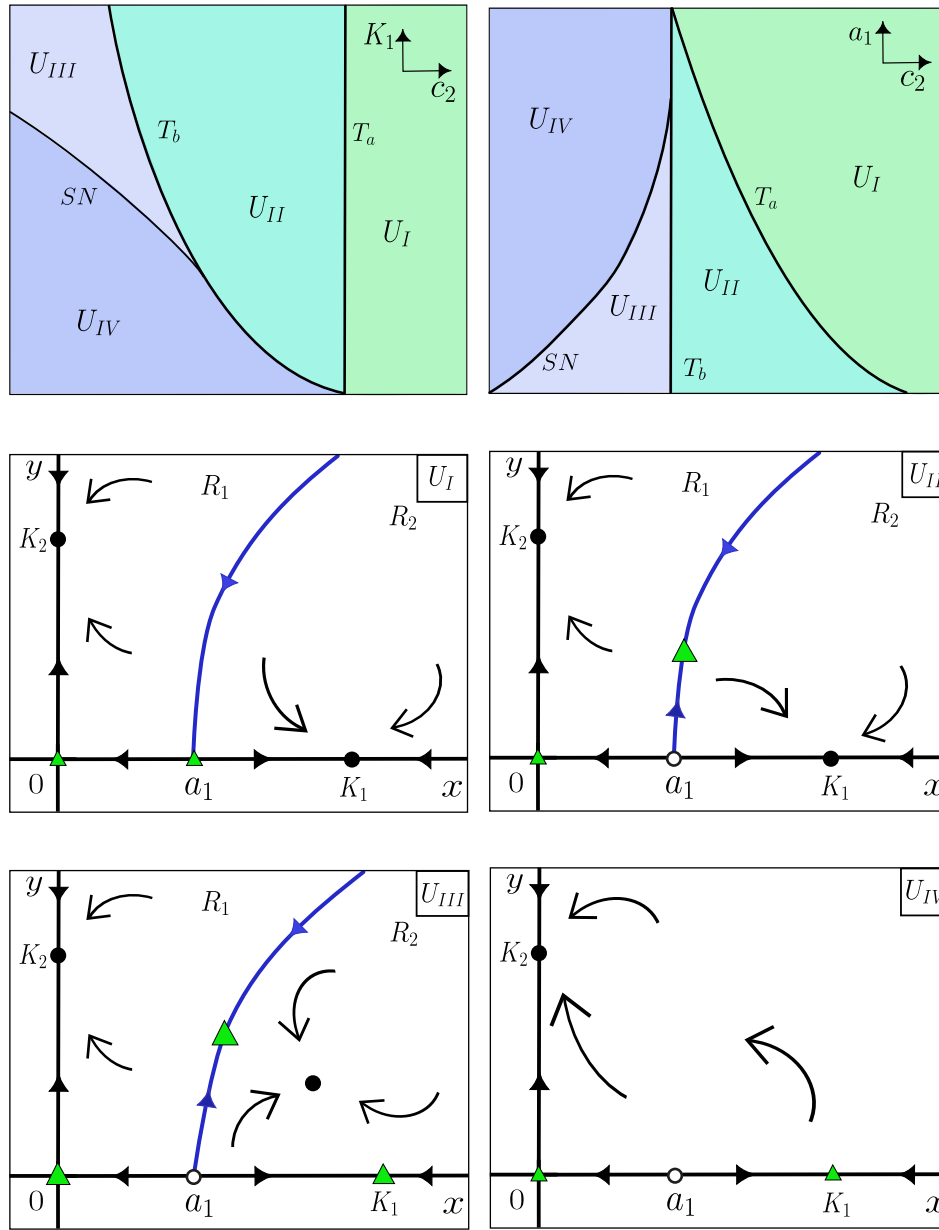


Figura 7.1: Bosquejos cualitativos de los diagramas de bifurcación del sistema (7.1) en los planos de parámetros (c_2, K_1) y (c_2, a_1) . Las curvas T_a y T_b corresponden a bifurcaciones transcriticals de equilibrios de frontera, mientras que SN corresponde a bifurcaciones Fold de equilibrios interiores. Los paneles U_I , U_{II} , U_{III} y U_{IV} muestran los retratos de fase cualitativos asociados a cada región del espacio de parámetros.

La frontera entre U_{III} y U_{IV} está dada por la curva SN , la cual corresponde a una bifurcación Fold genérica. Al atravesar esta curva, los dos equilibrios interiores presentes en U_{III} colisionan y desaparecen. En consecuencia, se alcanza la región U_{IV} , donde no

existen equilibrios interiores.

En U_{IV} , el equilibrio $(a_1, 0)$ es repulsor y $(K_1, 0)$ es un punto silla cuya variedad estable coincide con el eje x . Por lo tanto, toda órbita interior converge a $(0, K_2)$.

Observación 7.2.4. *Para justificar la forma cualitativa de la curva Fold SN , supongamos las siguientes condiciones adicionales sobre la nulclina C_1 :*

$$\frac{\partial g_1}{\partial K_1}(x; \mu) > 0, \quad \frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu) < 0.$$

Es decir, al aumentar K_1 , la nulclina C_1 , escrita como $y = g_1(x; \mu)$, se desplaza hacia arriba; mientras que, al aumentar a_1 , la nulclina C_1 se desplaza hacia abajo.

Estas hipótesis son naturales desde el punto de vista ecológico. Un mayor valor de K_1 aumenta la capacidad de carga de la primera especie, favoreciendo su crecimiento y elevando su nulclina. En cambio, un mayor valor de a_1 aumenta el umbral de Allee, dificultando la persistencia de la primera especie y desplazando su nulclina hacia abajo.

Por otra parte, no es necesario imponer una hipótesis adicional sobre el efecto de c_2 en C_2 , pues

$$g_2(y; c_2) = \frac{\kappa_2(y)}{c_2 \phi_2(y)}.$$

Luego,

$$\frac{\partial g_2}{\partial c_2}(y; c_2) = -\frac{\kappa_2(y)}{c_2^2 \phi_2(y)} < 0,$$

siempre que $\kappa_2(y) > 0$ y $\phi_2(y) > 0$. Por lo tanto, al aumentar c_2 , la nulclina C_2 , escrita como $x = g_2(y; c_2)$, se desplaza hacia la izquierda.

Este comportamiento se ilustra en la Figura 7.2. En el panel (a) se muestra el desplazamiento de C_1 al aumentar K_1 , mientras que en el panel (b) se representa el efecto de aumentar a_1 . Por otra parte, el panel (c) muestra el desplazamiento de C_2 hacia la izquierda al aumentar c_2 .

Bajo estas hipótesis podemos justificar la orientación de la curva SN . Recordemos que en SN se cumple

$$H(x; \mu) = 0, \quad H_x(x; \mu) = 0.$$

Por lo tanto, diferenciando implícitamente la ecuación $H(x; \mu) = 0$ respecto de los parámetros, se obtiene formalmente que la pendiente de la curva Fold en el plano (c_2, K_1) está determinada por

$$\frac{dK_1}{dc_2} = -\frac{H_{c_2}}{H_{K_1}},$$

mientras que en el plano (c_2, a_1) queda dada por

$$\frac{da_1}{dc_2} = -\frac{H_{c_2}}{H_{a_1}}.$$

Usando las hipótesis anteriores,

$$H_{K_1} = g'_2(g_1(x; \mu); \mu) \frac{\partial g_1}{\partial K_1}(x; \mu),$$

$$H_{a_1} = g'_2(g_1(x; \mu); \mu) \frac{\partial g_1}{\partial a_1}(x; \mu),$$

y

$$H_{c_2} = \frac{\partial g_2}{\partial c_2}(g_1(x; \mu); \mu).$$

En la rama Fold considerada, la tangencia ocurre sobre ramas crecientes de las nulclinas, por lo que

$$g'_2(g_1(x; \mu); \mu) > 0.$$

Así,

$$H_{K_1} > 0, \quad H_{a_1} < 0, \quad H_{c_2} < 0.$$

En consecuencia,

$$\frac{dK_1}{dc_2} < 0, \quad \frac{da_1}{dc_2} > 0.$$

Por lo tanto, la curva SN es cualitativamente decreciente en el plano (c_2, K_1) y creciente en el plano (c_2, a_1) , como se ilustra en la Figura 7.1.

Finalmente, el punto donde SN intersecta a la curva T_b corresponde a una situación no genérica. En efecto, en dicho punto se satisface simultáneamente la condición de tangencia entre C_1 y C_2 y la condición

$$K_1 = x_c(c_2).$$

Por el Corolario 7.2.1, esta configuración corresponde a una bifurcación Fold degenerada. Esta situación se representa esquemáticamente en el panel (d) de la Figura 7.2.

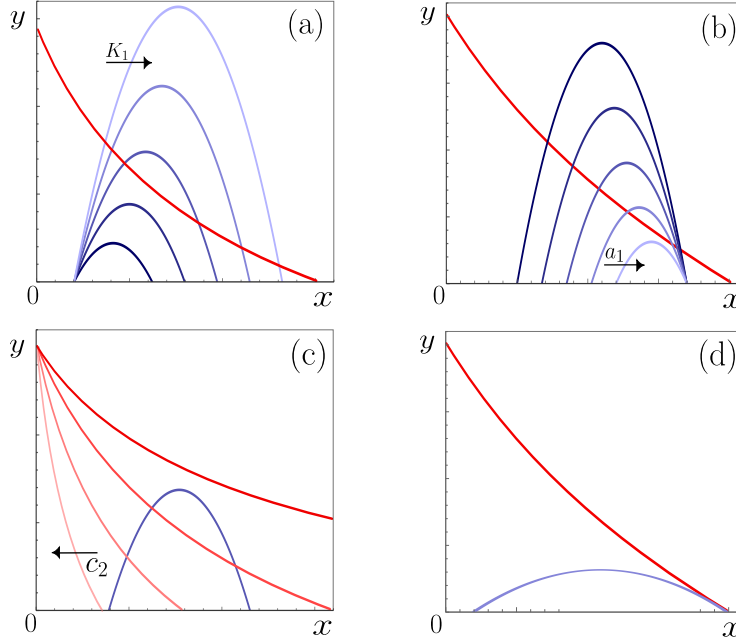


Figura 7.2: Representación esquemática del efecto de los parámetros sobre las nulclinas. Los paneles (a)–(c) muestran el desplazamiento de C_1 y C_2 al variar K_1 , a_1 y c_2 , respectivamente. El panel (d) ilustra una configuración correspondiente a una bifurcación Fold degenerada.

Observación 7.2.5 (Caso $\phi_2(0) = 0$). En el análisis anterior se supuso que $\phi_2(0) > 0$, de modo que el valor crítico

$$x_c(c_2) = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)}$$

está bien definido y da lugar a las curvas transcríticas T_a y T_b .

Sin embargo, algunos modelos pueden satisfacer $\phi_2(0) = 0$. En este caso, el valor $x_c(c_2)$ no está definido, más aún la nulclina C_2 no intersecta al eje x , por lo tanto, no aparecen las curvas transcríticas T_a y T_b asociadas a las condiciones $a_1 = x_c(c_2)$ y $K_1 = x_c(c_2)$. En consecuencia, el espacio de parámetros no se divide en las regiones U_I y U_{II} descritas anteriormente.

Por el Teorema 7.1.3, en este caso solo pueden aparecer las configuraciones correspondientes a las regiones U_{III} y U_{IV} . Es decir, el sistema puede presentar dos equilibrios interiores hiperbólicos, o bien ningún equilibrio interior, separados por una curva Fold SN .

El resto del análisis se mantiene de manera análoga: la curva SN sigue representando una bifurcación Fold genérica de equilibrios interiores y separa las regiones con dos

equilibrios interiores de aquellas sin equilibrios interiores. Por tanto, los diagramas de bifurcación en los planos (c_2, K_1) y (c_2, a_1) se reducen cualitativamente a los bosquejos mostrados en la Figura 7.3.

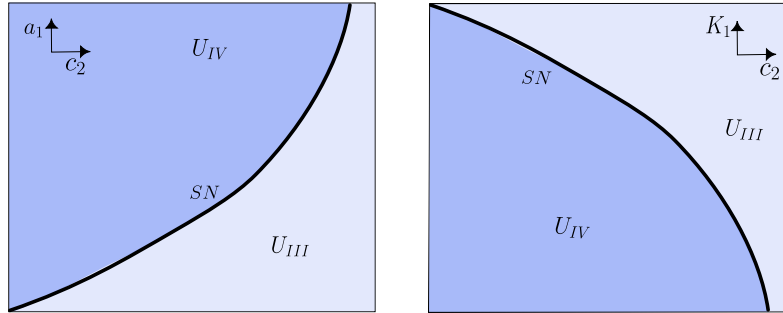


Figura 7.3: Bosquejos cualitativos de los diagramas de bifurcación en el caso $\phi_2(0) = 0$ en regiones abiertos de los planos (c_2, a_1) y (c_2, K_1) . Al no estar definido $x_c(c_2)$, desaparecen las curvas transcriticals T_a y T_b , quedando únicamente la curva Fold SN , que separa las regiones U_{III} y U_{IV} .

Capítulo 8

Ejemplos de modelos explícitos

En esta sección presentamos algunos modelos de competencia con efecto Allee que aparecen en la literatura y que satisfacen las hipótesis consideradas en los capítulos anteriores. Más precisamente, para cada modelo verificaremos las condiciones (A.1)–(A.3), (B.1)–(B.3) y (C.1)–(C.3), identificando explícitamente las funciones κ_i , A_i y ϕ_i y las nulclinas no triviales g_1 y g_2 , así como las cantidades relevantes para la aplicación de los resultados de bifurcación obtenidos previamente.

Recordemos que las hipótesis consideradas son las siguientes. Para cada $i = 1, 2$, se asume que:

$$(A.1) \text{ existe } K_i > 0 \text{ tal que } \kappa_i(K_i) = 0,$$

$$(A.2) \text{ } \kappa_i(x) > 0 \text{ para todo } 0 \leq x < K_i,$$

$$(A.3) \text{ } \kappa_i(x) < 0 \text{ para todo } x > K_i,$$

$$(B.1) \text{ } \phi_i(x) > 0 \text{ para todo } x > 0,$$

$$(B.2) \text{ } \phi_i(0) \geq 0,$$

$$(B.3) \text{ } \lim_{x \rightarrow \infty} \phi_i(x) = N_i < \infty,$$

$$(C.1) \text{ existe } a_i \in (0, K_i) \text{ tal que } A_i(a_i) = 0,$$

$$(C.2) \text{ } A'_i(x) > 0 \text{ para todo } x > 0,$$

$$(C.3) \text{ } \lim_{x \rightarrow 0^+} A_i(x) = M_i < \infty.$$

Denotaremos por

$$x_- < x_+, \quad y_- < y_+,$$

las raíces positivas de las ecuaciones

$$\begin{aligned} A_1(x_-) &= 0, & A_2(y_-) &= 0, \\ K_1(x_+) &= 0, & K_2(y_+) &= 0, \end{aligned}$$

respectivamente. De esta manera, x_- y y_- corresponden a los umbrales de Allee, mientras que x_+ y y_+ representan las capacidades de carga efectivas de cada especie.

Además, denotaremos por

$$\hat{x}, \quad \hat{y},$$

los puntos críticos de las nulclinas g_1 y g_2 , respectivamente, es decir,

$$g'_1(\hat{x}) = 0, \quad g'_2(\hat{y}) = 0.$$

Por último, escribiremos

$$C(x^*, y^*)$$

para la expresión asociada a la condición de no degeneración de la bifurcación Fold obtenida en el Teorema 6.4.1. En cada ejemplo indicaremos la forma explícita correspondiente de dicha cantidad.

8.1. Modelos con efecto Allee en una especie

Ejemplo 1: Modelo de Sophia R. y J. Jang [11]

Consideremos el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) (x - a_1) - \frac{r_1 c_1 x y}{K_1}, \\ \dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) (y - a_2) - \frac{r_2 c_2 x y}{K_2}, \end{cases} \quad (8.1)$$

donde $r_i, K_i, c_i, a_i > 0$ y $0 < a_i < K_i$, para $i = 1, 2$.

Descomposición en la forma general

$$\begin{aligned} \kappa_1(x) &= r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1}\right), & A_1(x) &= x - a_1, & \phi_1(x) &= \frac{r_1 c_1}{K_1}, \\ \kappa_2(y) &= r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right), & A_2(y) &= y - a_2, & \phi_2(y) &= \frac{r_2 c_2}{K_2}. \end{aligned}$$

Verificación de las hipótesis

Condiciones (A.1)–(A.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\begin{aligned}\kappa_i(K_i) &= 0, \\ \kappa_i(z) &= r_i \left(1 - \frac{z}{K_i}\right) > 0 \quad \text{si } 0 \leq z < K_i, \\ \kappa_i(z) &= r_i \left(1 - \frac{z}{K_i}\right) < 0 \quad \text{si } z > K_i.\end{aligned}$$

Condiciones (B.1)–(B.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\phi_i(z) > 0 \quad \text{para todo } z \geq 0, \quad \lim_{z \rightarrow \infty} \phi_i(z) = \frac{r_i c_i}{K_i} < \infty.$$

Condiciones (C.1)–(C.3). Como $0 < a_i < K_i$, para $i = 1, 2$, se tiene

$$A_i(a_i) = 0, \quad A'_i(a_i) = 1 > 0, \quad \lim_{z \rightarrow 0^+} A_i(z) = -a_i < \infty.$$

Nulclinas

$$g_1(x) = \frac{(K_1 - x)(x - a_1)}{c_1}, \quad g_2(y) = \frac{(K_2 - y)(y - a_2)}{c_2}.$$

$$g'_1(x) = \frac{K_1 + a_1 - 2x}{c_1}, \quad g'_2(y) = \frac{K_2 + a_2 - 2y}{c_2},$$

$$g''_1(x) = -\frac{2}{c_1} < 0, \quad g''_2(y) = -\frac{2}{c_2} < 0,$$

por lo que ambas nulclinas no triviales son cóncavas.

Cantidades relevantes

$$x_- = a_1, \quad x_+ = K_1, \quad y_- = a_2, \quad y_+ = K_2,$$

$$\hat{x} = \frac{K_1 + a_1}{2}, \quad \hat{y} = \frac{K_2 + a_2}{2}.$$

$$C(x^*, y^*) = c_2^*(c_1^*)^2 + 8(\hat{x} - x^*)^3.$$

Dependencia respecto de los umbrales de Allee Como

$$A_1(x) = x - x_-, \quad A_2(y) = y - y_-,$$

se tiene

$$\begin{aligned} \frac{\partial A_1}{\partial x_-}(x) &= -1 < 0, & \frac{\partial^2 A_1}{\partial x_-^2}(x) &= 0, \\ \frac{\partial A_2}{\partial y_-}(y) &= -1 < 0, & \frac{\partial^2 A_2}{\partial y_-^2}(y) &= 0. \end{aligned}$$

En particular, se satisfacen las hipótesis adicionales sobre la dependencia de A_1 y A_2 mencionadas en la Observación 6.4.3 respecto de los umbrales de Allee, utilizadas para determinar la estructura de los diagramas de bifurcación.

Observación 8.1.1. *Este modelo corresponde a un caso clásico de competencia con efecto Allee fuerte en ambas especies. En particular, fue estudiado en el Capítulo 4, donde se describieron su número máximo de equilibrios interiores, su estabilidad y las bifurcaciones que organizan su dinámica. Además, sus nulclinas no triviales g_1 y g_2 son parábolas cóncavas y el sistema satisface las hipótesis estructurales consideradas en el Capítulo 6, lo que permite comparar los resultados obtenidos para este modelo con la teoría general desarrollada allí. Más aún en la Figura 6.5 se comparó las simulaciones numéricas de este sistema con los bosquejos del sistema general (6.1).*

Ejemplo 2: Modelo de Gang Wang, Xue-Gong Liang y Fei-Zhi Wang [8]

Consideremos el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{x}{x + M_1} \left(\frac{K_1 x - x^2 - a_1}{c_1} - xy \right), \\ \dot{y} = \frac{r_2 c_2}{K_2} \frac{y}{y + M_2} \left(\frac{K_2 y - y^2 - a_2}{c_2} - yx \right), \end{cases} \quad (8.2)$$

donde $r_i, K_i, c_i, M_i > 0$, $a_i > 0$, $K_i^2 > 4a_i$, para $i = 1, 2$.

Descomposición en la forma general Las raíces positivas asociadas a los términos de Allee vienen dadas por

$$x_- = \frac{K_1 - \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2}, \quad x_+ = \frac{K_1 + \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2},$$

$$y_- = \frac{K_2 - \sqrt{K_2^2 - 4a_2}}{2}, \quad y_+ = \frac{K_2 + \sqrt{K_2^2 - 4a_2}}{2}.$$

Con esta notación, el sistema puede escribirse en la forma general con

$$\begin{aligned} \kappa_1(x) &= \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x), & A_1(x) &= \frac{x - x_-}{x + M_1}, & \phi_1(x) &= \frac{r_1 x}{K_1(x + M_1)}, \\ \kappa_2(y) &= \frac{r_2}{K_2}(y_+ - y), & A_2(y) &= \frac{y - y_-}{y + M_2}, & \phi_2(y) &= \frac{r_2 y}{K_2(y + M_2)}. \end{aligned}$$

Verificación de las hipótesis

Condiciones (A.1)–(A.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\begin{aligned} \kappa_i(z_+) &= 0, \\ \kappa_i(z) &= \frac{r_i}{K_i}(z_+ - z) > 0 \quad \text{si } 0 \leq z < z_+, \\ \kappa_i(z) &= \frac{r_i}{K_i}(z_+ - z) < 0 \quad \text{si } z > z_+. \end{aligned}$$

Condiciones (B.1)–(B.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\begin{aligned} \phi_i(z) &= \frac{r_i z}{K_i(z + M_i)} > 0 \quad \text{para todo } z > 0, \quad \phi_i(0) = 0, \\ \lim_{z \rightarrow \infty} \phi_i(z) &= \frac{r_i}{K_i} < \infty. \end{aligned}$$

Condiciones (C.1)–(C.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\begin{aligned} A_i(z) &= \frac{z - z_-}{z + M_i}, \quad A_i(z_-) = 0, \\ A'_i(z_-) &= \frac{1}{z_- + M_i} > 0, \quad \lim_{z \rightarrow 0^+} A_i(z) = -\frac{z_-}{M_i} < \infty. \end{aligned}$$

Nulclinas Las nulclinas no triviales están dadas por

$$g_1(x) = \frac{(x_+ - x)(x - x_-)}{c_1 x}, \quad g_2(y) = \frac{(y_+ - y)(y - y_-)}{c_2 y}.$$

$$g'_1(x) = \frac{a_1 - x^2}{c_1 x^2}, \quad g'_2(y) = \frac{a_2 - y^2}{c_2 y^2},$$

$$g''_1(x) = -\frac{2a_1}{c_1 x^3} < 0, \quad g''_2(y) = -\frac{2a_2}{c_2 y^3} < 0,$$

por lo que ambas nulclinas no triviales son cóncavas.

Cantidades relevantes En este caso,

$$\begin{aligned} x_- &= \frac{K_1 - \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2}, & x_+ &= \frac{K_1 + \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2}, \\ y_- &= \frac{K_2 - \sqrt{K_2^2 - 4a_2}}{2}, & y_+ &= \frac{K_2 + \sqrt{K_2^2 - 4a_2}}{2}, \\ \hat{x} &= \sqrt{a_1}, & \hat{y} &= \sqrt{a_2}. \end{aligned}$$

$$C(x^*, y^*) = -2a_1(y^*)^3 - 2a_2x^*(a_1 - (x^*)^2).$$

Dependencia respecto de los umbrales de Allee Como

$$A_1(x) = \frac{x - x_-}{x + M_1}, \quad A_2(y) = \frac{y - y_-}{y + M_2},$$

se tiene

$$\begin{aligned} \frac{\partial A_1}{\partial x_-}(x) &= -\frac{1}{x + M_1} < 0, & \frac{\partial^2 A_1}{\partial x_-^2}(x) &= 0, \\ \frac{\partial A_2}{\partial y_-}(y) &= -\frac{1}{y + M_2} < 0, & \frac{\partial^2 A_2}{\partial y_-^2}(y) &= 0. \end{aligned}$$

Observación 8.1.2. *Este modelo corresponde también a un sistema de competencia con efecto Allee fuerte en ambas especies. En particular, fue estudiado en el Capítulo 5, donde se demostró que, bajo ciertas condiciones, es topológicamente equivalente al modelo del Ejemplo 1. Además, sus nulclinas no triviales g_1 y g_2 son cóncavas, por lo que el sistema satisface las hipótesis estructurales consideradas en el Capítulo 6. En dicho capítulo se compararon las simulaciones numéricas de este modelo con los bosquejos del modelo general, así como con las simulaciones numéricas del Ejemplo 1.*

Ejemplo 3: Modelo de D. Cammarota, N. Zeraick, R. Menezes, H. Fort y A. M. Segura [33]

Consideremos el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1x \left(1 - \frac{x + c_1y}{K_1}\right) - \frac{m_1x}{1 + a_1x}, \\ \dot{y} = r_2y \left(1 - \frac{y + c_2x}{K_2}\right) - \frac{m_2y}{1 + a_2y}, \end{cases}$$

donde $r_i, K_i, c_i, m_i, a_i > 0$, para $i = 1, 2$.

Descomposición en la forma general Definimos

$$M_i = \frac{m_i}{r_i}, \quad i = 1, 2.$$

Las raíces positivas asociadas a los términos de Allee están dadas por

$$x_{\pm} = \frac{K_1 - a_1 \pm \sqrt{(K_1 + a_1)^2 - 4K_1M_1}}{2a_1},$$

$$y_{\pm} = \frac{K_2 - a_2 \pm \sqrt{(K_2 + a_2)^2 - 4K_2M_2}}{2a_2}.$$

Se asume que

$$(K_i + a_i)^2 - 4K_iM_i > 0, \quad i = 1, 2.$$

Con esta notación,

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1 a_1}{K_1}(x_+ - x), \quad A_1(x) = \frac{x - x_-}{1 + a_1 x}, \quad \phi_1(x) = \frac{r_1}{K_1},$$

$$\kappa_2(y) = \frac{r_2 a_2}{K_2}(y_+ - y), \quad A_2(y) = \frac{y - y_-}{1 + a_2 y}, \quad \phi_2(y) = \frac{r_2}{K_2}.$$

Verificación de las hipótesis En lo que sigue, para $i = 1, 2$, denotaremos por z_- y z_+ las raíces positivas asociadas a la especie i , es decir, $z_{\pm} = x_{\pm}$ si $i = 1$ y $z_{\pm} = y_{\pm}$ si $i = 2$.

Condiciones (A.1)–(A.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\kappa_i(z) = \frac{r_i a_i}{K_i}(z_+ - z), \quad \kappa_i(z_+) = 0,$$

$$\kappa_i(z) > 0 \quad \text{si } 0 \leq z < z_+,$$

$$\kappa_i(z) < 0 \quad \text{si } z > z_+.$$

Condiciones (B.1)–(B.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$\phi_i(z) = \frac{r_i}{K_i} > 0 \quad \text{para todo } z \geq 0, \quad \lim_{z \rightarrow \infty} \phi_i(z) = \frac{r_i}{K_i} < \infty.$$

Condiciones (C.1)–(C.3). Para $i = 1, 2$, se tiene

$$A_i(z) = \frac{z - z_-}{1 + a_i z}, \quad A_i(z_-) = 0,$$

$$A'_i(z_-) = \frac{1}{1 + a_i z_-} > 0, \quad \lim_{z \rightarrow 0^+} A_i(z) = -z_- < \infty.$$

Nulclinas Las nulclinas no triviales vienen dadas por

$$g_1(x) = \frac{(x_+ - x)(x - x_-)}{c_1(1 + a_1 x)}, \quad g_2(y) = \frac{(y_+ - y)(y - y_-)}{c_2(1 + a_2 y)}.$$

$$g'_1(x) = \frac{x_- + x_+ + a_1 x_- x_+ - 2x - a_1 x^2}{c_1(1 + a_1 x)^2}, \quad g'_2(y) = \frac{y_- + y_+ + a_2 y_- y_+ - 2y - a_2 y^2}{c_2(1 + a_2 y)^2}.$$

$$g''_1(x) = -\frac{2(1 + a_1 x_-)(1 + a_1 x_+)}{c_1(1 + a_1 x)^3} < 0, \quad g''_2(y) = -\frac{2(1 + a_2 y_-)(1 + a_2 y_+)}{c_2(1 + a_2 y)^3} < 0.$$

Por lo tanto, ambas nulclinas no triviales son cóncavas.

Cantidades relevantes

$$\hat{x} = \frac{\sqrt{(1 + a_1 x_-)(1 + a_1 x_+)} - 1}{a_1}, \quad \hat{y} = \frac{\sqrt{(1 + a_2 y_-)(1 + a_2 y_+)} - 1}{a_2}.$$

$$C(x^*, y^*) = -\frac{2(1 + a_1 x_-)(1 + a_1 x_+)}{c_1(1 + a_1 x^*)^3}$$

$$- \left[\frac{a_1 x_- x_+ - a_1 (x^*)^2 + x_- + x_+ - 2x^*}{c_1(1 + a_1 x^*)^2} \right]^3 \frac{2(1 + a_2 y_-)(1 + a_2 y_+)}{c_2(1 + a_2 y^*)^3}.$$

Dependencia respecto de los umbrales de Allee Como

$$A_1(x) = \frac{x - x_-}{1 + a_1 x}, \quad A_2(y) = \frac{y - y_-}{1 + a_2 y},$$

se tiene

$$\frac{\partial A_1}{\partial x_-}(x) = -\frac{1}{1 + a_1 x} < 0, \quad \frac{\partial^2 A_1}{\partial x_-^2}(x) = 0,$$

$$\frac{\partial A_2}{\partial y_-}(y) = -\frac{1}{1 + a_2 y} < 0, \quad \frac{\partial^2 A_2}{\partial y_-^2}(y) = 0.$$

Observación 8.1.3. *Este modelo corresponde a un sistema de competencia con efecto Allee fuerte en ambas especies. En este caso, el efecto Allee aparece asociado a los términos de mortalidad*

$$\frac{m_1 x}{1 + a_1 x}, \quad \frac{m_2 y}{1 + a_2 y},$$

cuya contribución es más significativa a bajas densidades y se estabiliza al aumentar la población. Además, sus nulclinas no triviales g_1 y g_2 son cóncavas y el sistema satisface las hipótesis estructurales consideradas en el Capítulo 6. Por consiguiente, los resultados obtenidos en dicho capítulo sobre existencia y número de equilibrios interiores, estabilidad local y bifurcaciones pueden aplicarse directamente a este modelo.

8.2. Modelos con efecto Allee en una especie

En esta sección presentamos ejemplos de modelos donde solo una de las especies presenta efecto Allee. En estos casos identificamos la nulclina g_1 asociada a la especie con efecto Allee, la nulclina g_2 asociada a la especie sin efecto Allee y el valor crítico

$$x_c = \frac{\kappa_2(0)}{c_2 \phi_2(0)},$$

que determina las bifurcaciones transcriticals de los equilibrios de frontera.

Ejemplo 4: Modelo de Mihiri De Silva, Sophia R. y J. Jang [14]

Consideremos el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) (x - a_1) - \frac{r_1 c_1 x y}{K_1} + s x, \\ \dot{y} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - \frac{r_2 c_2 x y}{K_2}, \end{cases} \quad (8.3)$$

donde $r_i, K_i, c_i > 0$, $a_1 > 0$ y $s \in \mathbb{R}$.

Descomposición en la forma general Definimos

$$S = \frac{s}{r_1},$$

Las raíces positivas asociadas a los términos de Allee están dadas por

$$x_{\pm} = \frac{K_1 + a_1 \pm \sqrt{(K_1 - a_1)^2 + 4K_1 S}}{2}.$$

Por lo tanto,

$$\begin{aligned}\kappa_1(x) &= \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x), & A_1(x) &= x - x_-, & \phi_1(x) &= \frac{r_1}{K_1}, \\ \kappa_2(y) &= r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right), & \phi_2(y) &= \frac{r_2}{K_2}.\end{aligned}$$

Verificación de las hipótesis

Condiciones (A.1)–(A.3).

$$\kappa_1(x_+) = 0, \quad \kappa_2(K_2) = 0.$$

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x) > 0 \quad \text{si } 0 \leq x < x_+,$$

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x) < 0 \quad \text{si } x > x_+,$$

$$\kappa_2(y) = r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) > 0 \quad \text{si } 0 \leq y < K_2,$$

$$\kappa_2(y) = r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) < 0 \quad \text{si } y > K_2.$$

Condiciones (B.1)–(B.3). Se tiene

$$\phi_1(x) = \frac{r_1}{K_1} > 0 \quad \text{para todo } x \geq 0, \quad \lim_{x \rightarrow \infty} \phi_1(x) = \frac{r_1}{K_1} < \infty,$$

$$\phi_2(y) = \frac{r_2}{K_2} > 0 \quad \text{para todo } y \geq 0, \quad \lim_{y \rightarrow \infty} \phi_2(y) = \frac{r_2}{K_2} < \infty.$$

Condiciones (C.1)–(C.3) para la especie x . Se tiene

$$A_1(x_-) = 0, \quad A_1'(x_-) = 1 > 0, \quad \lim_{x \rightarrow 0^+} A_1(x) = -x_- < \infty.$$

Nulclinas Las nulclinas no triviales vienen dadas por

$$g_1(x) = \frac{(x_+ - x)(x - x_-)}{c_1}, \quad g_2(y) = \frac{K_2 - y}{c_2}.$$

$$g'_1(x) = \frac{x_- + x_+ - 2x}{c_1}, \quad g'_2(y) = -\frac{1}{c_2},$$

$$g''_1(x) = -\frac{2}{c_1} < 0, \quad g''_2(y) = 0.$$

Por lo tanto, g_1 es cóncava, mientras que g_2 es una función afín decreciente.

Cantidades relevantes En este caso,

$$\hat{x} = \frac{K_1 + a_1}{2}, \quad x_c(c_2) = \frac{K_2}{c_2}.$$

Además,

$$C(x^*, y^*) = -\frac{2}{c_1}.$$

Dependencia respecto de los parámetros

$$\frac{\partial \kappa_1}{\partial x_+}(x) = \frac{r_1}{K_1} > 0, \quad \frac{\partial A_1}{\partial x_-}(x) = -1 < 0,$$

$$\frac{\partial g_2}{\partial c_2}(y) = -\frac{K_2 - y}{c_2^2} < 0 \quad \text{para } 0 \leq y < K_2.$$

Observación 8.2.1. *Este modelo puede verse como una variante del modelo estudiado en el Capítulo 4, en el que solo una de las especies presenta efecto Allee y, además, se incorpora en la ecuación de x un término de stocking sx , el cual representa un aporte externo proporcional destinado a reforzar la población sujeta a efecto Allee. En particular, la nulclina no trivial g_1 asociada a la especie bajo efecto Allee es cóncava y satisface las hipótesis estructurales correspondientes, mientras que la nulclina g_2 asociada a la especie sin efecto Allee es una función afín decreciente y, por tanto, convexa, por lo que también satisface las condiciones del marco general desarrollado en el Capítulo 7. Por consiguiente, los resultados obtenidos en dicho capítulo sobre existencia y número de equilibrios interiores, estabilidad local y bifurcaciones pueden aplicarse directamente a*

este sistema. Además, se observa que la condición de genericidad de la bifurcación Fold viene dada por

$$C(x^*, y^*) = -\frac{2}{c_1} \neq 0,$$

lo cual es coherente con el hecho de que en el caso de efecto Allee en una sola especie no pueden ocurrir bifurcaciones Fold degeneradas asociadas a equilibrios interiores.

Ejemplo 5: Variante del modelo de Gang Wang, Xue-Gong Liang y Fei-Zhi Wang con efecto Allee en una especie

Consideremos la variante del Ejemplo 2 en la cual solo la primera especie presenta efecto Allee:

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{r_1 c_1}{K_1} \frac{x}{x + M_1} \left(\frac{K_1 x - x^2 - a_1}{c_1} - xy \right), \\ \dot{y} = \frac{r_2 c_2}{K_2} \frac{y}{y + M_2} \left(\frac{K_2 - y}{c_2} - yx \right). \end{cases} \quad (8.4)$$

donde $r_i, K_i, c_i, M_i > 0$, $a_1 > 0$ y $K_1^2 > 4a_1$.

Descomposición en la forma general Definimos

$$x_{\pm} = \frac{K_1 \pm \sqrt{K_1^2 - 4a_1}}{2}.$$

Entonces, para la primera especie,

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x), \quad A_1(x) = \frac{x - x_-}{x + M_1}, \quad \phi_1(x) = \frac{r_1 x}{K_1(x + M_1)}.$$

Para la segunda especie, que no presenta efecto Allee, se tiene

$$\kappa_2(y) = \frac{r_2}{K_2}(K_2 - y), \quad \phi_2(y) = \frac{r_2 y}{K_2(y + M_2)}.$$

Verificación de las hipótesis

Condiciones (A.1)–(A.3). Se tiene

$$\kappa_1(x_+) = 0, \quad \kappa_2(K_2) = 0.$$

Además,

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x) > 0 \quad \text{si } 0 \leq x < x_+,$$

$$\kappa_1(x) = \frac{r_1}{K_1}(x_+ - x) < 0 \quad \text{si } x > x_+,$$

y

$$\kappa_2(y) = \frac{r_2}{K_2}(K_2 - y) > 0 \quad \text{si } 0 \leq y < K_2,$$

$$\kappa_2(y) = \frac{r_2}{K_2}(K_2 - y) < 0 \quad \text{si } y > K_2.$$

Condiciones (B.1)–(B.3). Para la especie x , se tiene

$$\phi_1(x) = \frac{r_1 x}{K_1(x + M_1)} > 0 \quad \text{para todo } x > 0, \quad \phi_1(0) = 0,$$

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \phi_1(x) = \frac{r_1}{K_1} < \infty.$$

Para la especie y , se tiene

$$\phi_2(y) = \frac{r_2 y}{K_2(y + M_2)} > 0 \quad \text{para todo } y > 0, \quad \phi_2(0) = 0,$$

$$\lim_{y \rightarrow \infty} \phi_2(y) = \frac{r_2}{K_2} < \infty.$$

Condiciones (C.1)–(C.3) para la especie x . Se tiene

$$A_1(x_-) = 0,$$

$$A_1'(x) = \frac{x_- + M_1}{(x + M_1)^2}, \quad A_1'(x_-) = \frac{1}{x_- + M_1} > 0,$$

y además

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} A_1(x) = -\frac{x_-}{M_1} < \infty.$$

Nulclinas Las nulclinas no triviales vienen dadas por

$$g_1(x) = \frac{(x_+ - x)(x - x_-)}{c_1 x}, \quad g_2(y) = \frac{K_2 - y}{c_2}.$$

Además,

$$g_1'(x) = \frac{a_1 - x^2}{c_1 x^2}, \quad g_2'(y) = -\frac{1}{c_2},$$

y

$$g_1''(x) = -\frac{2a_1}{c_1 x^3} < 0, \quad g_2''(y) = 0.$$

Por lo tanto, g_1 es cóncava, mientras que g_2 es una función afín decreciente.

Cantidades relevantes En este caso,

$$\hat{x} = \sqrt{a_1}.$$

Además, como

$$\phi_2(0) = 0,$$

la cantidad

$$x_c = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)}$$

no queda definida.

Dependencia respecto de los parámetros

$$\frac{\partial \kappa_1}{\partial x_+}(x) = \frac{r_1}{K_1} > 0, \quad \frac{\partial A_1}{\partial x_-}(x) = -\frac{1}{x + M_1} < 0,$$

$$\frac{\partial g_2}{\partial c_2}(y) = -\frac{K_2 - y}{c_2^2} < 0 \quad \text{para } 0 \leq y < K_2.$$

Observación 8.2.2. *A diferencia de los ejemplos anteriores, no conocemos un trabajo en la literatura donde esta variante haya sido estudiada de manera independiente. En esta tesis se introduce a partir del modelo del Ejemplo 2 con el fin de ilustrar el caso en que solo una de las especies presenta efecto Allee dentro de una formulación inspirada en el modelo del ejemplo 2. En particular, la nulclina no trivial g_1 asociada a la especie bajo efecto Allee es cóncava, mientras que la nulclina g_2 de la especie sin efecto Allee es una función afín decreciente y, por tanto, convexa. Además cumple las hipótesis del modelo general (7.1) por ende cumple los resultados estudiados en el Capítulo 7.*

Además, en este caso se tiene

$$\phi_2(0) = 0,$$

por lo que la cantidad

$$x_c = \frac{\kappa_2(0)}{c_2\phi_2(0)}$$

no queda definida. En consecuencia, el sistema se encuentra precisamente en la situación descrita en la Observación 7.2.5, de modo que no presenta bifurcaciones transcriticalas asociadas a los equilibrios de frontera. Por lo tanto, la única bifurcación local posible para equilibrios interiores es una bifurcación Fold genérica, y el diagrama de bifurcación del modelo sigue la estructura cualitativa mostrada en la Figura 7.3.

Cuadro 8.1: Resumen de los ejemplos mostrados, las bifurcaciones que presentan y los resultados generales que les son aplicables.

Ejemplo	Efecto Allee	Capítulo aplicable	Bifurcaciones
1	Ambas especies	Cap. 6	Fold, transcritical, cuspide
2	Ambas especies	Cap. 6	Fold, transcritical, cuspide
3	Ambas especies	Cap. 6	Fold, transcritical, cuspide
4	Una especie	Cap. 7	Fold, transcritical
5	Una especie	Cap. 7	Fold genérica

Capítulo 9

Conclusiones

Los resultados obtenidos en esta memoria muestran que la incorporación del efecto Allee en modelos de competencia entre dos especies modifica de manera significativa la dinámica clásica de exclusión y coexistencia descrita por modelos del tipo Lotka–Volterra. En particular, el análisis desarrollado permitió caracterizar cómo la interacción entre competencia interespecífica, crecimiento poblacional y efecto Allee puede generar escenarios de coexistencia, exclusión competitiva o donde ambas especies se extingan. Esto muestra que la persistencia de especies en competencia no depende únicamente de la intensidad de la competencia por recursos, sino también de la capacidad de cada población para sostenerse a bajas densidades, lo que resulta especialmente relevante en contextos de conservación, invasiones biológicas y manejo de poblaciones amenazadas.

El análisis de los dos modelos particulares estudiados en los capítulos 4 y 5 permitió, en primer lugar, ilustrar de manera concreta los distintos escenarios dinámicos que pueden aparecer en sistemas de competencia con efecto Allee sobre ambas especies. A pesar de que dichos modelos utilizan supuestos distintos para modelar el crecimiento, la competencia y el efecto Allee, se demostró que, bajo ciertas condiciones, ambos son topológicamente equivalentes, es decir, presentan la misma dinámica cualitativa. Esta equivalencia no solo fue establecida analíticamente, sino que además se vio reflejada en los retratos de fase y en las simulaciones numéricas. En consecuencia, estos modelos particulares mostraron que formulaciones biológicas distintas pueden dar lugar a una misma organización global del plano de fases, lo que sirvió como motivación para proponer un modelo general capaz de abarcar una familia más amplia de sistemas de competencia con efecto Allee.

A partir de esta observación se formuló y estudió un modelo general bidimensional de competencia con efecto Allee en ambas especies. Bajo las hipótesis estructurales introducidas en el Capítulo 6, fue posible describir todos los escenarios dinámicos admisibles del sistema, determinar que la cantidad de equilibrios interiores y caracterizar cómo cambia la dinámica al variar los umbrales de efecto Allee. En particular, se mostró que el sistema puede presentar 0, 2 o 4 equilibrios interiores en los casos genéricos, y que cada una de estas configuraciones da lugar a una estructura distinta de cuencas de atracción en el primer cuadrante. De esta manera, el análisis no solo permitió establecer cuándo existe coexistencia, sino también distinguir los casos en que una de las especies termina extinguiéndose o aquellos en que ambas poblaciones son conducidas a la extinción dependiendo de sus densidades iniciales.

Desde el punto de vista biológico, estos resultados muestran que la coexistencia estable de dos especies en competencia puede ocurrir cuando el efecto Allee sobre ambas poblaciones es suficientemente débil. En este caso, el sistema admite una región del espacio de fases desde la cual ambas especies logran persistir a largo plazo, lo que refleja un equilibrio entre la presión competitiva y la capacidad de cada población para mantenerse por encima de su umbral de supervivencia. En cambio, cuando el efecto Allee aumenta, la coexistencia deja de ser robusta y comienzan a aparecer regímenes en los que la dinámica conduce a la extinción de una de las especies o incluso a la extinción de ambas. Este hecho resalta la importancia de las cuencas de atracción en la interpretación biológica del modelo y como cambian las separatrices que las limitan, pues el destino de las poblaciones no queda determinado únicamente por los parámetros, sino también por el estado inicial del sistema.

Un aspecto particularmente relevante es que, para umbrales de efecto Allee suficientemente grandes, la cuenca de atracción del equilibrio $(0, 0)$ puede ser no acotada. Biológicamente, esto significa que el tamaño inicial de las poblaciones deja de ser una garantía de persistencia: incluso si ambas especies parten con densidades arbitrariamente grandes, la combinación entre competencia y un efecto Allee suficientemente severo puede conducir las a la extinción. Este resultado muestra que el efecto Allee no solo afecta la viabilidad de poblaciones pequeñas, sino que también puede alterar de manera global la dinámica competitiva, haciendo posible la extinción total en regiones extensas del espacio de fases.

Asimismo, el análisis permitió identificar el papel que juega la asimetría en la competencia. En particular, si una de las especies se ve más afectada por la competencia que

la otra, entonces el umbral de efecto Allee compatible con coexistencia debe ser menor para esa especie. En otras palabras, una población que ya se encuentra en desventaja competitiva solo podrá coexistir a largo plazo si además su efecto Allee no es demasiado fuerte. A medida que los umbrales de Allee aumentan, la dinámica se desplaza hacia escenarios en los que la coexistencia desaparece y solo permanecen posibles la exclusión competitiva o la extinción simultánea. De este modo, el efecto Allee actúa como un mecanismo que amplifica la vulnerabilidad de una especie frente a la competencia, al imponer una restricción adicional sobre las densidades mínimas necesarias para su persistencia.

Al final del estudio del modelo general con efecto Allee en ambas especies en el capítulo 6 se consideró también un caso complementario en el que no se impuso la hipótesis de concavidad de las nulclinas. Aunque este escenario es menos natural desde el punto de vista biológico, su análisis permitió ilustrar qué parte de la estructura dinámica obtenida depende de manera esencial de la concavidad y qué resultados pueden extenderse a un marco más amplio. En este sentido, este caso no solo cumple un rol técnico, sino también conceptual, pues permite apreciar con mayor claridad el alcance de las hipótesis estructurales introducidas en el modelo general.

Posteriormente en el capítulo 7, se estudió una variación del modelo general en la cual solo una de las especies está sujeta a efecto Allee. Aunque este sistema se analiza con herramientas similares a las del caso anterior, la dinámica que aparece es más simple. En este caso, el sistema puede tener a lo más dos equilibrios interiores, y por lo tanto la cantidad de escenarios de coexistencia posibles es menor que cuando ambas especies están sujetas a efecto Allee. Además, mientras en el caso anterior podían aparecer hasta tres o cuatro cuencas de atracción, aquí pueden existir a lo más dos. Desde el punto de vista biológico, esto significa que el sistema presenta menos comportamientos posibles a largo plazo: según los parámetros, puede haber coexistencia o sobrevivencia de una sola de las especies, pero la extinción simultánea de ambas deja de ser un destino asintótico del sistema.

El caso de una sola especie con efecto Allee muestra una interacción más asimétrica entre competencia y persistencia. En particular, se obtuvo que siempre existe una cuenca de atracción asociada a un equilibrio de frontera en el que sobrevive una sola de las especies, lo que significa que, para ciertos rangos de parámetros, una de las poblaciones puede imponerse sistemáticamente sobre la otra. Dependiendo de la intensidad de la competencia y del valor del umbral de efecto Allee, pueden aparecer además escenarios

en los que existe una región de coexistencia estable o regímenes en los que la especie afectada por efecto Allee se extingue mientras la otra persiste. A diferencia del caso con efecto Allee en ambas especies, aquí la dinámica refleja con mayor claridad cómo una sola población sometida a restricciones de baja densidad puede ver alterado su destino por la presión competitiva ejercida por la otra, generando una transición entre coexistencia, exclusión y supervivencia dominante de una de las especies.

En ambos marcos, el análisis de bifurcaciones permitió entender cómo se organizan las transiciones entre los distintos escenarios dinámicos. En el caso de efecto Allee en ambas especies se obtuvieron condiciones para la ocurrencia de bifurcaciones fold, transcriticals y cúspide, las cuales delimitan la aparición, desaparición o cambio de estabilidad de equilibrios al variar los parámetros. En cambio, en el caso en que solo una especie presenta efecto Allee, la estructura de bifurcaciones resulta más restringida: aparecen bifurcaciones fold y transcriticals, pero no la bifurcación cúspide asociada a coexistencia que sí puede ocurrir en el caso anterior. Esto confirma que la pérdida del efecto Allee en una de las especies no solo reduce el número máximo de equilibrios interiores, sino que también simplifica la organización geométrica de las transiciones entre regímenes dinámicos.

Otro aspecto importante de esta memoria es que la teoría desarrollada no quedó restringida a una formulación abstracta, sino que fue aplicada a cinco modelos concretos, cuatro de ellos provenientes de la literatura y uno propuesto en esta tesis a modo de ilustración. En cada caso se mostró cómo, mediante cambios de variables, reparametrizaciones o reescrituras adecuadas, los sistemas pueden llevarse a la forma general correspondiente, identificando explícitamente las funciones κ_i , A_i y ϕ_i , las nulclinas no triviales y las cantidades relevantes para el estudio de bifurcaciones. En este sentido, el capítulo final no solo entrega ejemplos, sino que también muestra cómo utilizar en la práctica el marco teórico desarrollado: dado un modelo concreto de competencia con efecto Allee, proporciona una guía para verificar las hipótesis estructurales y determinar qué resultados generales pueden aplicarse.

En términos más amplios, los resultados de esta memoria aportan una descripción cualitativa de mecanismos que aparecen de forma natural en ecología cuando se combinan competencia y efecto Allee. En poblaciones pequeñas o fragmentadas, donde la reproducción, la cooperación o la defensa frente a depredadores dependen de mantener una densidad mínima, el efecto Allee puede ser determinante para decidir si una especie persiste o colapsa. Si, además, dicha población compite con otra por un recurso

compartido, el panorama se vuelve aún más delicado: una especie puede extinguirse no solo por ser desplazada competitivamente, sino porque la competencia la empuja por debajo de su umbral de viabilidad. Desde esta perspectiva, conocer la estructura de las cuencas de atracción y las bifurcaciones del sistema puede ser de utilidad en problemas de conservación, restauración ecológica, control de invasiones o manejo de poblaciones explotadas, donde interesa saber no solo cuáles son los estados estables posibles, sino también qué intervenciones o qué condiciones iniciales permiten alcanzar uno u otro escenario.

Finalmente, el trabajo deja abiertas varias direcciones de investigación futura. Una primera línea natural consiste en estudiar si la clasificación de escenarios dinámicos obtenida en esta memoria se mantiene al aumentar la dimensión del sistema, por ejemplo al considerar modelos de competencia entre tres especies o, más generalmente, sistemas n -dimensionales con efecto Allee. En ese contexto, sería interesante determinar si siguen apareciendo estructuras análogas de coexistencia, exclusión y extinción total, o si surgen fenómenos nuevos asociados a la mayor dimensión. Una segunda extensión relevante consiste en incorporar dispersión espacial, ya sea mediante sistemas acoplados en parches o a través de ecuaciones de reacción-difusión, con el fin de analizar cómo el movimiento de las especies en el territorio afecta la persistencia y la posibilidad de cruzar umbrales de Allee localmente. Por último, también sería natural considerar modelos en los que la competencia esté mediada por un recurso dinámico compartido, incorporando una tercera ecuación que describa su disponibilidad y agotamiento. Esto permitiría estudiar no solo la persistencia o extinción de las especies, sino también el destino del recurso a largo plazo y la manera en que este retroalimenta la dinámica competitiva. En conjunto, estas extensiones permitirían profundizar en el estudio de la relación entre competencia, efecto Allee y estructura global de las cuencas de atracción, ampliando el alcance del marco general desarrollado en esta memoria.

Bibliografía

- [1] Alfred J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams y Wilkins, 1925.
- [2] Vito Volterra. «Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically». En: *Nature* 118 (1926), págs. 558-560. DOI: [10.1038/118558a0](https://doi.org/10.1038/118558a0).
- [3] G. F. Gause. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.
- [4] David Tilman. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982.
- [5] Thomas W. Schoener. «Alternatives to Lotka-Volterra Competition: Models of Intermediate Complexity». En: *Theoretical Population Biology* 10.3 (1976), págs. 309-333.
- [6] Hal L. Smith. *Monotone Dynamical Systems: An Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems*. Providence, RI: American Mathematical Society, 1995. ISBN: 9780821803523.
- [7] Franck Courchamp, Ludek Berec y Joanna Gascoigne. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press, 2008.
- [8] Gang Wang, Xue-Gong Liang y Fei-Zhi Wang. «The competitive dynamics of populations subject to an Allee effect». En: *Ecological Modelling* 124 (1999). Accepted 2 July 1999, págs. 183-192.
- [9] Marcelo N. Kuperman y Guillermo Abramson. «Allee effect in models of interacting species». En: *The European Physical Journal B* 19.3 (2001), págs. 447-452.
- [10] David S. Boukal y Ladislav Berec. «Lotka–Volterra model with Allee effect: equilibria, coexistence and size scaling of maximum and minimum abundance». En: *Ecological Modelling* 157.2-3 (2002), págs. 147-159.

- [11] Sophia R.-J. Jang. «On the Lotka–Volterra competition system with Allee effects». En: *Computational and Applied Mathematics* 32 (2013), págs. 179-189. DOI: [10.1007/s40314-013-0022-x](https://doi.org/10.1007/s40314-013-0022-x).
- [12] Sophia R.-J. Jang. «Competitive exclusion and coexistence in a Leslie–Gower competition model with Allee effects». En: *Applicable Analysis* 92.7 (2013), págs. 1527-1541. DOI: [10.1080/00036811.2012.688792](https://doi.org/10.1080/00036811.2012.688792).
- [13] Prosenjit Sen, Alakes Maiti y G. P. Samanta. «A Competition Model with Herd Behaviour and Allee Effect». En: *Applied Mathematics and Computation* 218.15 (2012), págs. 7852-7864.
- [14] Mihiri De Silva y Sophia R.-J. Jang. «Competitive exclusion and coexistence in a Lotka–Volterra competition model with Allee effects and stocking». En: *Journal of Biological Dynamics* 8.1 (2014), págs. 1-24.
- [15] Lawrence Perko. *Differential Equations and Dynamical Systems*. New York: Springer, 2001. ISBN: 9780387951164.
- [16] John Guckenheimer y Philip Holmes. *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*. Vol. 42. Applied Mathematical Sciences. New York: Springer, 1983. ISBN: 9780387908199.
- [17] Yuri A. Kuznetsov. *Elements of Applied Bifurcation Theory*. Vol. 112. Applied Mathematical Sciences. Springer, 2023, págs. XXVI, 703. ISBN: 978-3-031-22006-7. DOI: [10.1007/978-3-031-22007-4](https://doi.org/10.1007/978-3-031-22007-4).
- [18] Mircea Ivanescu. *Mechanical Engineer's Handbook*. Oxford, UK: Elsevier, 2001. ISBN: 9780122272221.
- [19] Eusebius J. Doedel y B. E. Oldeman. «AUTO-07P: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations». En: *Concordia University* (2007). Available at: <http://indy.cs.concordia.ca/auto/>.
- [20] Herbert B. Keller. «Numerical solution of bifurcation and nonlinear eigenvalue problems». En: *Applications of Bifurcation Theory* (1977), págs. 359-384. DOI: [10.1016/B978-0-12-197850-9.50014-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-197850-9.50014-1).
- [21] Annick Dhooge, Willy Govaerts y Yuri A. Kuznetsov. «MATCONT: A MATLAB package for numerical bifurcation analysis of ODEs». En: *ACM Transactions on Mathematical Software* 29.2 (2003), págs. 141-164. DOI: [10.1145/779359.779362](https://doi.org/10.1145/779359.779362).

- [22] J. D. Murray. *Mathematical Biology I: An Introduction*. Vol. 17. Interdisciplinary Applied Mathematics. Springer, 2002. DOI: [10.1007/b98868](https://doi.org/10.1007/b98868).
- [23] Robert M. May. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, 1975.
- [24] Josef Hofbauer y Karl Sigmund. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [25] Charles Elton. *Animal Ecology*. Macmillan, 1927.
- [26] C. S. Holling. «Some characteristics of simple types of predation and parasitism». En: *The Canadian Entomologist* 91.7 (1959), págs. 385-398. DOI: [10.4039/Ent91385-7](https://doi.org/10.4039/Ent91385-7).
- [27] Jordi Bascompte et al. «The nested assembly of plant–animal mutualistic networks». En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), págs. 9383-9387. DOI: [10.1073/pnas.1633576100](https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100).
- [28] John N. Holland, Donald L. DeAngelis y Judith L. Bronstein. «Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs». En: *The American Naturalist* 159.3 (2002), págs. 231-244. DOI: [10.1086/338510](https://doi.org/10.1086/338510).
- [29] G. Evelyn Hutchinson. «The Paradox of the Plankton». En: *The American Naturalist* 95.882 (1961), págs. 137-145.
- [30] Hal L. Smith. «Systems of Ordinary Differential Equations Which Generate an Order Preserving Flow: A Survey of Results». En: *SIAM Review* 30.1 (1988), págs. 87-113. DOI: [10.1137/1030010](https://doi.org/10.1137/1030010).
- [31] Horst R. Thieme. *Mathematics in Population Biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2005. ISBN: 9780691123448.
- [32] Morris W. Hirsch, Stephen Smale y Robert L. Devaney. *Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos*. 3rd. Academic Press, 2013.
- [33] Denise Cammarota et al. «Lotka–Volterra model with Allee effect: equilibria, coexistence and size scaling of maximum and minimum abundance». En: *Journal of Mathematical Biology* 87 (2023), pág. 82. DOI: [10.1007/s00285-023-02012-5](https://doi.org/10.1007/s00285-023-02012-5).