Divulgaciones Matemáticas Vol. 9 No. 2(2001), pp. 123–136

Propiedades Cualitativas de un Modelo Depredador-Presa con Retardo

Qualitative Properties of a Predator-Prey Model with Delay

Julio Marín (jmarin@sucre.udo.edu.ve)
Departamento de Matemáticas.
Universidad de Oriente. Nucleo de Sucre.
Mario Cavani (mcavani@sucre.udo.edu.ve)
Departamento de Matemáticas.
Universidad de Oriente. Nucleo de Sucre.

Resumen

En este trabajo estudiamos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales con retardo

$$S'(t) = \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a + S(t)}$$

$$X'(t) = \frac{mX(t)S(t-\tau)}{a + S(t-\tau)} - DX(t),$$

el cual modela la interacción de una población depredadora cuya dinámica depende de la historia pasada de una población presa sobre la cual ésta actúa. Demostramos que este modelo posee un atractor global y caracterizamos parcialmente su dinámica.

Palabras y frases clave: Ecuaciones con retardo, modelo depredador presa. bifurcación de Hopf, disipatividad puntual.

Abstract

In this paper we study the following system of differential equations with time lag:

$$S'(t) = \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a + S(t)}$$

$$X'(t) = \frac{mX(t)S(t-\tau)}{a + S(t-\tau)} - DX(t),$$

Recibido 2000/04/28. Revisado 2001/04/01. Aceptado 2001/05/24.
MSC (2000): Primary 39B82, 34K60

which models the interaction of a predator population whose dynamics depends on the past history of a prey population on which it is acting. We show that this model has a global attractor and we partially characterize its dynamics.
Key words and phrases: Equations with delay, predator-prey model, Hopf bifurcation, pointwise dissipation,

1 Introducción

En este trabajo consideramos el sistema depredador presa con retardo,

$$\begin{aligned} S'(t) &= \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a + S(t)} \\ X'(t) &= \frac{mX(t)S(t-\tau)}{a + S(t-\tau)} - DX(t), \end{aligned} \tag{1}$$

con condiciones iniciales $S_0 = \phi$, $\phi \in C([-\tau, 0], R^+)$ y $X(0) = X_0 \geq 0$, $\tau > 0$ es el retardo.

$X(t)$ denota la densidad de la población depredadora en el tiempo t, $S(t)$ denota la densidad de la población presa en el tiempo t, m la máxima tasa de crecimiento para el depredador, D la tasa de mortalidad correspondiente al depredador, a la tasa de saturación media, esto es, la densidad de la población presa bajo la cual la cantidad de alimento ingerido por el depredador es igual a la mitad del máximo, γ la tasa intrínseca de crecimiento de la población presa. K la capacidad de carga de la población presa.

Obsérvese que para $\tau = 0$ se obtiene el modelo estudiado en [7] y [8]. Es de notar que el sistema (1) es un caso particular del modelo estudiado por Zhao y otros [11], tomando $g(s) = \gamma(1 - s/K)$ y $p(s) = h(s) = ms/(a + s)$ y $\nu = D$. En este trabajo probamos que el sistema (1) posee un atractor global en $C([-\tau, 0], R^2)$. Además, se dan condiciones para la existencia de soluciones periódicas de amplitud pequeña vía bifurcaciones de Hopf.

2 Existencia del atractor global

El siguiente resultado es el aporte principal de nuestro trabajo y nos indica que biológicamente el modelo se comporta bien; esto es, para condiciones iniciales positivas las soluciones siguen siendo positivas. Además demostramos que el sistema es puntualmente disipativo. Observamos que la prueba de la disipatividad puntual contenida en [11] no es satisfactoria.

Teorema 1. *Sea*

$$E = \{\phi = (\psi_1, \psi_2) \in C([-\tau, 0], R^2) : \psi_1(\theta) \geq 0, \psi_2(\theta) \geq 0\}$$

entonces, E es positivamente invariante bajo el flujo inducido por el sistema (1). Más aún, el sistema (1) es puntualmente disipativo y el conjunto absorbente; es decir, el conjunto donde eventualmente entran todas las soluciones y permanecen allí, es $B = [0, K] \times [0, M_1]$, donde $M_1 = \gamma(a + K + 1)/m$.

Demostración. Para $t \in [0, \tau]$, de la segunda ecuación de (1)se tiene, que

$$\frac{X'(t)}{X(t)} = \frac{mS(t-\tau)}{a + S(t-\tau)} - D.$$

Luego

$$X(t) = X(0)\exp\left(\int_0^t \left(\frac{mS(\theta-\tau)}{a + S(\theta-\tau)} - D\right) d\theta\right). \tag{2}$$

Como $S(t) = \psi_1(t)$ para $[-\tau, 0]$, se tiene que

$$X(t) = X(0)\exp\left(\int_0^t \left(\frac{m\psi_1(\theta-\tau)}{a + \psi_1(\theta-\tau)} - D\right) d\theta\right).$$

De esta manera para $t \in [0, \tau]$, $X(t)$ queda completamente determinada por la expresión anterior. Consideremos entonces los valores de la función $X(t)$ en $[0, \tau]$ para plantear el problema de valor inicial

$$\begin{aligned} S'(t) &= \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a + S(t)}, \\ S(0) &= \psi_1(0) > 0. \end{aligned} \tag{3}$$

Observe que

$$S(t) = S(0)\exp\left(\int_0^t \left(\gamma(1 - \frac{S(\theta)}{K}) - \frac{mX(\theta)}{a + S(\theta)}\right) d\theta\right). \tag{4}$$

Por lo tanto, $S(t) > 0$ para todo $t \geq 0$.

Sea $[0, T]$ el intervalo maximal de definición de la solución de (3). Para $t \in [0, T]$ se cumple que

$$S'(t) < \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K})$$

Comparando con las soluciones de la ecuación diferencial

$$\begin{aligned} Z'(t) &= \gamma(1 - \frac{Z(t)}{K})Z(t) \\ Z(0) &= \psi_1(0) > 0 \end{aligned}$$

se cumple que $0 \leq S(t) \leq Z(t)$ para $t \in [0, T]$.

Teniendo en cuenta que $Z = K$ es asintóticamente estable y atrae al intervalo $(0, \infty)$ tenemos que: Dado $\mu > 0$, suficientemente pequeño, existe $T_1 = T_1(\mu, \phi(0)) \in [0, T]$ tal que si $t > T_1$ entonces

$$0 < S(t) < Z(t) < K + \mu. \tag{5}$$

De donde $S(t)$ es acotada en su intervalo maximal de definición, digamos que, $S(t) < M$. Ahora, sea

$$f(t, S(t)) = \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a + S(t)},$$

la parte derecha de la ecuación (3). Entonces, $|f(t, S(t))| \leq \gamma M + \frac{\gamma}{K}M^2 + mL$, donde $L = \max\{X(t) : t \in [0, \tau]\}$. Luego $f(t, S)$ está acotada, de lo que se deduce que $S(t)$ está definida en todo $[0, \tau]$. Por lo tanto, el problema de valor inicial (3) tiene una solución única definida en $[0, \tau]$. Determinada dicha solución se procede a hallar $X(t)$ en el intervalo $[\tau, 2\tau]$ y así sucesivamente, lo que nos dice que el método de integración paso a paso es aplicable y ambas soluciones son prolongables a toda la recta. Como $S(0) = \psi_1(0) > 0$ y $X(0) = X_0 > 0$, las expresiones (2) y (4) muestran que las soluciones del sistema (1) son positivas para $t > 0$, y el proceso que conduce a (5) muestra que la solución $S(t)$ del sistema (1) es acotada para $t \geq 0$. Falta mostrar que $X(t)$ es acotada, para hacer esto, consideremos dos casos:

Caso 1. Supongamos que $\frac{mK}{a + K} < D$. Para $\mu > 0$, como $h(s) = \frac{ms}{a + s}$ es creciente se tiene

$$X'(t) < X(t)\left(\frac{m(K + \mu)}{a + K + \mu} - D\right).$$

Por otro lado, para $\mu > 0$ suficientemente pequeño, por la continuidad de $h(s)$ tenemos que

$$\frac{m(K + \mu)}{a + K + \mu} \leq D.$$

De esta forma resulta

$$\frac{X'(t)}{X(t)} < \frac{m(K+\mu)}{a+K+\mu} - D < 0, \quad t > T_1 + \tau$$

y así

$$\limsup_{t\to+\infty} X(t) = 0.$$

De lo que se concluye que $X(t)$ es acotada.

Por lo tanto, $(S(t), X(t))$ es acotada.

Caso 2. Supongamos que $\dfrac{mK}{a+K} \geq D$. Teniendo en cuenta (5) se tiene que

$$S(t) < K + 1 \tag{6}$$

para $t > T_1$. Sea

$$M_1 = \gamma \frac{(a+K+1)}{m}$$

Aseguramos que no puede existir un instante $T_2 = T_2(M_1, \phi(0)) > 0$ tal que

$$X(t) \geq M_1, \tag{7}$$

para todo $t \geq T_2$. En efecto, supongamos que (7) se cumple entonces

$$\begin{aligned} S'(t) &\leq S(t)\left[\gamma(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)}{a+K+1}\right] \\ &\leq S(t)\left[\gamma(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{m}{a+K+1}M_1\right] = -\frac{\gamma}{K}S^2(t). \end{aligned}$$

para todo $t \geq T_2$.

Comparando las soluciones, queda claro que la componente $S(t)$, solución del sistema (1), satisface que $0 < S(t) < Y(t)$, donde $Y(t)$ es una solución de la ecuación diferencial

$$Y'(t) = -\frac{\gamma}{K}Y^2(t), \quad Y(0) > 0. \tag{8}$$

Como las soluciones del problema de valor inicial (8) tienden a cero cuando $t \to +\infty$, queda claro que $S(t) \to 0$ conforme $t \to +\infty$. Tomando en cuenta que la función $h(s) = ms/(a+s)$ es continua y estrictamente creciente para $s \geq 0$, con $h(0) = 0$ y $h(K) = mK/(a+K) \geq D$, y que $S(t) \to 0$, cuando $t \to +\infty$ podemos asegurar la existencia de un instante T_3 tal que

$$\frac{mS(t-\tau)}{a+S(t-\tau)} \leq \frac{D}{2} \tag{9}$$

para todo $t \geq T_3 + \tau$.

Por lo tanto, de la segunda ecuación de (1) tenemos el siguiente estimado

$$\begin{aligned} X'(t) &= X(t)\left[-D + \frac{mS(t-\tau)}{a+S(t-\tau)}\right] \\ &\leq X(t)(\frac{D}{2} - D) = -\frac{D}{2}X(t) \end{aligned}$$

para $t \geq T_3 + \tau$. Por lo tanto,

$$\lim_{t\to+\infty} X(t) = 0$$

lo que contradice que $X(t) \geq M_1$ para todo $t \geq T_2$.

Ahora definamos la siguiente función $\psi(t) = X(t) - M_1$. Si existe un t_0 tal que $\psi(t) \neq 0$ para todo $t > t_0$, diremos que el número de ceros de ψ es finito. Si esto no es cierto, diremos que los ceros son infinitos; en este último caso existe una sucesión de tiempos $\{t_n\}$ con $t_n \to +\infty$, cuando $n \to \infty$, tal que $\psi(t_n) = 0$.

Si los ceros de $\psi(t)$ son finitos, entonces $0 < X(t) < M_1$ para todo $t \geq t_0$, puesto que hemos visto de los cálculos anteriores que es imposible que ocurra lo contrario, es decir,

$$X(t) \geq M_1.$$

Con lo cual culminaría la demostración del Teorema.

Si los ceros de $\psi(t)$ son infinitos, los ceros de $\psi(t)$ dividen al eje t en una sucesión de intervalos $J_n = (t_n, t_{n+1})$, $n \geq 1$, donde $\psi(t_n) = 0$, y $\psi(t)$ tiene el mismo signo. Supongamos que $\psi(t) \geq 0$ para todo $t \in J_{2n-1}$, $n = 1, 2, 3, \ldots$, y escojamos una sucesión de puntos $l_n \in J_{2n-1}$ tal que $l_n \to \infty$ cuando $n \to \infty$, $X'(l_n) \geq 0$. De la relación (6) tenemos que $S(t-\tau) \leq K+1$ para $t > T_1 + \tau$, y por ser $h(s)$ creciente tenemos que

$$X'(t) \leq X(t)\left(\frac{m(K+1)}{a+K+1} - D\right)$$

para $t \geq T_1 + \tau$. Hagamos $\Delta = \dfrac{m(K+1)}{a+K+1} - D$. Entonces $\Delta > 0$, puesto que $\dfrac{m(K+1)}{a+K+1} \geq \dfrac{mK}{a+K} \geq D$. De esta manera,

$$X'(t) \leq \Delta X(t), \quad \text{para } \; t \geq T_1 + \tau.$$

Entonces, integrando de t_1 a t_2 con $t_2 > t_1 \geq T_1 + \tau$ se tiene que

$$\int_{t_1}^{t_2} \frac{X'(t)}{X(t)} dt \leq \int_{t_1}^{t_2} \Delta dt.$$

Entonces

$$X(t_2) \leq X(t_1)\exp[\Delta(t_2 - t_1)], \quad \text{para} \ \ t_2 > t_1 \geq T_1 + \tau$$

y

$$t_2 - t_1 \geq \Delta^{-1} \ln\left(\frac{X(t_2)}{X(t_1)}\right). \tag{10}$$

Utilizando este estimado tenemos que

$$l_n - t_{2n-1} \geq \Delta^{-1} \ln\left(\frac{X(l_n)}{X(t_{2n-1})}\right).$$

Es claro que en J_{2n-1}, $X(t) > M_1$. Por lo que no se pierde generalidad si suponemos además que la sucesión $\{l_n\}$ es tal que $X(l_n) = M_1 \exp(\Delta(T_1 + T_3 + \tau))$ de donde se deduce que

$$l_n - t_{2n-1} \geq T_1 + T_3 + \tau. \tag{11}$$

Por los mismos argumentos usados anteriormente resulta claro que $0 < S(t) < Y(t)$, $t \in J_{2n-1}$, donde $Y(t)$ es la solución de (8), y como $Y(t) \to 0$, $t \to \infty$ se cumple que $S(l_n) \to 0$, $n \to \infty$. Por la expresión (11) y los mismos argumentos de antes se obtiene que

$$\frac{mS(l_n - \tau)}{a + S(l_n - \tau)} \leq \frac{D}{2}.$$

De esto resulta que

$$X'(l_n) \leq -\frac{D}{2}X(l_n) < 0$$

lo que contradice que $X'(l_n) \geq 0$ y por lo tanto no puede haber un número infinito de ceros. En consecuencia, $X(t)$ es acotada. De lo que se concluye que $(S(t), X(t))$ son acotadas. $\square$

Corolario 1. *El sistema* (1) *tiene un atractor global en* $C([-\tau, 0], R^2_+)$.

Demostración. Para cualquier par de condiciones iniciales $(\phi, \psi) \in C$ $(S(t, \phi, \psi), X(t, \phi, \psi))$ es una solución de (1) y definamos el operador $T(t) : C([-\tau, 0], R^2_+) \to C([-\tau, 0], R^2_+)$ por

$$T(t)(\phi, \psi)(\theta) = (S(t + \theta, \phi, \psi), X(t, \phi, \psi)), \quad -\tau \leq \theta \leq 0.$$

Entonces $T(t)$ es compacto y completamente continuo para $t > \tau$, ver [5]. Además, $T(t)$ es puntualmente disipativo y por lo tanto existe un atractor global en C. $\square$

3 Puntos de equilibrio y estudio de su estabilidad local

Ahora buscaremos los puntos de equilibrio (s^*, x^*) del sistema (1). Para lo cual es preciso resolver el siguiente sistema:

$$\begin{aligned} \gamma s^*(1 - \frac{s^*}{K} - \frac{mx^*}{\gamma(a+s^*)}) &= 0, \\ x^*(\frac{ms^*}{a+s^*} - D) &= 0. \end{aligned}$$

Se deduce que los puntos de equilibrio son:

$$\begin{aligned} E_0 &= (0,0), \\ E_K &= (K,0), \\ E^* &= (s_0, x_0), \end{aligned}$$

donde $s_0 = \dfrac{aD}{m-D}$, $x_0 = \dfrac{\gamma}{mK}(K - s_0)(a + s_0)$ con $m > D$ y $0 < s_0 < K$.

El siguiente teorema nos dice que los puntos de equilibrio E_0, E_K y E^* tienen el mismo comportamiento local que en el caso sin retardo.

Teorema 2. *Si $m - D < 0$ ó $\dfrac{aD}{m-D} > K$, los únicos puntos de equilibrio del sistema (1) son E_0 y E_K, siendo E_0 una silla y E_K local asintóticamente estable.*

Demostración. Linealizando el sistema (1) alrededor de la solución (s^*, x^*) se obtiene el sistema

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma - \frac{2\gamma}{K}s^* - \frac{mx^*a}{(a+s^*)^2} & -\frac{ms^*}{a+s^*} \\ 0 & \frac{ms^*}{a+s^*} - D \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \frac{max^*}{(a+s^*)^2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t-\tau) \\ X(t-\tau) \end{pmatrix}. \qquad (12)$$

Para $(s^*, x^*) = (0,0)$, el sistema (12) se escribe como

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma & 0 \\ 0 & -D \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto, el polinomio característico es:

$$(\lambda - \gamma)(\lambda + D) = 0.$$

Así, los valores característicos son $\lambda = \gamma$, $\lambda = -D$. Como $\gamma > 0$, E_0 es una silla.

Para $(s^*, x^*) = (K, 0)$, el sistema (12) se escribe como

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\gamma & \frac{-mK}{a+K} \\ 0 & \frac{mK}{a+K} - D \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix}.$$

El polinomio característico es

$$(\lambda + \gamma)(\lambda - \frac{mK}{a+K} + D) = 0.$$

Si $m < D$ se tiene que

$$\frac{mK}{a+K} - D < m - D < 0.$$

Si $K < aD/(m-D)$, E_K es local asintóticamente estable. Por otro lado, obsérvese que si $mK/(a+K) > D(m-D > 0)$ se tiene que el punto E_K es un punto silla (inestable). $\square$

Teorema 3. *Si $aD/(m-D) < K$ y $m - D > 0$ entonces el único punto interior del cono $C = C([-\tau, 0], R_+^2)$ es E^*. Es decir, E^* existe si y sólo si $m - D > 0$ y $aD/(m-D) < K$. Además, el punto de equilibrio E^* es local asintóticamente estable si $K < a + 2s_0$.*

Demostración. Para $(s^*, x^*) = (s_0, x_0)$ el sistema (12) se escribe como

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s_0[\frac{-\gamma}{K} + \frac{mx_0}{(a+s_0)^2}] & -D \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix}$$
$$+ \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \frac{max_0}{(a+s_0)^2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t-\tau) \\ X(t-\tau) \end{pmatrix}.$$

Haciendo $\alpha = s_0[\frac{\gamma}{K} - \frac{mx_0}{(a+s_0)^2}]$, y $\omega = \frac{max_0}{(a+s_0)^2}$ tenemos

$$\begin{pmatrix} u'(t) \\ v'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\alpha & -D \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \omega & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t-\tau) \\ v(t-\tau) \end{pmatrix}. \quad (13)$$

El cuasipolinomio característico es:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \alpha\lambda + \omega D e^{-\lambda\tau}. \tag{14}$$

Multipliquemos cada miembro de la ecuación (14) por $\tau^2 e^{\lambda\tau}$ obteniéndose

$$\tau^2 e^{\lambda\tau} p(\lambda) = \left((\tau\lambda)^2 + \alpha\tau(\lambda\tau)\right) e^{\lambda\tau} + \tau^2\omega D.$$

Hagamos $H(z) = (z^2 + Az)e^z + B$ donde $A = \alpha\tau$, $B = \tau^2\omega D$. Obsérvese que, A y B son reales con $B > 0$ pues $\tau > 0$, $\omega > 0$, $D > 0$ y el signo de A es el signo de α.

Siguiendo el Teorema A.6 del apéndice del libro de J. Hale [5], tenemos que todas las raíces de $H(z)$ tienen parte real negativa si y sólo si $\dfrac{A}{B} > \dfrac{\operatorname{sen}(\xi)}{\xi}$ donde ξ es la única raíz de la ecuación $\xi = Acot(\xi)$, $0 < \xi < \dfrac{\pi}{2}$ con $A > 0$ y $B > 0$.

En nuestro caso,

$$A = \tau s_0\left(\frac{\gamma}{K} - \frac{m x_0}{(a+s_0)^2}\right) = \frac{-\tau s_0 \gamma}{K(a+s_0)}[K - a - 2s_0].$$

Por lo tanto, $A > 0$ si $K < a + 2s_0$. Esto significa que si $K < a + 2s_0$ entonces $H(z)$ tiene todos sus ceros con parte real negativa. □

4 Bifurcación de Hopf

Ahora enunciaremos y demostraremos otro resultado importante de este trabajo, el cual nos da condiciones para la aparición de soluciones periódicas de amplitud pequeña del sistema depredador presa (1). En la demostración utilizamos la versión del Teorema de Bifurcación de Hopf dada en el libro de Hale y Lunel [6].

Teorema 4. *Consideremos el punto de equilibrio de coordenadas positivas*

$$(s_0, x_0) = \left(\frac{aD}{m-D}, \frac{\gamma}{mK}(K - s_0)(a + s_0)\right),$$

donde $m > D > 0$, $0 < s_0 < K < a + 2s_0$. *Entonces, utilizando el retardo* τ *como parámetro de bifurcación, existe un valor de*

$$\tau = \tau_0$$

tal que el sistema (1) presenta una bifurcación de Hopf en este valor del parámetro τ, *además* $\tau_0 > 0$.

Demostración. Con el propósito de fijar el espacio de las funciones continuas, tomar τ como parámetro de bifurcación y facilitar los cálculos haremos un cambio en la escala de tiempo, bajo el cual, se fija retardo en uno y τ pasa a ser un parámetro de la ecuación. Sea

$$s = \frac{t}{\tau}, \;\; \overline{S}(s) = S(\tau s), \;\; \overline{X}(s) = X(\tau s),$$

entonces el sistema (1) puede escribirse, reemplazando $\overline{S}$ por S y $\overline{X}$ por X y s por t de nuevo,

$$\begin{aligned} S'(t) &= \tau\left[\gamma S(t)(1-\frac{S(t)}{K}) - \frac{mX(t)S(t)}{a+S(t)}\right] \\ X'(t) &= \tau\left[\frac{mX(t)S(t-1)}{a+S(t-1)} - DX(t)\right]. \end{aligned} \tag{15}$$

Linealizando el sistema (15) alrededor de la solución (s^*, x^*) se obtiene el sistema

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \tau\left(\gamma - \frac{2\gamma}{K}s^* - \frac{mx^*a}{(a+s^*)^2}\right) & -\frac{\tau m s^*}{a+s^*} \\ 0 & \tau\left(\frac{ms^*}{a+s^*} - D\right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix}$$

$$+ \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \frac{\tau m a x^*}{(a+s^*)^2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t-1) \\ X(t-1) \end{pmatrix}. \tag{16}$$

Para $(s^*, x^*) = (s_0, x_0)$ el sistema (16) se escribe como

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ X'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \tau s_0[\frac{-\gamma}{K} + \frac{mx_0}{(a+s_0)^2}] & -\tau D \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t) \\ X(t) \end{pmatrix}$$

$$+ \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \frac{\tau m a x_0}{(a+s_0)^2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S(t-1) \\ X(t-1) \end{pmatrix}.$$

Haciendo $\alpha = s_0[\frac{\gamma}{K} - \frac{mx_0}{(a+s_0)^2}]$, y $\omega = \frac{max_0}{(a+s_0)^2}$ tenemos

$$\begin{pmatrix} u'(t) \\ v'(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\tau\alpha & -\tau D \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \tau\omega & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t-1) \\ v(t-1) \end{pmatrix}.$$

El cuasipolinomio característico es:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \tau\alpha\lambda + \tau^2\omega De^{-\lambda}. \tag{17}$$

Sea $\lambda = \mu + i\sigma$; sustituyendo en (17) tenemos

$$\mu^2 - \sigma^2 + \tau\alpha\mu + D\omega\tau^2 e^{-\mu}\cos\sigma + i(2\mu\sigma + \tau\alpha\sigma - D\omega\tau^2 e^{-\mu}\operatorname{sen}\sigma) = 0$$

Así, la parte real y parte imaginaria del cuasipolinomio característico son respectivamente

$$\mu^2 - \sigma^2 + \tau\alpha\mu + D\omega\tau^2 e^{-\mu}\cos\sigma = 0,$$

$$2\mu\sigma + \tau\alpha\sigma - D\omega\tau^2 e^{-\mu}\operatorname{sen}\sigma = 0.$$

Haciendo $\mu = 0$, $\sigma > 0$, tenemos

$$-\sigma^2 + D\omega\tau^2\cos\sigma = 0, \qquad \tau\alpha\sigma - D\omega\operatorname{sen}\sigma = 0.$$

Escribiendo $\sigma = \tau\beta$. Entonces,

$$\beta^2 = D\omega\cos\tau\beta, \quad \alpha\beta = D\omega\operatorname{sen}\tau\beta.$$

Elevando al cuadrado y sumando tenemos

$$\beta^4 + \alpha^2\beta^2 = D^2\omega^2. \tag{18}$$

Resolviendo la ecuación (18) para β obtenemos dos raíces reales dadas por

$$\beta = \pm\sqrt{\frac{-\alpha^2 + \sqrt{\alpha^4 + 4D^2\omega^2}}{2}}$$

Claramente, $\beta_1 = \sqrt{\dfrac{-\alpha^2 + \sqrt{\alpha^4 + 4D^2\omega^2}}{2}}$ y $\beta_2 = -\beta_1$ son raíces simples de la ecuación (18).

Para resolver la ecuación

$$\beta_1^2 = D\omega\cos(\tau\beta_1), \tag{19}$$

para el τ positivo más pequeño, consideremos la expresión $\beta_1^2 - D\omega\cos(\tau\beta_1)$. Como ésta es igual a $\beta_1^2 - D\omega < 0$ cuando $\tau = 0$ e igual a $\beta_1^2 > 0$ cuando $\tau = \pi/(2\beta_1)$, (19) tiene una raíz positiva más pequeña $\tau = \tau_0$ en el intervalo $(0, \pi/(2\beta_1)$. En efecto,

$$\tau_0 = \frac{1}{\beta_1}\cos^{-1}\left(\frac{\beta_1^2}{D\omega}\right), \qquad 0 < \tau_0 < \frac{\pi}{2\beta_1}.$$

Ahora calculemos $\alpha'(\tau_0)$. Derivando (17) con respecto a τ, obtenemos

$$\frac{d\lambda(\tau)}{d\tau} = -\frac{\alpha\lambda + 2\tau\omega D\lambda e^{-\lambda}}{2\lambda + \tau\alpha - \tau^2\omega D e^{-\lambda}}$$

y entonces

$$\alpha'(\tau_0) = \Re\left(\frac{d\lambda(\tau_0)}{d\tau}\right) = \frac{\tau_0(\alpha^4 + 4\omega^2 D^2)^{1/2}}{(\frac{\tau_0\alpha}{\beta_1} - \beta_1)^2 + (2 + \tau_0\alpha)^2} > 0.$$

por lo tanto el sistema (1) tiene una bifurcación de Hopf en $\tau = \tau_0$, $\tau_0 > 0$. □

Referencias

[1] Cavani, M., *Comportamiento asintótico y unicidad de un ciclo límite en un sistema depredador presa*, Tesis de Maestría, UDO-Sucre, 1983.

[2] Cavani, M., Lizana M., Smith H. *Stable periodic orbits for a predator-prey model with delay*, J. of Math. Anal. and Appl. **249** (2000), 324–339.

[3] Diekmann, O., Van Gils, S. A., Verduyn Lunel, S. M., Walther, H. O. *Delay Equations Functional-, Complex-, and Nonlinear Analysis* Springer-Verlag, New York, (1995).

[4] Freedman, H., I. So, J. Waltman, P. *Coexistence in a model of competition in the chemostat incorporating discrete delays*, SIAM J. Appl. Math., **49**, 859-870, 1989.

[5] Hale, J. K., *Theory of functional differential equations*, Springer-Verlag, New York, 1977.

[6] Hale, J. K., Lunel, S. V., *Introduction to Functional Differential Equations*, Springer- Verlag, New York, 1993.

[7] Hsu, S. B., Hubbell, S. P., Waltman, P., *Competing Predators*, SIAM J. Appl. Math., **35**, 617-625, 1978.

[8] Hsu, S. B., Hubbel, S. P., Waltman, P., *A contribution to the theory of competing predators*, Ecol. Monogr., **48**, 337-349, 1978

[9] Kuang, Y., *Global stability of Gause-type predator-prey systems*, J. Math. Biol., **28**, 463-474, 1990.

[10] Kuang, Y., *Delay Differential Equations With Aplications in Population Dynamics*, Academics Press, Boston, 1993.

[11] Zhao, T., Kuang, Y., Smith, H. L. *Global existence of periodic solutions in a class of delayed Gause-type predator-prey systems*, Nonlinear Analysis, theory, methods & aplications, **26**, 1996.