

Análisis de estabilidad de un modelo predador-presa tritrófico con interacción interespecífica y respuesta funcional mixta

Stability analysis of a predator-prey tritrophic model with interspecific interaction and mixed functional response

 Wilson Mejías Caballero¹

 w.a.mejias@gmail.com

¹ Departamento de información y economía forestal,
Instituto Forestal
Santiago, Chile

Recepción: 2025-10-01 | Aceptación: 2025-12-05 | Publicación: 2025-12-15

Citación recomendada: Mejías Caballero, W.(2025). '*Análisis de estabilidad de un modelo predador-presa tritrófico con interacción interespecífica y respuesta funcional mixta*'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R03, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.03



This open access article is licensed under a Creative Commons Attribution International (CC BY 4.0) <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.
Support:

RESUMEN

Este estudio presenta un modelo tritrófico que describe las interacciones entre una presa, un predador dominante y un mesopredador, incorporando depredación intragremial, competencia interespecífica y respuestas funcionales mixtas (tipo III para el predador tope y tipo II para el mesopredador). A través de un análisis de estabilidad local, se identifican las condiciones bajo las cuales puede sostenerse la coexistencia de las tres especies. Los resultados revelan que el equilibrio con coexistencia solo es viable en un subconjunto estrecho del espacio de parámetros, lo que evidencia la fragilidad estructural del sistema. El mesopredador se destaca como el componente más vulnerable, susceptible a ser excluido ante variaciones en tasas de consumo o mortalidad, especialmente cuando enfrenta simultáneamente presión del predador dominante y una oferta limitada de presas. Asimismo, se destaca el papel clave de la capacidad de carga de la presa como parámetro clave, capaz de inducir transiciones cualitativas en la dinámica del sistema y definir umbrales críticos para la persistencia de los niveles tróficos superiores. Este trabajo aporta una base teórica para comprender cómo se configura la estabilidad ecológica en sistemas con competencia intragremial y ofrece criterios relevantes para la conservación en ecosistemas sujetos a presión antrópica o fragmentación.

Palabras Claves:

Biomatemática, Ecología Matemática, Biotecnología Matemática, modelo tritrófico, depredación intragremial, respuesta funcional mixta

ABSTRACT

This study presents a tritrophic model describing the interactions among a prey, a dominant predator, and a mesopredator, incorporating intraguild predation, interspecific competition, and mixed functional responses (Type III for the top predator and Type II for the mesopredator). Through local stability analysis, the conditions under which the coexistence of the three species can be sustained are identified. The results reveal that the coexistence equilibrium is viable only within a narrow subset of the parameter space, thus highlighting the structural fragility of the system. The mesopredator stands out as the most vulnerable component, susceptible to exclusion due to variations in consumption or mortality rates, especially when simultaneously facing pressure from the dominant predator and a limited prey supply. Likewise, the key role of the prey's carrying capacity is highlighted as a crucial parameter, capable of inducing qualitative transitions in the system's dynamics and defining critical thresholds for the persistence of the higher trophic levels. This work provides a theoretical basis for understanding how ecological stability is configured in systems with intraguild competition and offers relevant criteria for conservation in ecosystems subjected to anthropic pressure or fragmentation.

Keywords:

Biomathematics, Mathematical Ecology, Mathematical Epidemiology, tritrophic model, intraguild predation, mixed functional response

2020 AMS Mathematics Subject Classification: Primary: 92B05; Secondary: 34D20, 92D25

INTRODUCCIÓN

Comprender la dinámica de los ecosistemas requiere analizar las interacciones entre las especies que los componen. Entre estas interacciones, las relaciones tróficas permiten explicar cómo fluye la energía a través de los niveles biológicos y cómo se estructura la biodiversidad. La ecología teórica ha abordado estas relaciones mediante el desarrollo de modelos que representan de forma simplificada las complejas redes de alimentación que sostienen a las comunidades naturales.

CADERAS TRÓFICAS

Las cadenas tróficas representan la jerarquía de los organismos según su rol en el flujo de energía de los ecosistemas. En la base se encuentran los productores primarios o autótrofos, como plantas y algas, que convierten la energía solar en biomasa. Estos son consumidos por los herbívoros o consumidores primarios. Luego, aparecen los mesopredadores, que se alimentan de herbívoros, y finalmente los predadores tope o dominantes, que consumen tanto a mesopredadores como a grandes herbívoros (Di Bitetti, 2008).

Los predadores dominantes cumplen un rol regulador crucial en los ecosistemas, ya que afectan no solo a sus presas directas, sino también a niveles tróficos inferiores mediante efectos en cascada, modificando la abundancia y distribución de diversas especies (Rumiz, 2010; Di Bitetti, 2008).

DEPREDACIÓN

Dentro de las interacciones que ocurren entre diferentes especies, una de las más importantes para la estructuración de comunidades ecológicas es la depredación (Romo and Caicova, 2007). Esta interacción adquiere una dimensión particular cuando ocurre entre especies que pertenecen a un mismo gremio trófico, es decir, aquellas que comparten nichos similares. En este contexto, se denomina depredación intragremio (Polis *et al.*, 1989).

La depredación intragremio puede emergir en escenarios donde especies simpátricas compiten por recursos semejantes. Esta situación puede derivar en competencia por interferencia, en la que los competidores menos eficientes interfieren directamente con los más especializados, lo cual puede culminar en actos de depredación entre ellos (Polis *et al.*, 1989; Palomares and Caro, 1999; Grassel *et al.*, 2015). A diferencia de otras formas de competencia, esta interacción incluye el ataque, la muerte y el consumo del individuo afectado (Polis and Holt, 1992).

MODELOS PREDADOR-PRESA

Uno de los métodos más básicos para proyectar los cambios en el tiempo de una población son las ecuaciones diferenciales (Kitzes, 2022). La idea fundamental es utilizar una ecuación que, a partir del número actual de individuos, permita estimar el tamaño poblacional en un periodo futuro.

En ecología teórica, los modelos predador-presa constituyen herramientas esenciales para representar las dinámicas entre especies que interactúan tróficamente. Estos modelos permiten explorar cómo la depredación influye en la estabilidad y la coexistencia dentro de las comunidades ecológicas.

Uno de los primeros modelos de ecuaciones diferenciales aplicados a relaciones interespecíficas fue desarrollado por Lotka y Volterra. Esta formulación corresponde a una extensión del modelo logístico de crecimiento individual de las especies, al que se le incorpora un parámetro de interacción entre estas (Kitzes, 2022).

A partir de este enfoque, se han desarrollado diversas formulaciones matemáticas que dieron origen a modelos teóricos cada vez más complejos para representar la interacción entre especies. La literatura científica reciente sobre modelos predador-presa ha abordado temas como el análisis de los patrones temporales en función de diferentes respuestas funcionales (Majumdar *et al.*, 2022; Naik *et al.*, 2022a; Jana and Kumar Roy, 2022; Barman and Ghosh, 2022), así como los efectos ecológicos conocidos como el “efecto Allee” y el “efecto miedo” en las presas (Li *et al.*, 2022; Naik *et al.*, 2022b; Devi and Jana, 2022; Lan *et al.*, 2022; Gökçe, 2022).

En particular, los modelos tritróficos extienden este marco al incluir múltiples niveles tróficos, permitiendo representar sistemas donde coexisten varios predadores que compiten por presas comunes. Estos modelos ofrecen una descripción más realista de la complejidad ecológica, facilitando el análisis de mecanismos como la depredación intragremio y la competencia trófica entre predadores.

RESPUESTAS FUNCIONALES

La respuesta funcional es la relación entre la tasa de depredación (Presas/tiempo) y la densidad de presas (Smith and Smith, 2007). Holling (1965) tipificó las respuestas funcionales en tres clases diferentes:

Tipo I: Esta respuesta funcional se basa en el supuesto de que el cambio en la densidad de la población de predadores es proporcional a la densidad de la población de presas disponible (x). La expresión matemática asociada a esta respuesta corresponde a

$$h(x) = \begin{cases} \gamma x & \text{si } 0 \leq x < c \\ \gamma c & \text{si } c > x, \end{cases}$$

donde x es la densidad de presas. Se puede entender que existe un aumento lineal de consumo de los predadores respecto a la densidad de población de presas, llegando a un punto donde este valor es constante (Ej: fitoplancton y zooplancton).

Tipo II: En este tipo de respuesta el número de presas consumidas por el predador se incrementa pero con una tasa de-

creciente, en función del incremento de la densidad de la presa (Badii *et al.*, 2013). Es la llamada respuesta Monod de tipo hiperbólica, donde el parámetro γ es la tasa máxima de consumo percápita y a es la tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo (Garay-Gonzales, 2020). El modelo que describe este comportamiento es

$$h(x) = \frac{\gamma x}{a+x}.$$

Tipo III: Los predadores con este tipo de respuesta tienen una dieta basada en distintas especies de presas y su consumo es proporcional a sus abundancias, cambiando a las especies más abundantes y por tanto, permiten que las especies con menor densidad poblacional tengan oportunidad de incrementar sus poblaciones de nuevo (Badii *et al.*, 2013). Es una respuesta sigmoidal que incluye la característica de que los predadores son ineficientes cuando los niveles de presas son bajos, y descrita por Al-Moqbali *et al.* (2018). Su ecuación matemática corresponde a

$$h(x) = \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2},$$

donde γ y a tienen el mismo sentido ecológico que en la respuesta funcional tipo II.

CONDICIÓN DE LIPSCHITZ LOCAL

La unicidad de las soluciones del sistema de Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDOs) se garantiza mediante la condición de Lipschitz local. Una función $\mathbf{f}(u)$ es localmente Lipschitz continua en un dominio D si, para todo compacto $S \subset D$, existe una constante $L > 0$ tal que para $u_a, u_b \in S$:

$$\|\mathbf{f}(u_a) - \mathbf{f}(u_b)\| \leq L\|u_a - u_b\|.$$

Cuando un sistema es continuamente diferenciable (C^1) en el ortante positivo $\mathbb{R}_{\geq 0}^3$, la condición de Lipschitz local se satisface automáticamente (Hirsch *et al.*, 2013).

ESTABILIDAD LOCAL

Para analizar el comportamiento del sistema no lineal en las cercanías de un punto de equilibrio, se emplea la linealización del sistema a través de su matriz Jacobiana. Aunque la dinámica completa puede ser altamente no lineal, el sistema linealizado proporciona una aproximación local válida siempre que el equilibrio sea *hiperbólico*. Esta propiedad está garantizada por el teorema clásico de Hartman–Grobman, el cual establece la equivalencia topológica entre el sistema no lineal y su linealización en un entorno del equilibrio (Edwards, 2013).

Así mismo se pueden determinar las condiciones de estabilidad sin calcular explícitamente las raíces del polinomio característico, aplicando el Criterio de Routh–Hurwitz. Este criterio proporciona condiciones algebraicas necesarias y suficientes, expresadas en términos de los coeficientes del

polinomio, que deben cumplirse para garantizar que todas las raíces tengan parte real negativa Thieme (2003).

A continuación se presentan los dos resultados fundamentales utilizados en este análisis.

Teorema 1 (Teorema de Hartman–Grobman) Sea $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ un campo vectorial suave asociado al sistema dinámico

$$\dot{\mathbf{X}} = \mathbf{F}(\mathbf{X}), \quad \mathbf{X} = (x, y, z).$$

Sea (x_0, y_0, z_0) un punto de equilibrio del sistema, y sea J la matriz Jacobiana evaluada en dicho punto:

$$J = \begin{pmatrix} \partial_x f_1 & \partial_y f_1 & \partial_z f_1 \\ \partial_x f_2 & \partial_y f_2 & \partial_z f_2 \\ \partial_x f_3 & \partial_y f_3 & \partial_z f_3 \end{pmatrix}_{(x_0, y_0, z_0)}.$$

El sistema linealizado asociado es:

$$\dot{\mathbf{X}} = J \cdot \mathbf{X}.$$

Si el equilibrio es hiperbólico (esto es, el Jacobiano no posee valores propios con parte real nula), entonces el flujo del sistema no lineal es localmente topológicamente equivalente al flujo del sistema linealizado. En particular:

- Si $\text{Re}(\lambda_i) < 0$ para todo i , entonces el equilibrio es localmente asintóticamente estable.
- Si existe algún λ_i con $\text{Re}(\lambda_i) > 0$, el equilibrio es inestable.
- Si alguno de los valores propios tiene parte real cero, el equilibrio es no hiperbólico y no puede determinarse su estabilidad mediante la linealización.

Teorema 2 (Criterio de Routh–Hurwitz) Sea $\mathbf{F} : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}^3$ un campo vectorial suave y sea (x_0, y_0, z_0) un punto de equilibrio. Sea J la matriz Jacobiana evaluada en dicho equilibrio. El polinomio característico de J es:

$$p(\lambda) = \lambda^3 + \tau_1\lambda^2 + \tau_2\lambda + \tau_3,$$

donde

$$\tau_1 = -\text{tr}(J),$$

$$\tau_2 = \sum_{1 \leq i < j \leq 3} M_{ij}(J),$$

$$\tau_3 = -\det(J),$$

El equilibrio (x_0, y_0, z_0) es localmente asintóticamente estable si y sólo si se satisfacen simultáneamente las siguientes desigualdades de Routh–Hurwitz:

$$\tau_1 > 0, \quad \tau_2 > 0, \quad \tau_3 > 0, \quad \tau_1\tau_2 > \tau_3.$$

En caso contrario, el equilibrio es inestable. Si alguna de estas igualdades se anula, el sistema es no hiperbólico y la estabilidad local no puede determinarse únicamente a partir de la linealización.

AMORTIGUAMIENTO DINÁMICO, FUERZA ESTABILIZADORA Y UMBRALES DE PERSISTENCIA

El amortiguamiento dinámico se refiere a la velocidad con la cual un sistema retorna a su equilibrio después de sufrir una perturbación. Formalmente, este comportamiento queda determinado por la parte real de los autovalores del Jacobiano evaluado en el equilibrio: cuanto más negativa es dicha parte real, mayor es el amortiguamiento y más rápidamente el sistema vuelve a su estado estable. Esta interpretación es estándar en ecología teórica y se encuentra desarrollada en trabajos clásicos sobre estabilidad local y resiliencia (May, 1973; Hastings and Gross, 2012).

La fuerza estabilizadora corresponde a los mecanismos que promueven la coexistencia al reducir la intensidad de la competencia efectiva entre especies. En el marco de coexistencia propuesto por Chesson (2000), esta fuerza se cuantifica mediante procesos que generan *niche differences*, tales como variabilidad ambiental, partición de recursos o respuestas no lineales al ambiente. Estos mecanismos disminuyen la competencia interespecífica en relación con la intraespecífica, favoreciendo que cada especie se recupere cuando es rara. Una mayor fuerza estabilizadora expande la región de coexistencia y fortalece la estabilidad de las poblaciones bajo perturbaciones.

Por otro lado, los umbrales de persistencia definen las condiciones mínimas bajo las cuales una población o especie puede mantenerse en el tiempo sin extinguirse. En modelos deterministas, estos umbrales suelen expresarse como condiciones para que exista un equilibrio positivo estable o Este enfoque, ampliamente utilizado en teoría de coexistencia y dinámica de poblaciones, aparece en trabajos fundamentales como los de Kot (2001) y Chesson (2000). En sistemas multiespecíficos, estos umbrales se vinculan a las condiciones de invasibilidad y a la persistencia a largo plazo bajo oscilaciones o variabilidad ambiental (Huisman and Weissing, 1999).

OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Este trabajo tiene por objetivos:

- Formular un modelo tritrófico que incorpore depredación intragremial y respuestas funcionales mixtas.
- Analizar la estabilidad local de los puntos de equilibrio.
- Proponer condiciones para la coexistencia y exclusión de las especies.

MODELO MATEMÁTICO

El estudio se centra en la dinámica de un ecosistema trófico modelado bajo un esquema de predación intragremial que incluye un predador tope oportunista ($x(t)$), un mesopredador ($y(t)$), y una presa común ($z(t)$). El predador tope ($x(t)$) exhibe un comportamiento oportunista, consumiendo a sus presas con una Respuesta Funcional (RF) de Holling Tipo

III. En contraste, el mesopredador ($y(t)$) presenta una RF Tipo II sobre la presa $z(t)$. El sistema incorpora la predación del mesopredador por el tope, mientras que la dinámica del recurso se rige por un crecimiento logístico. Bajo estas consideraciones, se formula el siguiente modelo:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 z(t)^2}{a_1^2 + z(t)^2} \right) x(t) + \alpha_1 \left(\frac{\gamma_2 y(t)^2}{a_2^2 + y(t)^2} \right) x(t) - \beta_1 x(t), \\ \frac{dy}{dt} = \alpha_2 \left(\frac{\gamma_3 z(t)}{a_3 + z(t)} \right) y(t) - \left(\frac{\gamma_2 y(t)^2}{a_2^2 + y(t)^2} \right) x(t) - \beta_2 y(t), \\ \frac{dz}{dt} = r \left(1 - \frac{z(t)}{K} \right) z(t) - \left(\frac{\gamma_1 z(t)^2}{a_1^2 + z(t)^2} \right) x(t) - \left(\frac{\gamma_3 z(t)}{a_3 + z(t)} \right) y(t), \end{cases} \quad (1)$$

donde los parámetros son: r , la tasa de crecimiento de la presa; K , la capacidad de carga constante del ambiente; γ_i , las tasas máximas de consumo per cápita; a_i , las constantes de saturación asociadas a las respuestas funcionales; α_i , las eficiencias tróficas de conversión de biomasa; y β_i , las tasas de mortalidad natural de cada especie. Se asume que la eficiencia trófica del predador tope es igual en todos los casos.

PROPIEDADES CUALITATIVAS DEL SISTEMA

El sistema ecológico considerado presenta propiedades estructurales que garantizan la relevancia biológica de las trayectorias. En primer lugar, el ortante positivo

$$\mathbb{R}_{\geq 0}^3 = \{(x, y, z) : x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\}$$

es un conjunto positivamente invariante. Esto se sigue de la forma multiplicativa de las ecuaciones de $x(t)$ y $y(t)$, y del carácter logístico de la evolución de $z(t)$: si $x(0), y(0), z(0) \geq 0$, entonces las soluciones permanecen en dicho dominio para todo $t > 0$.

Para formalizar estas propiedades esenciales, y dado que las funciones del lado derecho del sistema son continuamente diferenciables (clase C^1) en $\mathbb{R}_{\geq 0}^3$ (lo cual implica la condición de Lipschitz local), podemos establecer el siguiente resultado fundamental:

Teorema 3 (Existencia, Unicidad y Acotación Global)

Para cualquier condición inicial $u_0 = (x_0, y_0, z_0)$ en el ortante positivo $\mathbb{R}_{\geq 0}^3$, existe una única solución $u(t) = (x(t), y(t), z(t))$ que satisface el sistema de ecuaciones. Dicha solución es no negativa para todo $t \geq 0$ y está definida globalmente (no presenta explosiones en tiempo finito).

Por otra parte, en ausencia de depredación, la población presa está acotada por su capacidad de carga, es decir, $z(t) \leq K$. Como consecuencia, las poblaciones predadoras también quedan acotadas, ya que su crecimiento máximo está limitado por la abundancia del recurso presa.

Estas propiedades garantizan que el sistema es biológicamente consistente, que no presenta explosiones en tiempo finito y que las soluciones existen globalmente.

EQUILIBRIOS DEL SISTEMA

En esta sección se determinan los puntos de equilibrio o estacionarios del sistema, estableciendo condiciones paramétricas para que sean reales y con significancia biológica. Los puntos de equilibrio (x^*, y^*, z^*) satisfacen el siguiente sistema algebraico, obtenido al anular las derivadas temporales:

$$\begin{cases} \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) x + \alpha_1 \left(\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} \right) x - \beta_1 x = 0, \\ \alpha_2 \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) y - \left(\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} \right) x - \beta_2 y = 0, \\ r \left(1 - \frac{z}{K} \right) z - \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) x - \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) y = 0. \end{cases} \quad (2)$$

Los puntos de equilibrios del sistema corresponden a:

- **Equilibrio trivial:** $(x^*, y^*, z^*) = (0, 0, 0)$.
- **Presas con capacidad de carga:** $(x^*, y^*, z^*) = (0, 0, K)$, cuando los predadores están ausentes.
- **Equilibrio con $x = 0, y \neq 0, z \neq 0$:**

En este caso se entiende que los dos predadores del sistema se han extinto, por lo que el sistema se reduce a:

$$\begin{aligned} \alpha_2 \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) - \beta_2 &= 0, \\ r \left(1 - \frac{z}{K} \right) z - \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) y &= 0 \end{aligned}$$

Con esto se obtiene el punto de equilibrio:

$$\begin{aligned} x^* &= 0, \\ y^* &= \frac{r z^* (1 - z^*/K)}{\gamma_3 z^*/(a_3 + z^*)} = \frac{r(a_3 + z^*)}{\gamma_3} \left(1 - \frac{z^*}{K} \right), \\ z^* &= \frac{a_3 \cdot \beta_2}{(\alpha_2 \gamma_3 - \beta_2)}. \end{aligned}$$

Para la existencia de este equilibrio positivo (donde $y^* > 0$ y $z^* > 0$) se una condición que relaciona la tasa de crecimiento de la especie Y con la capacidad de carga K y las tasas de saturación y decaimiento, se expresa como

$$\alpha_2 \gamma_3 > \beta_2 \left(1 + \frac{a_3}{K} \right).$$

Esto es equivalente a que el nivel de recurso Z requerido para sostener a Y en el equilibrio (z^*) sea menor que la capacidad de carga K del ambiente: $z^* < K$.

- **Equilibrio con $x \neq 0, y = 0, z \neq 0$:**

En este caso, el mesopredador está ausente, por lo que se deben resolver las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) - \beta_1 &= 0, \\ r \left(1 - \frac{z}{K} \right) z - \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) x &= 0. \end{aligned}$$

Resolviendo este sistema se obtiene:

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{\alpha_1 r}{\beta_1} \left(1 - \frac{z^*}{K} \right) \\ y^* &= 0, \\ z^* &= a_1 \sqrt{\frac{\beta_1}{\alpha_1 \gamma_1 - \beta_1}}. \end{aligned}$$

En este caso, el equilibrio representa un escenario donde el predador tope se mantiene gracias a la abundancia de la presa, mientras que el mesopredador ha sido excluido del sistema. La permanencia de este equilibrio positivo se mantiene sujeta a que se mantenga

$$\alpha_1 \gamma_1 > \beta_1 \left(1 + \frac{K^2}{\alpha_1^2} \right),$$

lo que corresponde a la relación de la capacidad de consumo de el predador tope sobre la presa con su tasa de mortalidad (β_1), asegurando que el z no se sature al nivel K

- **Equilibrio Interior** ($x^* > 0, y^* > 0, z^* > 0$)

El equilibrio interior representa la coexistencia simultánea de presa (z), mesopredador (y) y predador tope (x). Para determinar las condiciones bajo las cuales dicho equilibrio existe y es biológicamente significativo, se analizan las ecuaciones de equilibrio del sistema:

$$\begin{aligned} \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) + \alpha_1 \left(\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} \right) - \beta_1 &= 0, \\ \alpha_2 \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) - \left(\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} \right) x - \beta_2 &= 0, \\ r \left(1 - \frac{z}{K} \right) z - \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} \right) x - \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) y &= 0. \end{aligned}$$

Debido a la presencia de términos funcionales saturados y componentes no lineales de tipo Holling II y III, el sistema no admite una solución analítica cerrada; sin embargo, es posible obtener condiciones necesarias y suficientes para garantizar la positividad de las tres poblaciones.

A partir de la primera ecuación de equilibrio se aísla el término dependiente de y , lo que motiva la introducción de la función auxiliar

$$D(z) = \frac{\beta_1}{\alpha_1} - \frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2}.$$

Esta sustitución permite reescribir la condición de equilibrio en la forma

$$\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} = D(z),$$

donde la función del lado izquierdo pertenece al intervalo $(0, \gamma_2)$ para todo $y > 0$. En consecuencia, una solución positiva y^* existe si y sólo si

$$0 < D(z) < \gamma_2,$$

lo que impone una primera restricción de factibilidad para la coexistencia. Esta desigualdad implica, en particular, que debe cumplirse

$$\gamma_1 > \frac{\beta_1}{\alpha_1} - \gamma_2,$$

condición necesaria, pero no suficiente, para la existencia de un intervalo de valores de z compatibles con un mesopredador persistente.

El segundo requisito proviene de la ecuación de equilibrio del mesopredador, para la cual resulta conveniente definir

$$E(z) = \alpha_2 \left(\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} \right) - \beta_2.$$

Con esta notación, la expresión de equilibrio adopta la forma

$$\left(\frac{\gamma_3 y}{a_2^2 + y^2} \right) x = E(z),$$

de modo que la existencia de un predador tope positivo requiere que

$$E(z) > 0,$$

lo que se traduce en la restricción ecológica mínima

$$\gamma_3 > \frac{\beta_2}{\alpha_2}.$$

Esta condición garantiza que la tasa máxima de aprovechamiento del recurso por parte del mesopredador sea suficiente para compensar su mortalidad intrínseca.

La tercera ecuación de equilibrio, correspondiente a la dinámica de la presa, permite reducir el sistema a una única ecuación escalar $F(z) = 0$ en la variable z , luego de sustituir las expresiones de $x(z)$ y $y(z)$ derivadas de las relaciones anteriores. Dicha ecuación determina los posibles valores de z^* en equilibrio. La existencia de un equilibrio interior biológicamente significativo queda entonces supeditada a que la raíz positiva z^* de $F(z) = 0$ satisfaga simultáneamente las dos restricciones fundamentales:

$$0 < D(z^*) < \gamma_2 \quad \text{y} \quad E(z^*) > 0.$$

En conjunto, estas condiciones delimitan la región del espacio paramétrico en la cual la coexistencia entre presa, mesopredador y predador tope es viable. Asimismo, muestran explícitamente cómo las tasas de consumo máximas, los parámetros de saturación y las tasas de mortalidad condicionan la existencia del equilibrio interior, proporcionando una caracterización precisa de los requisitos ecológicos que permiten la persistencia de las tres especies en el sistema.

ANÁLISIS DE ESTABILIDAD

En esta sección se evalúan las condiciones de equilibrio interpretando los valores de las soluciones de la ecuación características asociadas a la matriz Jacobiana evaluada en un punto de equilibrio. Las soluciones que se evalúan son la solución trivial, las presas a capacidad de carga, la exclusión del predador tope, la exclusión de mesopredador y el equilibrio interior. La matriz Jacobiana del sistema en términos de sus derivadas parciales corresponde a:

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} \partial_x f_1 & \partial_y f_1 & \partial_z f_1 \\ \partial_x f_2 & \partial_y f_2 & \partial_z f_2 \\ \partial_x f_3 & \partial_y f_3 & \partial_z f_3 \end{pmatrix},$$

donde las derivadas parciales del sistema se expresan como:

$$\partial_x f_1 = \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2} + \frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2} \right) - \beta_1,$$

$$\partial_y f_1 = \alpha_1 x \frac{2\gamma_2 y a_2^2}{(a_2^2 + y^2)^2},$$

$$\partial_z f_1 = \alpha_1 x \frac{2\gamma_1 z a_1^2}{(a_1^2 + z^2)^2},$$

$$\partial_x f_2 = -\frac{\gamma_2 y^2}{a_2^2 + y^2},$$

$$\partial_y f_2 = \alpha_2 \frac{\gamma_3 z}{a_3 + z} - \beta_2 - x \frac{2\gamma_2 y a_2^2}{(a_2^2 + y^2)^2},$$

$$\partial_z f_2 = \alpha_2 y \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z)^2},$$

$$\partial_x f_3 = -\frac{\gamma_1 z^2}{a_1^2 + z^2},$$

$$\partial_y f_3 = -\frac{\gamma_3 z}{a_3 + z},$$

$$\partial_z f_3 = r \left(1 - \frac{2z}{K} \right) - x \frac{2\gamma_1 z a_1^2}{(a_1^2 + z^2)^2} - y \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z)^2}.$$

Evaluando estas expresiones en un punto de equilibrio (x^*, y^*, z^*) se obtiene la matriz Jacobiana linealizada, denominada por

$$J^* = J(x^*, y^*, z^*).$$

El análisis de estabilidad se realiza a partir del polinomio característico de J^* y sus coeficientes, que serán tratados en la subsección correspondiente mediante el criterio de Routh-Hurwitz. En las secciones siguientes se estudia la estabilidad de los distintos equilibrios del sistema: la solución trivial, la presa a capacidad de carga, la exclusión del depredador tope y la exclusión del mesopredador.

SOLUCIÓN TRIVIAL

La matriz Jacobiana evaluada en el punto de equilibrio $(0, 0, 0)$ corresponde a:

$$J(0,0,0) = \begin{bmatrix} -\beta_1 & 0 & 0 \\ 0 & -\beta_2 & 0 \\ 0 & 0 & r \end{bmatrix}$$

La ecuación característica asociada a esta matriz es:

$$(-\beta_1 - \lambda)(-\beta_2 - \lambda)(r - \lambda) = 0$$

Por lo tanto, los valores propios son:

$$\lambda_1 = -\beta_1, \quad \lambda_2 = -\beta_2, \quad \lambda_3 = r$$

Como al menos un λ_i tal que $\operatorname{Re}(\lambda_i) > 0$, el equilibrio es inestable.

PRESAS EN CAPACIDAD DE CARGA

Al evaluar el Jacobiano en el punto de equilibrio $(0,0,K)$ se obtiene:

$$J(0,0,K) = \begin{bmatrix} \alpha_1 \cdot \frac{\gamma_1 K^2}{a_1^2 + K^2} - \beta_1 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 \cdot \frac{\gamma_3 K}{a_3 + K} - \beta_2 & 0 \\ -\frac{\gamma_1 K^2}{a_1^2 + K^2} & -\frac{\gamma_3 K}{a_3 + K} & -r \end{bmatrix}$$

Con esto, la ecuación característica asociada a esta matriz es:

$$\left(\alpha_1 \cdot \frac{\gamma_1 K^2}{a_1^2 + K^2} - \beta_1 - \lambda \right) \left(\alpha_2 \cdot \frac{\gamma_3 K}{a_3 + K} - \beta_2 - \lambda \right) (-r - \lambda) = 0$$

Y sus respectivos valores propios son:

$$\lambda_1 = \alpha_1 \cdot \frac{\gamma_1 K^2}{a_1^2 + K^2} - \beta_1, \quad \lambda_2 = \alpha_2 \cdot \frac{\gamma_3 K}{a_3 + K} - \beta_2, \quad \lambda_3 = -r$$

La estabilidad del punto de equilibrio depende del signo de los valores propios. Si todos los valores propios tienen parte real negativa, el punto es localmente asintóticamente estable. Para que el punto $(0,0,K)$ sea asintóticamente estable, se deben cumplir las siguientes condiciones:

$$\alpha_1 \cdot \frac{\gamma_1 K^2}{a_1^2 + K^2} < \beta_1 \quad (3)$$

$$\alpha_2 \cdot \frac{\gamma_3 K}{a_3 + K} < \beta_2 \quad (4)$$

La Condición (3) asegura que la eficiencia trófica del predador tope sobre las presas no sea demasiado alta en comparación con su tasa de mortalidad natural. La Condición (4), establece que la eficiencia trófica del mesopredador también debe ser inferior a su tasa de mortalidad natural.

EXTINCIÓN DEL PREDADOR TOPE

Este punto de equilibrio corresponde a $E_3 = (0, y^*, z^*)$, donde el predador tope (x) está ausente y coexisten el mesopredador (y) y la presa (z). Para obtener la densidad de equilibrio de la presa, z^* , se parte de la ecuación del mesopredador y se impone la condición de equilibrio $\frac{dy}{dt} = 0$ bajo el supuesto $x = 0$, lo que implica que

$$\alpha_2 \frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*} = \beta_2$$

Para simplificar el análisis de E_3 , fue necesario definir el parámetro auxiliar:

$$u := \alpha_2 \gamma_3 - \beta_2$$

Asegurar que z^* se real y positivo implica la condición $u > 0$. Despejando z^* , se obtiene:

$$z^* = \frac{a_3 \beta_2}{u}$$

La densidad de equilibrio del mesopredador y^* se obtiene de la condición $\frac{dz}{dt} = 0$, con $x = 0$:

$$y^* = \frac{r(a_3 + z^*)}{\gamma_3} \left(1 - \frac{z^*}{K} \right)$$

Para la existencia de $y^* > 0$, es necesaria la condición $z^* < K$.

Definimos además las expresiones auxiliares:

$$A := z^* = \frac{a_3 \beta_2}{u}, \quad B := y^* = \frac{r(a_3 + A)}{\gamma_3} \left(1 - \frac{A}{K} \right)$$

Evaluando la matriz Jacobiana en este punto se obtiene:

$$J^* = \begin{bmatrix} \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 A^2}{a_1^2 + A^2} + \frac{\gamma_2 B^2}{a_2^2 + B^2} \right) - \beta_1 & 0 & 0 \\ -\frac{\gamma_2 B^2}{a_2^2 + B^2} & 0 & \alpha_2 B \gamma_3 \frac{a_3}{(a_3 + A)^2} \\ -\frac{\gamma_1 A^2}{a_1^2 + A^2} & -\frac{\gamma_1 A}{a_3 + A} & r \left(1 - \frac{2A}{K} \right) - B \gamma_3 \frac{a_3}{(a_3 + A)^2} \end{bmatrix}$$

Dada las características de la matriz, es posible deducir un valor propio directamente:

$$\lambda_1 = \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 A^2}{a_1^2 + A^2} + \frac{\gamma_2 B^2}{a_2^2 + B^2} \right) - \beta_1$$

La estabilidad del equilibrio E_3 requiere que $\lambda_1 < 0$, lo cual impide la recolonización del sistema por parte del predador tope (x), ya que su tasa de ganancia neta es negativa en este punto. Esta condición se traduce en la desigualdad:

$$\frac{\beta_1}{\alpha_1} > \frac{\gamma_1 z^{*2}}{a_1^2 + z^{*2}} + \frac{\gamma_2 y^{*2}}{a_2^2 + y^{*2}} \quad (5)$$

La estabilidad del subsistema (y, z) se rige por las raíces $\lambda_{2,3}$ de la submatriz inferior derecha, cuya estabilidad se analiza mediante el Criterio de Routh-Hurwitz. El polinomio característico de esta submatriz 2×2 es de la forma:

$$P(\lambda) = \lambda^2 + \tau_1 \lambda + \tau_2 = 0$$

donde los coeficientes τ_1 y τ_2 (derivados de la traza y el determinante de la submatriz Jacobiana) están dados por:

$$\begin{aligned}\tau_1 &= B\gamma_3 \frac{a_3}{(a_3+A)^2} - r \left(1 - \frac{2A}{K} \right) \\ \tau_2 &= \alpha_2 B \gamma_3^2 A \frac{a_3}{(a_3+A)^3}\end{aligned}$$

Aplicando el Criterio de Routh-Hurwitz, las condiciones para que $\lambda_{2,3}$ tengan parte real negativa son que ambos coeficientes sean positivos ($\tau_1, \tau_2 > 0$).

Dado que todos los parámetros y las densidades $A = z^*$ y $B = y^*$ son positivas, el coeficiente τ_2 siempre es positivo ($\tau_2 > 0$). Esto garantiza el cumplimiento de la primera condición.

Por lo tanto, la estabilidad local del subsistema (y, z) queda determinada únicamente por la segunda condición, $\tau_1 > 0$, la cual asegura que $\lambda_{2,3}$ tengan parte real negativa, es decir:

$$B\gamma_3 \frac{a_3}{(a_3+A)^2} > r \left(1 - \frac{2A}{K} \right) \quad (6)$$

El término de la izquierda en (6), representa la fuerza estabilizadora. Esta expresión mide la presión reguladora de la depredación ejercida por el mesopredador sobre la presa. Cuanto mayor sea este valor, mayor será la capacidad del mesopredador para amortiguar las fluctuaciones poblacionales. Por otro lado, el término de la derecha en (6), representa la fuerza desestabilizadora o el potencial de crecimiento neto intrínseco de la presa. Este valor es positivo cuando la densidad de la presa A es inferior a la mitad de su capacidad de carga ($A < K/2$), lo que indica una alta tasa de crecimiento intrínseco que tiende a impulsar el sistema fuera del equilibrio (un factor común que conduce a oscilaciones en modelos presa-depredador).

Este comportamiento refleja un equilibrio ecológico donde el subsistema (y, z) converge localmente a un estado estacionario sin oscilaciones amplificadas, gracias a un balance entre la productividad de la presa y la presión de depredación del mesopredador.

EXTINCIÓN DEL MESOPREDADOR

Para el punto de equilibrio $E_4 = (x^*, 0, z^*)$, donde el mesopredador (y) está ausente y coexisten el predador tope (x) y la presa (z). La densidad de equilibrio de la presa z^* se obtiene de la condición de equilibrio en la ecuación de x , $\frac{dx}{dt} = 0$, con $y = 0$:

$$\alpha_1 \frac{\gamma_1 z^{*2}}{a_1^2 + z^{*2}} = \beta_1$$

Para un análisis más simple de E_4 , se definió el parámetro auxiliar:

$$v := \alpha_1 \gamma_1 - \beta_1$$

Para que z^* sea real y positivo, es indispensable la condición $v > 0$. Despejando z^* , se obtiene:

$$z^* = \sqrt{\frac{\beta_1 a_1^2}{v}}$$

La densidad de equilibrio del predador tope x^* se obtiene de la condición $\frac{dz}{dt} = 0$, con $y = 0$:

$$x^* = \frac{\alpha_1 r}{\beta_1} \left(1 - \frac{z^*}{K} \right)$$

Para la existencia de $x^* > 0$, es necesaria la condición $z^* < K$.

Definimos además las expresiones auxiliares:

$$C := z^* = \sqrt{\frac{\beta_1 a_1^2}{v}}, \quad D := x^* = \frac{\alpha_1 r}{\beta_1} \left(1 - \frac{C}{K} \right)$$

La matriz Jacobiana J^* evaluada en este punto $E_4 = (D, 0, C)$ cumple, por definición de z^* , que el elemento $J_{11} = 0$. La matriz es:

$$J^* = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \alpha_1 D \gamma_1 \frac{2Ca_1^2}{(a_1^2+C^2)^2} \\ 0 & \alpha_2 \frac{\gamma_3 C}{a_3+C} - \beta_2 & 0 \\ -\frac{\gamma_1 C^2}{a_1^2+C^2} & -\frac{\gamma_3 C}{a_3+C} & r \left(1 - \frac{2C}{K} \right) - D \gamma_1 \frac{2Ca_1^2}{(a_1^2+C^2)^2} \end{bmatrix}$$

Notemos que el polinomio característico de J^* es de la forma:

$$P(\lambda) = (\tau_0 - \lambda)(\lambda^2 + \tau_1 \lambda + \tau_2) = 0$$

donde los coeficientes τ_0 , τ_1 y τ_2 están dados por:

$$\tau_0 = \alpha_2 \frac{\gamma_3 C}{a_3+C} - \beta_2 \quad \tau_1 = D \gamma_1 \frac{2Ca_1^2}{(a_1^2+C^2)^2} - r \left(1 - \frac{2C}{K} \right)$$

$$\tau_2 = \alpha_1 D \gamma_1^2 C^3 \frac{2a_1^2}{(a_1^2+C^2)^3}$$

El primer valor propio es:

$$\lambda_1 = J_{22} = \alpha_2 \frac{\gamma_3 C}{a_3+C} - \beta_2$$

Para que el equilibrio E_4 sea localmente estable, se requiere que $\lambda_1 < 0$, lo que implica la condición de exclusión:

$$\frac{\beta_2}{\alpha_2} > \frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*} \quad (7)$$

Esta desigualdad asegura que la tasa de ganancia del mesopredador (y) a partir de la presa (z^*) es insuficiente para compensar su mortalidad β_2 , impidiendo su persistencia en el sistema.

Los otros dos valores propios corresponden a las raíces del polinomio cuadrático, que relaciona las dinámicas del predador tope (x) y la presa (z):

$$\lambda^2 + \tau_1\lambda + \tau_2 = 0$$

Aplicando el Criterio de Routh-Hurwitz, las condiciones para que $\lambda_{2,3}$ tengan parte real negativa son que ambos coeficientes sean positivos: $\tau_1 > 0$ y $\tau_2 > 0$.

Dado que todos los parámetros y las densidades $C = z^*$ y $D = x^*$ son positivas, el coeficiente τ_2 (el determinante) siempre es positivo ($\tau_2 > 0$). Esto garantiza la primera condición. La estabilidad local del subsistema (x, z) queda determinada únicamente por la segunda condición, $\tau_1 > 0$, la cual asegura que:

$$D\gamma_1 \frac{2Ca_1^2}{(a_1^2+C^2)^2} > r\left(1 - \frac{2C}{K}\right) \quad (8)$$

Esta condición exige que la fuerza de amortiguación generada por la depredación del predador tope ($D = x^*$) sobre la presa ($C = z^*$) sea mayor que el potencial de crecimiento neto de la presa.

La estabilidad local del equilibrio E_4 depende directamente de la configuración paramétrica del sistema. El equilibrio es localmente estable si se satisfacen las condiciones de existencia ($v > 0$ y $z^* < K$), la exclusión del mesopredador ($\lambda_1 < 0$), y la estabilidad del subsistema (x, z) ($\tau_1 > 0$ y $\tau_2 > 0$). El cumplimiento de estas condiciones implica que la dinámica conjunta de la presa (z) y el predador tope (x) tiende hacia un equilibrio sin oscilaciones crecientes, mientras el mesopredador (y) es excluido del sistema.

ESTABILIDAD LOCAL DEL EQUILIBRIO INTERIOR

Sea (x^*, y^*, z^*) un punto de equilibrio estrictamente positivo de (1). El análisis de estabilidad local se realiza a partir del Jacobiano del sistema. Sea $J^* = J(x^*, y^*, z^*)$ con entradas

$$\begin{aligned} J_{11}^* &= \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1(z^*)^2}{a_1^2 + (z^*)^2} + \frac{\gamma_2(y^*)^2}{a_2^2 + (y^*)^2} \right) - \beta_1, \\ J_{12}^* &= \alpha_1 x^* \frac{2\gamma_2 y^* a_2^2}{(a_2^2 + (y^*)^2)^2}, \quad J_{13}^* = \alpha_1 x^* \frac{2\gamma_1 z^* a_1^2}{(a_1^2 + (z^*)^2)^2}, \\ J_{21}^* &= -\frac{\gamma_2(y^*)^2}{a_2^2 + (y^*)^2}, \\ J_{22}^* &= \alpha_2 \frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*} - \beta_2 - x^* \frac{2\gamma_2 y^* a_2^2}{(a_2^2 + (y^*)^2)^2}, \\ J_{23}^* &= \alpha_2 y^* \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z^*)^2}, \\ J_{31}^* &= -\frac{\gamma_1(z^*)^2}{a_1^2 + (z^*)^2}, \quad J_{32}^* = -\frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*}, \\ J_{33}^* &= r\left(1 - \frac{2z^*}{K}\right) - x^* \frac{2\gamma_1 z^* a_1^2}{(a_1^2 + (z^*)^2)^2} - y^* \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z^*)^2}. \end{aligned}$$

Para simplificar la expresión del Jacobiano evaluado en el equilibrio interior (x^*, y^*, z^*) , introducimos las funciones auxiliares

$$P = \frac{\gamma_1(z^*)^2}{a_1^2 + (z^*)^2}, \quad Q = \frac{\gamma_2(y^*)^2}{a_2^2 + (y^*)^2}, \quad S = \frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*},$$

y sus derivadas

$$P_z = \frac{2\gamma_1 z^* a_1^2}{(a_1^2 + (z^*)^2)^2}, \quad Q_y = \frac{2\gamma_2 y^* a_2^2}{(a_2^2 + (y^*)^2)^2}, \quad S_z = \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z^*)^2}.$$

Con esta notación las entradas del Jacobiano se escriben de manera compacta como

$$\begin{aligned} J_{11}^* &= \alpha_1(P+Q) - \beta_1, & J_{12}^* &= \alpha_1 x^* Q_y, \\ J_{13}^* &= \alpha_1 x^* P_z, & J_{21}^* &= -Q, \\ J_{22}^* &= \alpha_2 S - \beta_2 - x^* Q_y, & J_{23}^* &= \alpha_2 y^* S_z, \\ J_{31}^* &= -P, & J_{32}^* &= -S, \\ J_{33}^* &= r\left(1 - \frac{2z^*}{K}\right) - x^* P_z - y^* S_z. \end{aligned}$$

A partir de estas expresiones, los coeficientes del polinomio característico $\lambda^3 + \tau_1\lambda^2 + \tau_2\lambda + \tau_3$ se obtienen directamente.

Primer coeficiente

$$\tau_1 = -(J_{11}^* + J_{22}^* + J_{33}^*)$$

es decir,

$$\begin{aligned} \tau_1 = - & \left[\alpha_1(P+Q) - \beta_1 + \alpha_2 S - \beta_2 - x^* Q_y \right. \\ & \left. + r\left(1 - \frac{2z^*}{K}\right) - x^* P_z - y^* S_z \right]. \end{aligned}$$

Segundo coeficiente

$$\tau_2 = (J_{11}^* J_{22}^* - J_{12}^* J_{21}^*) + (J_{11}^* J_{33}^* - J_{13}^* J_{31}^*) + (J_{22}^* J_{33}^* - J_{23}^* J_{32}^*),$$

lo que conduce a la expresión

$$\begin{aligned}\tau_2 &= (\alpha_1(P+Q) - \beta_1)(\alpha_2 S - \beta_2 - x^* Q_y) + \alpha_1 x^* Q_y Q \\ &\quad + (\alpha_1(P+Q) - \beta_1) J_{33}^* + \alpha_1 x^* P_z P \\ &\quad + (\alpha_2 S - \beta_2 - x^* Q_y) J_{33}^* + \alpha_2 y^* S_z S.\end{aligned}$$

Tercer coeficiente.

$$\tau_3 = -\det(J^*),$$

con

$$\begin{aligned}\tau_3 &= -\left[J_{11}^*(J_{22}^* J_{33}^* - J_{23}^* J_{32}^*) - J_{12}^*(J_{21}^* J_{33}^* - J_{23}^* J_{31}^*) \right. \\ &\quad \left. + J_{13}^*(J_{21}^* J_{32}^* - J_{22}^* J_{31}^*) \right],\end{aligned}$$

donde cada término se construye en base a las definiciones anteriores de P, Q, S, P_z, Q_y, S_z .

Por tanto, las condiciones de Routh–Hurwitz escritas completamente en términos de las derivadas del Jacobiano evaluadas en (x^*, y^*, z^*) son:

$$\tau_1 > 0, \quad \tau_2 > 0, \quad \tau_3 > 0, \quad \tau_1 \tau_2 > \tau_3,$$

donde (τ_1, τ_2, τ_3) se calculan con las fórmulas precedentes.

SIMULACIONES NUMÉRICAS

El estudio analítico se complementó mediante simulaciones numéricas que permiten describir de manera directa la dinámica temporal del sistema al variar la capacidad de carga K , entendida como un indicador de la productividad del recurso basal.

Los parámetros utilizados para las simulaciones fueron: $r = 1,0$; $\alpha_1 = 0,2$; $\gamma_1 = 0,6$; $\gamma_2 = 0,9$; $\beta_1 = 0,10$; $a_1 = 5$; $a_2 = 15$; $\alpha_2 = 0,4$; $\gamma_3 = 0,5$, $\beta_2 = 0,05$ y $a_3 = 5$, mientras que las condiciones iniciales corresponden a $(x_0, y_0, z_0) = (1, 1, 30)$.

Las simulaciones se llevaron a cabo en el lenguaje R utilizando las librerías deSolve y ggplot2 (Wickham, 2016). En todos los casos se emplearon los mismos parámetros y condiciones iniciales, y el intervalo de integración numérica fue establecido en $t = 600$, lo que permitió identificar con claridad el comportamiento asintótico de las trayectorias.

La Figura 1 presenta los resultados de las simulaciones para diversos valores de K . A partir de estas se identifican los siguientes regímenes cualitativos:

- **$K = 1$: Extinción de los predadores y presa en capacidad de carga.** Para valores muy bajos de K , la disponibilidad de recurso es insuficiente para sostener a los

niveles superiores. Tanto el mesopredador como el predador tope declinan rápidamente hacia cero, mientras que la presa converge a su capacidad de carga. El resultado concuerda con la teoría: con baja productividad, las respuestas funcionales saturadas no permiten sostener a los predadores, que se extinguen mientras la presa se estabiliza.

- **$K = 5$ y $K = 10$: Persistencia del mesopredador y extinción del predador tope.** En niveles intermedios de productividad, el mesopredador logra mantenerse, pero el predador tope no alcanza densidades positivas. El sistema converge a un equilibrio estable de dos niveles tróficos $(0, y^*, z^*)$, donde el mesopredador y la presa coexisten con valores constantes en el tiempo.
- **$K = 15, K = 20$ y $K = 25$: Coexistencia estable de las tres especies.** Para valores moderadamente altos de K , el recurso disponible permite la presencia sostenida de las tres poblaciones. Las trayectorias convergen hacia un equilibrio interior estable (x^*, y^*, z^*) , sin exhibir oscilaciones apreciables. En este régimen, la interacción tritrófica se estabiliza y las fluctuaciones son fuertemente amortiguadas.
- **$K = 30$ y $K = 40$: Oscilaciones persistentes.** Para valores altos de K , el sistema ya no converge a un punto fijo. En cambio, se observa numéricamente un comportamiento oscilatorio sostenido, compatible con la presencia de un ciclo límite. El aumento de la capacidad de carga intensifica la retroalimentación trófica y genera ciclos de mayor amplitud, un comportamiento típico de sistemas altamente productivos. Este fenómeno es consistente con predicciones clásicas en sistemas tritróficos, donde una mayor disponibilidad de recursos tiende a desestabilizar las interacciones predador–presa (Rosenzweig, 1971; Hastings and Powell, 1991).

Las simulaciones numéricas revelan que la capacidad de carga K actúa como un determinante clave del comportamiento dinámico, dando lugar a una transición desde la extinción de los niveles superiores en ambientes pobres, pasando por una región de coexistencia estable, hasta regímenes oscilatorios persistentes en ambientes altamente productivos.

DISCUSIÓN Y APLICACIONES

Los resultados de este estudio ofrecen una base teórica para entender cómo la estructura de las interacciones tróficas influye en la persistencia o exclusión de especies dentro de comunidades con competencia intragremial. En particular, el mesopredador se muestra como el componente más vulnerable, especialmente cuando enfrenta simultáneamente presión por parte del predador dominante y una disponibilidad limitada de presas. Este patrón ha sido observado en diversos ecosistemas, donde grandes carnívoros reducen la abundancia o restringen el rango de mesopredadores mediante competencia o interferencia directa (Palomares

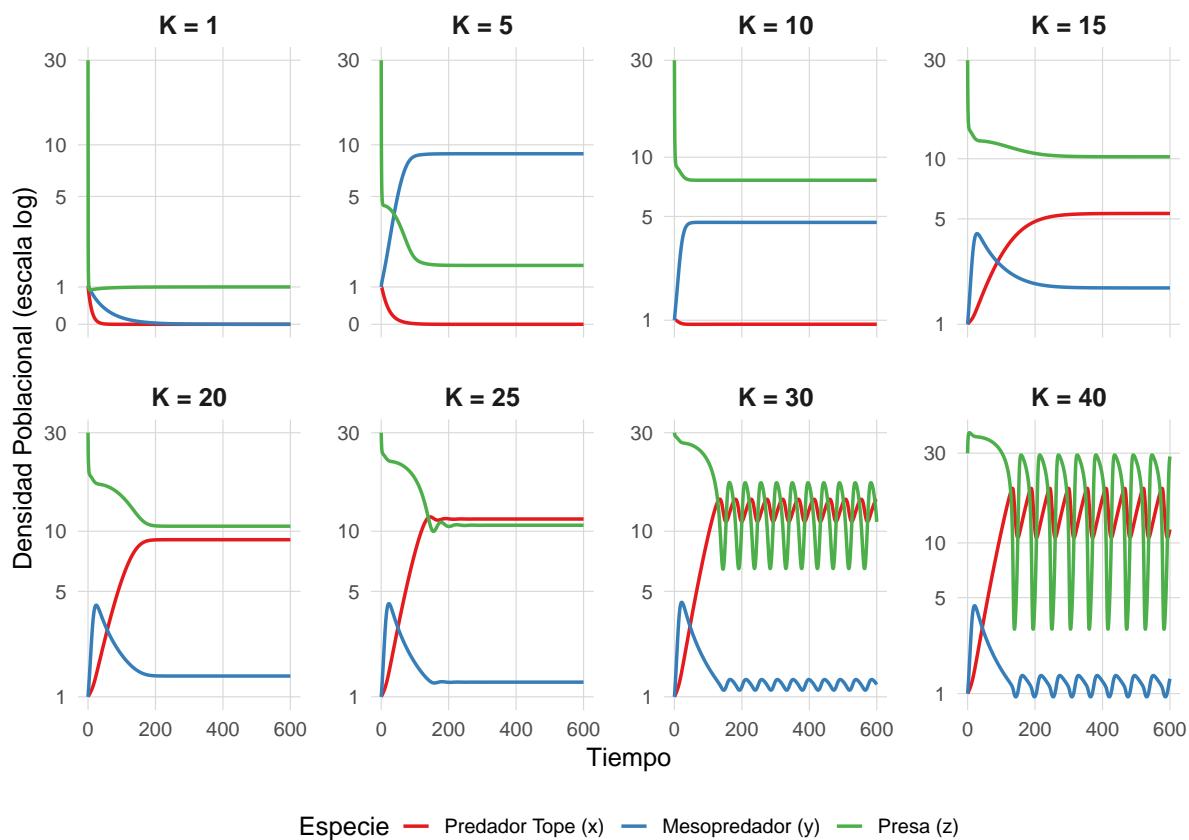


Figura 1: Series de tiempo del modelo tritrófico para distintos valores de la capacidad de carga K .

and Caro, 1999; Roemer *et al.*, 2009). Un estudio previo (Mejías, 2023), en donde se analizó numéricamente un modelo de similares características, no se lograron generar simulaciones sin que ocurriera exclusión competitiva de alguno de los predadores. Esto último, evidencia las complejidades de mantener un equilibrio interior en el sistema.

Además de esta dimensión estructural, es importante considerar el rol funcional de los predadores tope como reguladores de las poblaciones de presas. Tal como señala Rumiz (2010), los carnívoros cumplen una función de control biológico que mantiene el equilibrio en las comunidades tróficas. La pérdida de este control puede desencadenar ciclos de plagas y procesos de sobre consumo, afectando la regeneración vegetal y la biodiversidad local. Se ha reportado que estas alteraciones pueden incluso provocar extinciones locales de especies de plantas y animales (Ríos, 2009).

Comprender estas dinámicas resulta esencial para el diseño de estrategias de conservación, ya que la desaparición del mesopredador o del predador tope puede generar efectos en cascada que alteren tanto las poblaciones de presas como los procesos ecológicos asociados (Prugh *et al.*, 2009). Además, en paisajes fragmentados o sometidos a presión antrópica, estas relaciones se vuelven aún más inestables,

incrementando el riesgo de extinción local de especies subordinadas (Newsome *et al.*, 2017).

El análisis de estabilidad local, utilizando el Criterio de Routh-Hurwitz para manejar la complejidad algebraica de los polinomios característicos, proporciona una visión detallada de los mecanismos que gobiernan la persistencia y la exclusión de las especies en el modelo tritrófico. Los resultados teóricos obtenidos, en particular las condiciones sobre los polinomios característicos, ofrecen una interpretación clara sobre el amortiguamiento dinámico y los umbrales de persistencia.

Desde una perspectiva aplicada, las condiciones de estabilidad y viabilidad identificadas en este modelo pueden emplearse como indicadores para evaluar la resiliencia ecológica de sistemas naturales. Así, modelos tritróficos con competencia interespecífica ofrecen una herramienta útil para anticipar escenarios críticos y orientar decisiones de manejo como la reintroducción de predadores tope o la regulación de especies clave en áreas de conservación o restauración ecológica.

En este contexto, la capacidad de carga de las presas (K) actúa como un parámetro clave, cuya variación puede desencadenar cambios cualitativos en la dinámica del sistema y

determinar umbrales críticos de invasibilidad y coexistencia. En el estudio de (Escobar, 2009) se presentan varios modelos que destacan la capacidad de carga como un factor limitante para la existencia de soluciones interiores.

CONCLUSIONES

Este trabajo presenta un modelo tritrófico que describe interacciones ecológicas complejas entre una presa, un predador dominante y un mesopredador, considerando mecanismos como la depredación intragremial, la competencia interespecífica y respuestas funcionales mixtas. El análisis de estabilidad local revela que la coexistencia de las tres especies solo se sostiene bajo combinaciones específicas de parámetros, principalmente relacionados con la eficiencia trófica, las tasas de mortalidad y la capacidad de carga del recurso basal.

El modelo presenta una alta complejidad técnica por la cantidad de parámetros involucrados y las no linealidades que dificultan el análisis algebraico directo, requiriendo estrategias numéricas para su exploración. No obstante, esta complejidad permite capturar de forma más realista las dinámicas entre especies que compiten y se depredan mutuamente.

A partir de la aplicación sistemática del Teorema de Hartman-Grobman y el Criterio de Routh-Hurwitz, se establecieron las condiciones paramétricas necesarias y suficientes para la estabilidad de los equilibrios definidos. El análisis teórico demostró que la estabilidad de los subsistemas de coexistencia queda supeditada a condiciones donde la fuerza reguladora de la depredación debe ser superior al potencial de crecimiento neto desestabilizador de la presa en su densidad de equilibrio. Asimismo, se definieron umbrales de exclusión y se identificaron puntos de transición que marcan las condiciones exactas bajo las cuales una nueva especie puede emerger o ser permanentemente excluida.

Las simulaciones numéricas mostraron que la capacidad de carga de las presas desempeña un rol central en la regulación y estabilidad del sistema tritrófico. Este comportamiento concuerda con los patrones reportados en la literatura, que destacan la importancia de la productividad basal en la dinámica de comunidades predador-presa.

Este estudio constituye un aporte a la comprensión de cómo operan las relaciones interespecíficas en sistemas tróficos más allá del esquema clásico presa-predador, ofreciendo un marco teórico para reflexionar sobre las condiciones que promueven la coexistencia o llevan a la exclusión de especies en comunidades con múltiples niveles de interacción.

DECLARACIÓN DE USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL

Una herramienta de inteligencia artificial (ChatGPT) fue utilizada para mejorar la claridad y la redacción del manus-

crito, sin intervenir en la interpretación de los resultados ni en el contenido científico principal. El autor revisó y aprobó todas las sugerencias generadas por la herramienta, y asume la plena responsabilidad por el contenido final del artículo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES (CREDIT)

Conceptualización: Wilson Mejías C.

Investigación: Wilson Mejías C.

Software: Wilson Mejías C.

Redacción – borrador original: Wilson Mejías C.

REFERENCIAS

- Al-Moqballi, M.K., Al-Salti, N.S. and Elmojtaba, I.M. (2018) 'Prey-predator models with variable carrying capacity'. *Mathematics*, 6(6), p. 102.
- Badii, M., Landeros, J., Rodríguez, H., Cerna, E., Valenzuela, J. and Ochoa, Y. (2013) 'Algunos aspectos de depredación some aspects of predation'. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 8(1), pp. 148–158.
- Barman, B. and Ghosh, B. (2022) 'Role of time delay and harvesting in some predator-prey communities with different functional responses and intra-species competition'. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(6), pp. 883–901.
- Chesson, P. (2000) 'Mechanisms of maintenance of species diversity'. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, pp. 343–366.
- Devi, N.V. and Jana, D. (2022) 'The role of fear in a time-variant prey-predator model with multiple delays and alternative food source to predator'. *International Journal of Dynamics and Control*, 10(2), pp. 630–653.
- Di Bitetti, M.S. (2008) 'Depredadores tope y cascadas tróficas en ambientes terrestres'. *Ciencia Hoy*, 18(108), pp. 32–41.
- Edwards, G. (2013) *Introducción al análisis de sistemas dinámicos*. Ediciones UC.
- Escobar, C.M. (2009) 'Generalization of the zip bifurcation points in an predator prey model'. *Scientia et Technica*, 15(43).
- Garay-Gonzales, E.O. (2020) *Modelo matemático depredador-presa utilizando ecuaciones diferenciales ordinarias con retraso*. Tesis para optar el título profesional de: Licenciado en matemáticas, Facultad de ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo.
- Gökçe, A. (2022) 'A dynamic interplay between allee effect and time delay in a mathematical model with weakening memory'. *Applied Mathematics and Computation*, 430, p. 127306.
- Grassé, S., Rachlow, J. and Williams, C. (2015) 'Spatial interactions between sympatric carnivores: asymmetric avoidance of an intraguild predator'. *Ecology and Evolution*, 5, pp. 2762–2773.
- Hastings, A. and Gross, L., (eds.) (2012) *Encyclopedia of Theoretical Ecology*. Berkeley: University of California Press.
- Hastings, A. and Powell, T. (1991) 'Chaos in a three-species food chain'. *Ecology*, 72(3), pp. 896–903. doi:10.2307/1940591.
- Hirsch, M.W., Smale, S. and Devaney, R.L. (2013) *Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos*. 3 edn. Waltham, MA: Academic Press.
- Holling, C.S. (1965) 'The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation'. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97(S45), pp. 5–60.
- Huisman, J. and Weissing, F.J. (1999) 'Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos'. *Nature*, 402, pp. 407–410.
- Jana, A. and Kumar Roy, S. (2022) 'Holling-tanner prey-predator model with beddington-deangelis functional response including delay'. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(1), pp. 86–100.
- Kitzes, J. (2022) *Handbook of Quantitative Ecology*. University of Chicago Press.
- Kot, M. (2001) *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Lan, Y., Shi, J. and Fang, H. (2022) 'Hopf bifurcation and control of a fractional-order delay stage structure prey-predator model with two fear effects and prey refuge'. *Symmetry*, 14(7), p. 1408.
- Li, Y.X., Liu, H., Wei, Y.M., Ma, M., Ma, G. and Ma, J.Y. (2022) 'Population dynamic study of prey-predator interactions with weak allee effect, fear effect, and delay'. *Journal of Mathematics*, 2022.
- Majumdar, P., Debnath, S., Sarkar, S. and Ghosh, U. (2022) 'The complex dynamical behavior of a prey-predator model with holling type-iii functional response and non-linear predator harvesting'. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(2), pp. 287–304.
- May, R.M. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- Mejías, W. (2023) 'Estudio de un modelo predador-presa con tres especies y capacidad de carga variable'. *Revista de Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos*, 3(1), p. 2.
- Naik, P.A., Eskandari, Z., Avazzadeh, Z. and Zu, J. (2022a) 'Multiple bifurcations of a discrete-time prey-predator model with mixed functional response'. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 32(04), p. 2250050.
- Naik, P.A., Eskandari, Z., Yavuz, M. and Zu, J. (2022b) 'Complex dynamics of a discrete-time bazykin-berezovskaya prey-predator model with a strong allee effect'. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 413, p. 114401.
- Newsome, T.M., Greenville, A.C., Cirovic, D., Dickman, C.R., Johnson, C.N., Krofel, M., Letnic, M., Ripple, W.J., Ritchie, E.G., Stoyanov, S. and Wirsing, A.J. (2017) 'Top predators constrain mesopredator distributions'. *Nature Communications*, 8, p. 15469. doi: 10.1038/ncomms15469.
- Palomares, F. and Caro, T.M. (1999) 'Interspecific killing among mammalian carnivores'. *American Naturalist*, 153, pp. 492–508.
- Polis, G.A. and Holt, R.D. (1992) 'Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions'. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, pp. 151–154.
- Polis, G.A., Myers, C.A. and Holt, R.D. (1989) 'The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other'. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, pp. 297–330.
- Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W., Bean, W.T., Ripple, W.J., Laliberte, A.S. and Brashares, J.S. (2009) 'The rise of the mesopredator'. *BioScience*, 59(9), pp. 779–791. doi:10.1525/bio.2009.59.9.9.
- Roemer, G.W., Gompper, M.E. and Van Valkenburgh, B. (2009) 'The ecological role of the mammalian mesocarnivore'. *BioScience*, 59(2), pp. 165–173. doi:10.1525/bio.2009.59.2.9.
- Romo, M. and Caicova, M., (eds.) (2007) *Ecología*. 6 edn. España: Pearson Educación, S.A.
- Rosenzweig, M.L. (1971) 'Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time'. *Science*, 171(3969), pp. 385–387. doi:10.1126/science.171.3969.385.
- Rumiz, D.I. (2010) 'Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes'. *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia*, 2, pp. 53–73.
- Ríos, L. (2009) *Análisis de los problemas que amenazan la conservación de Puma concolor en la Araucanía*. Proyecto de grado para optar al grado de magíster en Áreas silvestres y conservación de la naturaleza, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Smith, T.M. and Smith, R.L. (2007) *Ecología*. Pearson Educación.
- Thieme, H.R. (2003) *Mathematics in population biology*. Princeton University Press.
- Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. Available at: <https://ggplot2.tidyverse.org>.

Citación recomendada: Mejías Caballero, W.(2025). 'Análisis de estabilidad de un modelo predador-presa tritrófico con interacción interespecífica y respuesta funcional mixta'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R03, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.03



This open access article is licensed under a Creative Commons Attribution International (CC BY 4.0) <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.
Support: