



UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA
METROPOLITANA
del Estado de Chile

ISSN (ISSN-L) 2735-6817

ISSN (ONLINE) 2735-6817

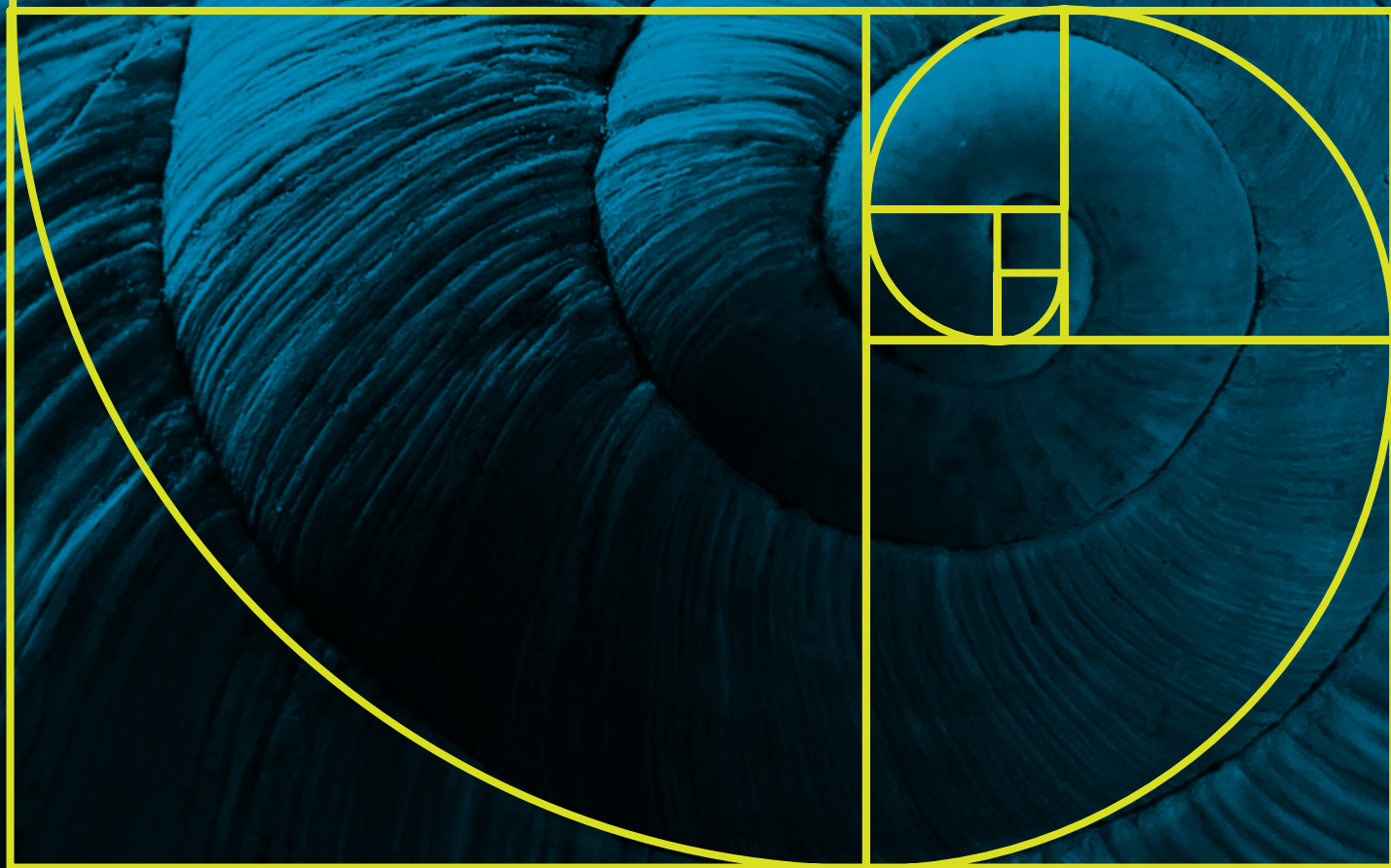
Volumen 5 (2025)

Doi Revista <https://doi.org/10.58560/rmmsb>

Doi Volumen <https://doi.org/10.58560/rmmsb.v05>

Revista de Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos

Grupo MatBio-UTEM
Departamento de Matemática
Facultad de Ciencias Naturales, Matemática y Medio Ambiente





UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA
METROPOLITANA
del Estado de Chile

ISSN: 2735-6817
Volumen 5 (2025)

Revista de **Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos**

Grupo MatBio-UTEM
Departamento de Matemática
Facultad de Ciencias Naturales, Matemática y Medio Ambiente

revistammsb.udem.cl



EDICIONES UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA METROPOLITANA

© UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA METROPOLITANA
Facultad de Ciencias Naturales, Matemáticas
y Medio Ambiente
Departamento de Matemática
Grupo MatBio-UTEM

Revista Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos
Journal of Mathematical Modelling of Biological Systems

ISSN (ISSN-L) 2735-6817

ISSN (ONLINE) 2735-6817

Volumen 5 (2025)

[A partir del presente volumen, la revista MMSB pasa a
modalidad de publicación continua].

REPRESENTANTE LEGAL

Marisol Durán Santis, Rectora UTEM

COMITÉ EDITORIAL

Directora

Dra. Cecilia Donoso Concha

Departamento de Matemática. FCNMMA UTEM,
Santiago de Chile

Editor jefe

Dr. Ricardo Castro Santis

Editora técnica

Mg. Mariela Ferrada Cubillos

COMITÉ EJECUTIVO

Departamento de Matemática Grupo – MatBio-UTEM

Dr. Daniel Sepúlveda Oehninger

Dr. Francisco Vielma Leal

Ph D. Tomás Veloz

Editores nacionales

Dr. Pablo Aguirre

Universidad Técnica Federico Santa María, Valparaíso, Chile

Dr. Raimund Bürger

Centro de Investigación en Ingeniería Matemática (CI²MA)

Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas

Universidad de Concepción, Chile

Dr. Ramiro Bustamante

Universidad de Chile

Dra. Alejandra Christen

Universidad de Valparaíso, Chile

Dr. Fernando Córdova Lepe

Universidad Católica del Maule, Talca, Chile

Dr. Gonzalo Robledo

Universidad de Chile

Dra. Katia Vogt Geisse

Universidad Adolfo Ibáñez, Santiago, Chile

Editores extranjeros

Dr. Ignacio Barradas

Centro de Investigación en Matemáticas -CIMAT-, Guanajuato,
México

Dr. Diego Griffon

Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET)

Universidad Central de Venezuela, Caracas

Dra. Nara Guisoni

Universidad Nacional de la Plata, Argentina

Dr. Eduardo Ibargüen-Mondragón

Universidad de Nariño, Pasto – Nariño, Colombia

Dra. Diomar Cristina Mistro

Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria – RS, Brasil

Dr. Fernando R. Momo

Universidad de General Sarmiento, Los Polvorines, Provincia
de Buenos Aires, Argentina

Dr. Jorge Velasco-Hernández

Universidad Autónoma de México – UNAM, Querétaro, México

Dra. Alejandra Ventura

Universidad de Buenos Aires, Argentina

COMITÉ TÉCNICO

Coordinación editorial

Nicole Fuentes

Claudio Lobos

Ediciones UTEM

Diagramación y diseño

Yerko Martínez Velásquez

Difusión

Paola Valenzuela Fuentes

INFORMACIONES

Revista Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos
Grupo MatBio-UTEM
Departamento de Matemáticas Facultad de Ciencias Naturales,
Matemática y Medio Ambiente

Correspondencia: Las Palmeras 3360, Ñuñoa, Santiago, Chile.
Código Postal 7800003. Teléfono: (56-2) 27877221

Correo electrónico: revista.mmsb@utem.cl



La revista Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos
utiliza la Licencia Creative Commons de Atribución 4.0
Internacional (CC BY 4.0). A menos que se indique lo contrario.

LAS IDEAS Y OPINIONES CONTENIDAS SON DE
RESPONSABILIDAD EXCLUSIVA DEL(OS) AUTOR(ES) Y
NO EXPRESAN NECESARIAMENTE EL PUNTO DE VISTA
DE LA REV. MODEL. MAT. SIST. BIOL. - UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA METROPOLITANA.

Políticas Editoriales

1. Carácter: la revista Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos (MMSB) es una publicación en línea, de acceso abierto, universal, gratuita y sin restricciones de circulación de sus contenidos. MMSB busca ser reconocida por su calidad de contenidos y rigurosidad en los procesos de edición y publicación.

2. Misión. Rev. model. mat. sist. biol. busca difundir trabajos originales e inéditos que incrementen el conocimiento y comprensión de sistemas biológicos a través del modelamiento matemático como herramienta principal de análisis. Las áreas temáticas incluidas en la revista son:

- Dinámica de Poblaciones
- Sustentabilidad
- Biodiversidad
- Epidemiología
- Enfermedades no infecciosas
- Biotecnología
- Biomateriales
- Neurociencia
- Genética
- Fisiología
- Biología celular
- Entre otros temas de origen biológico que puedan ser modelados y estudiados matemáticamente

3. Visión. Rev. model. mat. sist. biol. promueve el acceso al conocimiento de manera democrática y sin fines de lucro, libre circulación y acceso inmediato de sus artículos, siempre que se cite adecuadamente la fuente.

La revista busca valorizar la investigación científica producida en América Latina y el Caribe, aunque no de manera restrictiva geográficamente, ofreciendo una plataforma de divulgación científica para los trabajos de investigadores de la región, sin perjuicio de que se trata de una publicación disponible para los investigadores de todo el mundo.

4. Fecha y número de publicaciones anuales: Rev. model. mat. sist. biol. publicará tres números regulares por cada volumen, en los meses de: abril, agosto y diciembre de cada año.

La Rev. model. mat. sist. biol. se reserva el derecho de publicar volúmenes especiales que pueden ser dedicados a una temática específica o vinculados a un evento científico.

5. Alcance idiomático: Español-Inglés.

6. Política de derechos de autor, publicación y acceso a los contenidos: Rev. model. mat. sist. biol., Universidad Tecnológica Metropolitana como editora se reserva las atribuciones de comunicación y difusión según las prácticas del derecho de autor chilenas, y declara una política de acceso abierto (OA), bajo el principio de disponibilidad inmediata y gratuita, bajo la licencia Creative Commons [Reconocimiento 4.0 Internacional License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) (CC BY 4.0) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), siempre que le sea reconocida la autoría de la creación original, a menos que se indique lo contrario.

La revista adhiere a los principios de Investigación Abierta (Open Science) y a los Principios FAIR (Findable, Accessible, Interoperable, and Reusable), para la gestión de datos científicos.

7.- Cargos por envío y/o publicación artículos

La revista no tiene cargos por procesamiento de artículos (APC).

La revista no tiene cargos por envío de artículos.

La revista no tiene cargo por asignación de DOI para artículos.

8. Para los autores: se autoriza establecer copia en repositorios institucionales o personales, de preprint o posprint, siempre y cuando se cite la fuente o sitio institucional donde han sido publicados originalmente. Véase Políticas de apertura de la revista en: [Sherpa Romeo](#) [AURA - Amelica](#)

9. Para los lectores: se autoriza la reproducción total o parcial de los textos aquí publicados siempre y cuando se cite debidamente la autoría y fuente completa, así como la dirección electrónica de la publicación.

10. La responsabilidad de sus autores/as y de las opiniones expresadas no necesariamente reflejan la postura de la editorial, la revista o de la Universidad Tecnológica Metropolitana (UTEM).

Las opiniones y hechos consignados en cada artículo son de exclusiva responsabilidad de sus autores/as, así como de la idoneidad ética como investigadores.

Además, al enviar un trabajo a evaluar para publicación, hacen explícito que el manuscrito es de su autoría y que se respetan los derechos de propiedad intelectual de terceros. También es su responsabilidad asegurarse de tener las autorizaciones para usar, reproducir e imprimir el material que no sea de su propiedad/autoría (cuadros, gráficas, mapas, diagramas, fotografías, etcétera).

Cuando un autor(a) identifica en su artículo un error importante, deberá informar de inmediato a los editores y proporcionar toda la información necesaria para hacer las correcciones pertinentes y/o elaborar una retractación o corrección en caso de que terceros detecten errores.

11. La responsabilidad de los editores

Decisión de publicación: garantizarán la selección de las personas evaluadoras más calificadas y especialistas científicamente para emitir una apreciación crítica y experta del trabajo, con los menores sesgos posibles.

Integridad ética: evalúan los artículos enviados para su publicación sobre la base del mérito científico de los contenidos, sin discriminación ni opinión de género o política de las personas autoras, y en consideración a las políticas de género en la publicación en base a las recomendaciones de la [ANID - Chile 2021](#).

Confidencialidad: se comprometen a la confidencialidad de los manuscritos, su autoría y evaluación, de forma que el anonimato preserve la integridad intelectual de todo el proceso. Respeto de los tiempos: son responsables máximos del cumplimiento de los límites de tiempo para las revisiones y la publicación de los trabajos aceptados, para asegurar una rápida difusión de sus resultados.

12. **Código ético.** La Rev. model. mat. sist. biol. adhiere al Código del Committee on Publication Ethics (COPE) para discutir y/o sancionar toda materia relativa a los aspectos de la ética de la publicación. Véase: COPE Principios de Transparencia y Mejores Prácticas en Publicaciones Académicas, disponible en: <https://doi.org/10.24318/cope.2019.1.13>

13. **Conflicto de interés:** La Revista requiere que los autores, revisores, declaren cualquier conflicto de intereses en conexión con el artículo remitido. Si los hay, es imperativo que

los identifiquen, e informen en detalle cuál fue su relación con el trabajo presentado.

14. **Detección o prevención del plagio.** MMSB emplea el sistema de detección de plagio de la Universidad (UTEM) (véase <https://www.urkund.com/es/>), con motivo de salvaguardar la pertinencia u originalidad de los contenidos que se publicarán.

Si posteriormente a la publicación de un artículo el Consejo editorial detecta o es informado de plagio, mala conducta en la investigación, la Revista puede retirar el artículo e informa retractación, adicionalmente puede emprender en contra de las personas autoras las acciones legales que correspondan.

15.- **Preservación de los contenidos.** En [Repositorio Institucional SIBUTEM](#)

15.- **Preservación de los contenidos.** En [Repositorio Institucional SIBUTEM](#)

16.- **Indexación en bases de datos, directorios, bibliotecas:** Latindex Catalogo 2.00, Sistema Regional de Información Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal; EBSCO; DIALNET; MIAR; ROAD: Directory of Open Access Scholarly Resources; AURA America Unesco; Sherpa Romeo.

Repositorios y bibliotecas: Repositorio académico UTEM; Google Académico. Revistas académicas chilenas. SciencesPo Bibliotheque, Paris.

Editorial Policies

1. Character. The Journal of Mathematical Modeling of Biological Systems (MMSM) is an official publication of the Metropolitan Technological University, published through Ediciones UTEM.

2. Mission. MMSB seeks to disseminate original and unpublished works that increase the knowledge and understanding of biological systems through mathematical modeling as the main tool of analysis. The subject areas included in the journal are:

- Population Dynamics
- Sustainability
- Biodiversity
- Epidemiology
- Non-infectious diseases
- Biotechnology
- Biomaterials
- Neuroscience
- Genetics
- Physiology
- Cell biolog
- Among other topics of biological origin that can be modeled and studied mathematically.

3. Vision. MMSM promotes access to knowledge in a democratic and non-profit manner, therefore the journal does not charge authors for publication or access charges for readers, nor does it restrict the free circulation of its articles (however, the source must always be correctly referenced).

In addition, it seeks to value the scientific research produced in Latin America and the Caribbean, offering a showcase for the work of young researchers in the region, without prejudice to the fact that it is a publication available to researchers from all over the world and of all ages.

4. MMSB will publish an annual volume, with three issues per volume, with a publication date in April, August and December of each year.

MMSB will also publish special volumes that can be dedicated to a specific topic or linked to a scientific event.

5. Language scope: Spanish-English.

6. Publication policy and access to content. MMSB has an open access policy, under the principle of free availability, to research products for the general public.

Under the Creative Commons Attribution 4.0 International License.

7. For authors. it is authorized to establish a copy in institutional or personal repositories, preprint or postprint, as long as the source or institutional site where they were originally published is cited.

8. For readers. the total or partial reproduction of the texts published here is authorized as long as the authorship and full source are duly cited, as well as the electronic address of the publication.

9. The opinions expressed by the authors do not necessarily reflect the position of the publisher, the journal or the Universidad Tecnológica Metropolitana (UTEM).

10. Code of Ethics. the Journal adheres to the Code of the Committee on Publication Ethics (COPE) to discuss and or sanction all matters related to ethical aspects of the publication. See: COPE Principles of Transparency and Best Practices in Academic Publications, available at: <https://doi.org/10.24318/cope.2019.1.13>

11. Code of Ethics. Detection or prevention of plagiarism. MMSB uses the University's plagiarism detection system (UTEM) (see <https://www.urkund.com/es/>), in order to safeguard the relevance or originality of the content to be published.

Tabla de contenidos

	AUTOR(ES)	PAÍS	INSTITUCIÓN	TÍTULO
1	Andrea Arlette España Tinajero	MÉXICO	Universidad Autónoma de San Luis Potosí	Periodicidad en los atractores de dos redes reguladoras de genes
	Luis Armando Corona Popoca	MÉXICO	Universidad Autónoma de San Luis Potosí	
2	Derik Castillo Guajardo	MÉXICO	Universidad Autónoma Metropolitana	An almost periodic model of lead metabolism
	Osvaldo Osuna	MÉXICO	Universidad Michoacana	
	José Geiser Villavicencio Pulido	MÉXICO	Universidad Autónoma Metropolitana	
3	Wilson Mejías Caballero	CHILE	Instituto Forestal de Chile	Análisis de estabilidad de un modelo predador-presa tritrófico con interacción interespecífica y respuesta funcional mixta
4	Enith A. Gómez-Hernández	ECUADOR	Universidad San Francisco de Quito	Predation and exploitative competition in a two-dimensional system
	Viviana Rivera-Estay	CHILE	Universidad Arturo Prat	
	Laura M. Romero-Parada	CHILE	Universidad Católica del Maule	

Periodicidad en los atractores de dos redes reguladoras de genes

Periodicity in the Attractors of Two Gene Regulatory Networks

 Andrea Arlette España Tinajero¹ y  Luis Armando Corona Popoca¹

✉ Corona Popoca: armando.cp@if.uaslp.mx

¹ Departamento de Matemáticas, Instituto de Física,
Universidad Autónoma de San Luis Potosí
San Luis Potosí, México

Recepción: 2025-10-07 | Aceptación: 2025-10-28 | Publicación: 2025-12-01

Citación recomendada: España Tinajero, A. *et al.* (2025). 'Periodicidad en los atractores de dos redes reguladoras de genes'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R01, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.01



This open access article is licensed under a Creative Commons Attribution International (CC BY 4.0) <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.
Support: SECIHTI, México 2023

RESUMEN

Este artículo presenta un análisis dinámico y estructural del paisaje de atractores en dos redes reguladoras de genes vinculadas al desarrollo embrionario de erizos de mar: el endodermo y el esqueleto larval. Se utilizan modelos booleanos para simular la dinámica y se generan los diagramas de transición correspondientes. A partir de muestras aleatorias de condiciones iniciales, se identifican atractores de periodo dos en todos los casos. Se examinan la profundidad de las trayectorias, el tamaño de las cuencas de atracción y la estructura de comunidades en las componentes atractoras. Se observa que los atractores dominantes concentran la mayor parte de las trayectorias y presentan comunidades más extensas, mientras que los menos frecuentes están asociados a trayectorias más simples. La elevada proporción de interacciones activadoras y módulos de interacción en ambas redes sugiere una organización topológica que favorece la convergencia hacia estados cíclicos estables. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la estructura de las redes génicas está moldeada por presiones evolutivas que promueven comportamientos dinámicos robustos y funcionales durante el desarrollo embrionario.

Palabras Claves:

Redes reguladoras de genes, dinámica booleana, atractores periódicos, comunidades dinámicas

ABSTRACT

This article presents a dynamic and structural analysis of the attractor landscape in two gene regulatory networks involved in sea urchin embryonic development: the endoderm and the larval skeleton. Boolean models are used to simulate the system's dynamics and to generate the corresponding transition diagrams. Based on random samples of initial conditions, all identified attractors exhibit a period-two cyclic behavior. The study examines trajectory depth, basin sizes, and the community structure within attractor components. Dominant attractors concentrate most trajectories and form larger communities, while less frequent ones are associated with simpler, more direct dynamics. The high proportion of activating interactions and the presence of multiple interaction modules suggest a topological organization that promotes convergence to stable cyclic states. These findings support the hypothesis that gene network structures are shaped by evolutionary pressures to ensure robust and functional dynamics during embryonic development.

Keywords:

Gene regulatory networks, Boolean dynamics, periodic attractors, dynamic communities

2020 AMS Mathematics Subject Classification: Primary: 92B05; Secondary: 37N25
--

PRELIMINARES

TEORÍA DE GRAFOS

En el contexto de este artículo, nos referimos a las redes como un grafo dirigido (o dígrafo) denotado por $G = (V, A)$, donde V representa el conjunto de vértices y A el conjunto de aristas dirigidas. Una arista dirigida se define como un par ordenado (u, v) , con $u, v \in V$. Todas las redes consideradas cumplen la condición de que tanto V como A son conjuntos finitos.

Existen dos conjuntos importantes asociados a un vértice v : el conjunto de entrada de v , denotado por $I(v)$, y el conjunto de salida de v , denotado por $O(v)$. Estos conjuntos se definen de la siguiente manera: $I(v) := \{u \in V : (u, v) \in A\}$ y $O(v) := \{u \in V : (v, u) \in A\}$.

El *grado de entrada* y el *grado de salida* de un vértice $v \in V$ en un dígrafo se definen como el número de aristas que llegan a v y el número de aristas que salen de v , respectivamente. Estos se denotan por $|I(v)|$ y $|O(v)|$.

Un camino dirigido en G desde $u \in V$ hasta $v \in V$ es una secuencia de vértices tal que cada par consecutivo de vértices $u = v_0 \rightarrow v_1 \rightarrow \dots \rightarrow v_\ell = v$ forma una arista dirigida en A . En este caso, ℓ representa la longitud del camino dirigido. Por otro lado, un camino no dirigido entre los vértices $u \in V$ y $v \in V$ es una secuencia de vértices, como se describió anteriormente, con la diferencia de que cada par consecutivo de vértices forma una arista dirigida o su inverso en A .

En el dígrafo $G = (V, A)$, una *componente débilmente conexa* es un conjunto maximal $C \subset V$ tal que existe un camino no dirigido entre cada par $u, v \in C$, considerando las direcciones de las aristas.

Consideremos un poliárbol $T = (V, A)$. Las *raíces* del poliárbol constituyen el conjunto de vértices $R = \{r_1, \dots, r_k\} \subset V$, donde el conjunto de entrada es vacío, es decir, $I(v) = \emptyset$ para todo $v \in R$. Por otro lado, las *hojas* de T son el conjunto de vértices $L \subset V$ cuyo conjunto de salida es vacío, es decir, $O(v) = \emptyset$ para todo $v \in L$. Las aristas de este árbol están dirigidas desde las raíces hacia las hojas.

DINÁMICA DE LAS REDES

Una red reguladora de genes (GRN, por sus siglas en inglés) puede entenderse como un sistema dinámico formado por múltiples unidades interconectadas, cuya evolución depende de la estructura de las interacciones entre ellas, tal como se expone en de Jong and Lima (2005). En este marco, dichas unidades corresponden a productos génicos y se describen mediante valores numéricos que varían en el tiempo, los cuales representan sus concentraciones relativas, siguiendo lo señalado en Luna *et al.* (2013).

El tiempo se modela como una variable discreta, y el siste-

ma se describe mediante una red de mapas acoplados por tramos afines, siguiendo el enfoque de Luna and Ugalde (2008). La evolución global del sistema se observa en los instantes $t_0 < t_1 < \dots < t_n < \dots$, y su estado en un momento arbitrario t puede representarse mediante un vector N -dimensional, donde $|V| = N$ y cada componente $x_i^t \in \mathbb{R}$ indica el nivel de actividad de la i -ésima unidad en ese instante. La dinámica del sistema define su configuración futura a partir del estado inmediatamente anterior, mediante la siguiente regla de actualización:

$$x_j^{t+1} = \alpha_j x_j^t + D_j(x_k^t : v_k \in I(v_j)),$$

donde el parámetro $\alpha_j \in [0, 1]$ representa la tasa de degradación asociada al vértice v_j , y D_j es una función que depende de los niveles de actividad de los vértices que conforman el conjunto de entradas de v_j . Adoptamos $\alpha_j = 1$ con el fin de simplificar la descripción de la dinámica y enfocar el análisis en el papel que desempeñan la topología de la red y los módulos de interacción, asumiendo una evolución sin degradación explícita. La función D_j es una función dependiente de los niveles de actividad de los vértices que integran el conjunto de entradas de v_j . A las componentes funcionales que determinan estas interacciones las denominamos módulos de interacción. Hay tres casos principales:

1. Entradas individuales: Una única arista $u \rightarrow v$ es suficiente para activar v :

$$x_v^{t+1} = x_u^t$$

donde $x_u \in \{0, 1\}$ es la variable que indica si u está activo.

2. Entradas combinatorias: Varias aristas deben concurrir simultáneamente para generar la señal. Un ejemplo de su representación se observa mediante el producto de sus variables:

$$x_v^{t+1} = \prod_{u \in I_v} x_u^t.$$

3. Autoregulaciones: Un vértice v puede regularse a sí mismo mediante un lazo $v \rightarrow v$. Se incluye su propia variable x_v en la fórmula, por ejemplo:

$$x_v^{t+1} = x_v^t \cdot \prod_{u \in I_v \setminus \{v\}} x_u^t.$$

Así, la activación de v depende también de su estado previo.

La evolución temporal de una red reguladora puede representarse mediante un dígrafo que funciona como su diagrama de transición, de acuerdo con el enfoque descrito en España *et al.* (2025). En este dígrafo, cada vértice corresponde a una configuración posible del sistema en un instante $t \in \mathbb{N}$, es decir, a un vector $(x_1^t, x_2^t, \dots, x_N^t) \in \{0, 1\}^N$. Los caminos de este grafo describen las trayectorias dinámicas que emergen a partir de una condición inicial $(x_1^0, x_2^0, \dots, x_N^0) \in \{0, 1\}^N$, y permiten visualizar las secuencias de estados que el sistema

puede alcanzar bajo su dinámica. Para los fines de este estudio, adoptamos la convención de que el valor 0 indica que un gen se encuentra desactivado, mientras que el valor 1 representa su activación.

En la Figura 1 se presenta un ejemplo de la dinámica que induce una red reguladora de genes. En (a), se muestra una red reguladora de genes ficticia con estructura de poliárbol, compuesta por cinco vértices (genes) y seis aristas que representan interacciones de activación e inhibición, indicadas mediante flechas convencionales y flechas planas, respectivamente. En (b), se muestra la función booleana derivada de su topología, en la cual se asume que los genes raíz permanecen constantemente activos, mientras que el conjunto de hojas está conformado por un único representante. En (c), se ilustran dos trayectorias dinámicas generadas a partir de diferentes condiciones iniciales 00000 y 10011. En ambos casos, la evolución del sistema conduce eventualmente a un estado estable, el punto fijo 11011. Los estados estables (que incluyen tanto puntos fijos como puntos periódicos), denominados patrones de actividad génica o GAPs (por sus siglas en inglés, *Gene Activity Patterns*, según lo señalado en Espinosa-Soto (2018)), corresponden al fenotipo funcional de la red, reflejando su especialización en una tarea regulatoria particular, según Davidson *et al.* (2002). Finalmente en (d), se muestra el diagrama de transición asociado a la red, el cual representa todas las trayectorias posibles derivadas de las 2^5 configuraciones iniciales binarias del sistema. Cada vértice en el grafo está etiquetado con el valor decimal correspondiente a su configuración binaria (por ejemplo, la etiqueta 0 corresponde a la condición inicial 00000 y la etiqueta 31 corresponde a 11111), y las aristas indican las transiciones dictadas por la dinámica booleana. Como se aprecia, este dígrafo es igualmente un poliárbol en el que, salvo cuatro vértices, todos son raíces, y no existen hojas, pues cada uno de los vértices restantes tiene al menos una arista de salida.

En las redes analizadas en este trabajo, el espacio de estados crece exponencialmente con el número de genes (del orden de 2^{34} , es decir, más de 17 mil millones de combinaciones posibles), por lo que una exploración exhaustiva de todas las trayectorias actualmente es para nosotros computacionalmente inviable. En consecuencia, los atractores se determinaron de manera analítica a partir de las funciones booleanas de cada red, identificando todos los ciclos accesibles. El modelo booleano caracteriza de forma completa el paisaje de atractores definido por la estructura de la red; no obstante, estudios futuros podrían considerar variantes estocásticas o continuas para explorar sensibilidad paramétrica y transitorios raros.

METODOLOGÍA

En este artículo se analizan dos redes reguladoras de genes extraídas de sistemas modelo ampliamente utilizados en biología del desarrollo, por ejemplo, véanse los trabajos de: Davidson (2010); Arda *et al.* (2013); Combs and Yutzey

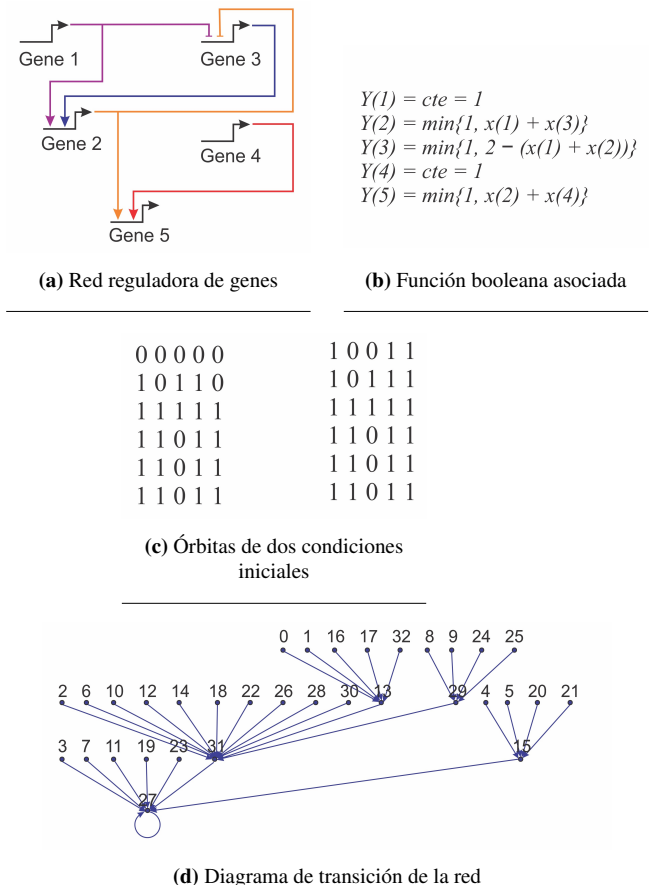


Figura 1: Ejemplo de la dinámica de una red reguladora de genes. Se muestra una red reguladora de genes, su función booleana asociada, dos trayectorias dinámicas a partir de las condiciones iniciales: 00000 y 10011. Finalmente, se muestra el diagrama de transición de la red.

(2009); Kueh and Rothenberg (2012); Stathopoulos and Levine (2005). Estas redes corresponden a los siguientes organismos:

1. *Endodermo del erizo de mar*, extraída de Garfield *et al.* (2013).
2. *Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico*, extraída de Li and Davidson (2009).

Los erizos de mar son organismos modelo ampliamente utilizados en biología del desarrollo debido a su embriogénesis externa, simetría radial y redes génicas bien caracterizadas. El *endodermo*, una de las tres capas germinativas del embrión que da origen al intestino primitivo y a otros órganos internos, ha sido particularmente estudiado en especies como *Strongylocentrotus purpuratus*. En estos organismos, el endodermo se origina a partir de dos poblaciones celulares vegetales denominadas Veg1 y Veg2, cuya especificación está regulada por una red génica altamente conservada que responde a señales de las vías Wnt/ β -catenina y Delta/Notch. Este sistema constituye un modelo ideal para investigar los mecanismos de especificación del destino celular y la integración de señales

intercelulares durante la formación de estructuras internas, proporcionando así información clave sobre la evolución de los programas de desarrollo en deuteróstomos, según Peter and Davidson (2010).

Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico. *Strongylocentrotus purpuratus*, el erizo púrpura del Pacífico, constituye un modelo fundamental para el estudio de la formación del esqueleto larval. Esta estructura está compuesta por espículas calcáreas que se originan a partir de células mesenquimáticas primarias (PMC), las cuales migran, se fusionan en un sincitio y secretan una matriz orgánica que sirve como andamiaje para la cristalización de calcita. La especificación de las PMC está regulada por una red génica que incluye factores exclusivos del linaje de equinoideos, como *pmar1* y *alx1*, y depende de señales inductivas provenientes del ectodermo, entre las que destaca la vía de señalización mediada por VEGF. Este sistema constituye un ejemplo paradigmático de cómo los programas genéticos orquestan procesos morfogenéticos y proporciona un marco para investigar la evolución de estructuras biomineralizadas en metazoos, según Rafiq *et al.* (2012).

En ambas redes se muestra un fragmento de su red reguladora de genes en el desarrollo embrionario de los organismos correspondientes.

Estas redes están compuestas como se indica en la Tabla 1. Por el número de vértices que conforman estas redes, la cantidad total de condiciones iniciales que conforman el diagrama de transición es, por lo menos, del orden de 10^{10} . Para fines analíticos, definimos una muestra aleatoria de condiciones iniciales de un millón para la primera red y diez millones para la segunda. Dichas muestras son estadísticamente representativas, ya que garantizan un intervalo de confianza del 95 % con un margen de error máximo de $\pm 0,098\%$ para la primera red y $\pm 0,031\%$ para la segunda, asumiendo la peor variabilidad posible en proporciones ($p = 0,5$). Estas condiciones aseguran una alta fiabilidad en las estimaciones de participación y profundidad presentadas en los análisis por presentar.

Como se puede observar, ambas redes tienen una dominancia fuerte para el número de activaciones, que corresponden a más de un 80 %, una tasa de autorregulaciones baja (menor al 10 %) y una cantidad de módulos de interacción mayor al 50 %. Esto da indicios de la estabilidad de los atractores considerando la dinámica booleana que aquí planteamos.

En este artículo se presenta un análisis estadístico del paisaje de atractores de los diagramas de transición de dos redes reguladoras de genes, basado en el tamaño de las cuencas y la distribución de las longitudes de los caminos. Para el análisis de las redes reguladoras y sus respectivos diagramas de transición, se utilizaron los programas *Mathematica* 14 y *Python* 3.0, junto con las bibliotecas *pandas*, *collections*,

networkx y *matplotlib.pyplot*. Además, la visualización de los datos se realizó con *CorelDRAW Graphics Suite* 2023.

RESULTADOS

La estructura de los diagramas de transición que resultan de aplicar la dinámica a las redes reguladoras de genes del *Endodermo del erizo de mar* y de *Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico* arroja que su comportamiento asintótico siempre termina en varios ciclos atractores que siempre son de tamaño 2, estos suelen representar patrones de expresión génica oscilatorios o alternantes. Esto puede indicar que algunos genes pueden estar encendiéndose y apagándose representando mecanismos de retroalimentación positiva o negativa, como explica Tian *et al.* (2009), o asociarse a dos estados funcionales recurrentes, como por ejemplo una respuesta a un estímulo encendido o apagado.

Endodermo del erizo de mar

El diagrama de transición de la red reguladora de genes del *Endodermo del erizo de mar* tiene dos componentes débilmente conexas, cuyos ciclos atractores, son de periodicidad dos, y se muestran a continuación:

1. Primer ciclo atractor:

$$\underbrace{1, 1, \dots, 1}_{17}, 0, 0, \underbrace{1, 1, \dots, 1}_{15}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{17}, 0, 0, 1, 1, 0, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_5, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_5.$$

2. Segundo ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{17}, 0, 0, 1, 1, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{17}, 0, 0, 1, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{12}.$$

A pesar de que la dimensión de esta red es de 34, la dinámica resultó ser sencilla. A continuación en la Figura 2 se muestra un resumen de la dinámica de su diagrama de transición. En el cual, el primer ciclo atractor (que por simplicidad escribiremos como *Atractor 1*) atrae al 50 % de las condiciones iniciales en la muestra aleatoria que utilizamos. Mientras que el segundo ciclo atractor (o simplemente *Atractor 2*), atrae a la otra mitad de las condiciones iniciales.

Además, la profundidad ℓ de esta red es bastante pequeña. El camino más largo detectado en el diagrama de transición tiene longitud de 3. Esto puede deberse a la gran cantidad de activaciones que tiene la red subyacente (recordemos que es de 85.5 %). Un muy pequeño porcentaje de condiciones iniciales, son las que llegan al atractor en un solo paso, lo que indica que la dinámica transitoria no es trivial, aunque solo haya que pasar por uno o dos estados intermedios antes

Red reguladora de genes	Vértices	Aristas	Activaciones		Inhibiciones		Hojas		Raíces		Autorregulaciones		Módulos de interacción	
			Cant.	%	Cant.	%	Cant.	%	Cant.	%	Cant.	%	Cant.	%
<i>Endodermo del erizo de mar</i>	34	83	71	85.5	12	14.5	15	44.1	5	14.7	5	6.0	44	53.0
<i>Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico</i>	35	106	87	82.1	19	17.9	11	31.4	5	14.3	8	7.5	88	83.0

Tabla 1: Resumen comparativo de propiedades estructurales de dos redes reguladoras de genes. Se incluyen número de vértices, aristas, activaciones, inhibiciones, hojas, raíces, autorregulaciones y módulos de interacción, expresados en cantidad absoluta y porcentaje.

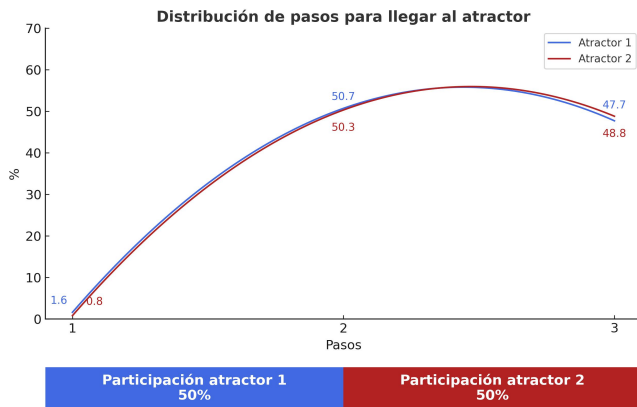


Figura 2: Estadística de los atractores del *Endodermo del erizo de mar*.

de caer en un comportamiento estable, y en este caso, cíclico.

A partir de la muestra, se construyeron las funciones de probabilidad de que una condición inicial le tome n número de pasos para llegar al ciclo atractor final que le corresponde, en donde se obtuvo que las funciones son unimodales, con máximo en el número de pasos igual a dos y que coinciden con un error cuadrático medio de 0.82 %.

Asimismo, al examinar las componentes de los ciclos atractores, observamos que los bloques de 1's predominan claramente al principio (con 17 componentes) y al final (con más de 10 componentes, salvo en uno de los casos). Aunque este patrón puede obedecer a la elevada cantidad de activaciones de la red, también muestra que la diversidad del diagrama de transición se manifiesta principalmente en los tramos centrales de cada condición inicial.

Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico

El diagrama de transición de la red reguladora de genes del *Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico* tiene siete componentes débilmente conexas, cuyos ciclos atractores, son de periodicidad dos, y se muestran a continuación:

1. Primer ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 0, 1, 0, 1, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{4}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 1, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{6}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

2. Segundo ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 1, 0, 1, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{4}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 0, 1, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{6}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

3. Tercer ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 1, 0, 0, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{4}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 0, 1, 0, 0, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{6}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

4. Cuarto ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 1, 0, 0, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{6}, 0, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{9}, 0.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{4}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{10}.$$

5. Quinto ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 1, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{4}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 1, 0, 0, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{6}, 0, \underbrace{1, \dots, 1}_{11}.$$

6. Sexto ciclo atractor:

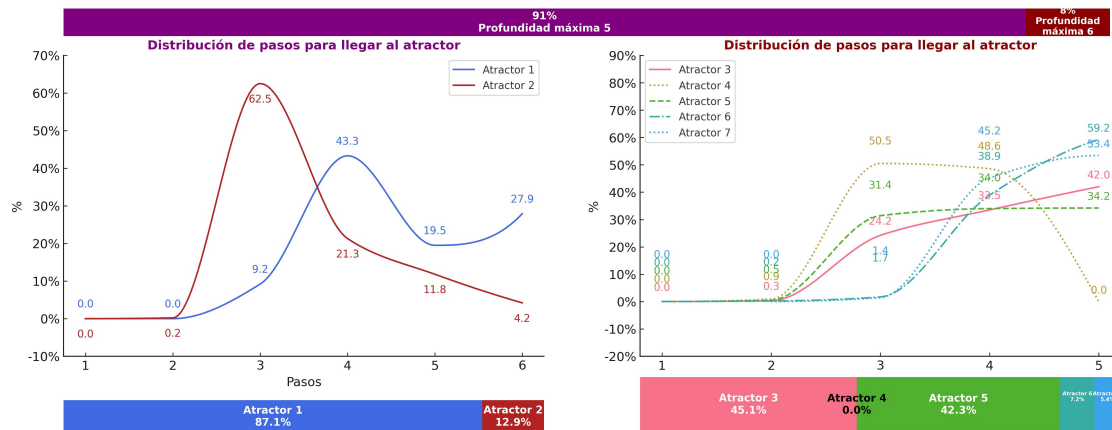
$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 0, \dots, 0, \underbrace{1, 0, \dots, 0}_{4}, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 0, 1, 0.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, \dots, 0, \underbrace{1, 1, 0, 0, 0}_{6}, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 0, 1, 0.$$

7. Séptimo ciclo atractor:

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, 1, 0, \dots, 0, \underbrace{1, 1, 0, 0, 0}_{4}, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 0, 1, 0.$$

$$\underbrace{1, \dots, 1}_{11}, 0, \dots, 0, \underbrace{1, 0, \dots, 0}_{6}, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 1, 1, 0, 0, 1, 0.$$



Se tiene que cada atractor está en una componente débilmente conexa disjunta de las demás, lo que particiona al diagrama de transición.

La red reguladora de *Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico*, compuesta por 35 vértices, exhibe una dinámica notablemente sencilla, similar a la observada en la red anterior, en donde todos los atractores identificados corresponden a ciclos de periodo dos. En la Figura 3 se presenta un resumen estadístico del comportamiento asintótico de esta red, donde destacan los atractores 1 y 2, que concentran en conjunto aproximadamente el 91 % de las condiciones iniciales analizadas. Específicamente, el atractor 1 alcanza su participación máxima en el paso cuatro con un 43.3 %, mientras que el atractor 2 presenta su pico en el paso tres con un 62.5 %.

Los atractores 2, 3, 4, 5, 6 y 7 presentan tasas de atracción significativamente menores y distribuciones más suaves. No obstante, todos ellos comparten la característica de alcanzar su máxima probabilidad en la longitud de trayectoria más prolongada dentro de su componente, lo que sugiere una convergencia más gradual hacia el estado cíclico. Por otro lado, el atractor 4, tiene una participación nula estadísticamente.

La profundidad del diagrama de transición varía entre cinco y seis pasos según la componente débilmente conexa considerada. La componente de mayor profundidad coincide con la de mayor participación relativa. Aunque existen trayectorias que conducen al atractor en un único paso, estas representan una fracción muy reducida de la muestra. La mayoría de las trayectorias transitorias requiere entre dos y cinco pasos, reflejando así una dinámica transitoria breve, pero no inmediata ni trivial.

A partir de una muestra aleatoria de diez millones de condiciones iniciales, se construyeron las funciones de probabilidad del número de pasos necesarios para alcanzar cada

atractor. Todas ellas (con excepción de la correspondiente al atractor 1, que presenta una distribución más dispersa) resultaron unimodales, con una fuerte tendencia hacia trayectorias cortas en comparación con la dimensión total del sistema. Este comportamiento refuerza la interpretación de que la red posee una dinámica altamente organizada, orientada hacia ciclos periódicos accesibles en pocos pasos.

Al igual que en el caso anterior, al examinar las componentes de los ciclos atractores vemos un claro predominio de bloques de 1's tanto al inicio (11 componentes) como al final (más de nueve, salvo en dos atractores que exhiben mayor diversidad en ese extremo aunque tienen un comportamiento periódico). También este patrón puede explicarse por la elevada activación de la red, así mismo evidencia que la mayor variabilidad del diagrama de transición se concentra en los segmentos centrales de cada condición inicial.

ANÁLISIS DE COMUNIDADES EN LAS COMPONENTES ATRACTORAS

Como complemento al estudio dinámico de los atractores, se realizó un análisis estructural de las comunidades formadas por las trayectorias que convergen hacia cada uno de ellos. Este análisis permite caracterizar la diversidad interna y la organización topológica de cada componente atractora, revelando diferencias en la complejidad estructural de sus trayectorias de atracción.

Endodermo del erizo de mar. En el caso del modelo correspondiente a la red del endodermo, se analizaron dos atractores principales. Para ello, se aplicaron técnicas de detección de comunidades sobre los subgrafos inducidos por las condiciones iniciales que convergen hacia dichos atractores. En la Figura 4 se muestra la distribución de la longitud de las comunidades detectadas. El eje vertical está en escala logarítmica para resaltar la variabilidad. Se observa que ambos atractores presentan estructuras comunitarias amplias, aunque el Atractor 2 tiende a formar comunidades más extensas.

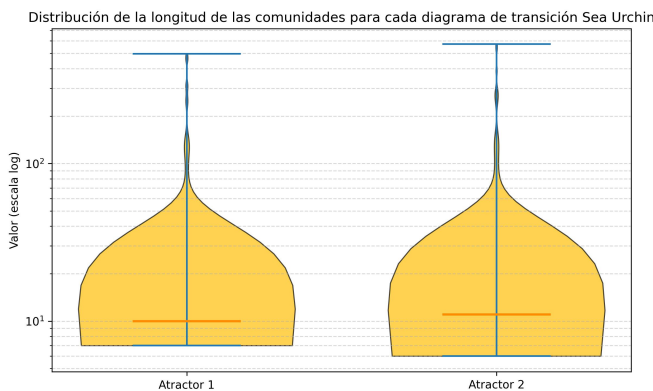


Figura 4: Distribución de la longitud de las comunidades para cada atractor del endodermo del erizo de mar.

Esqueleto del erizo púrpura del Pacífico. En el caso del modelo correspondiente a la red del *esqueleto larval*, se identificaron siete atractores. Sobre estos se aplicaron algoritmos de detección de clústeres para estudiar la estructura de comunidades inducidas por las trayectorias que convergen hacia cada uno. La Figura 5 muestra la distribución de la longitud de dichas comunidades. Al igual que en el caso anterior, se utiliza una escala logarítmica en el eje vertical.

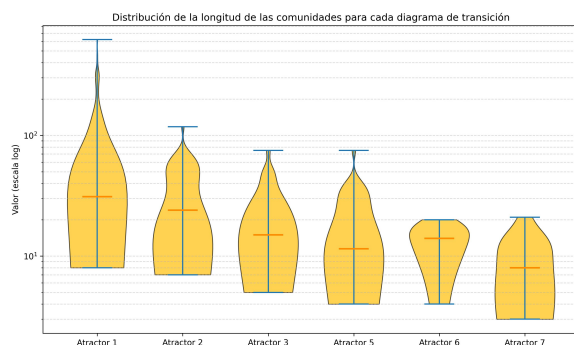


Figura 5: Distribución de la longitud de las comunidades detectadas en cada componente atractora del *esqueleto larval* en el erizo púrpura del Pacífico.

El Atractor 1 presenta la mayor dispersión, con comunidades más extensas, lo que coincide con su alta frecuencia de aparición en las simulaciones. Atractores como el 2 y el 3 también muestran estructuras comunitarias complejas, aunque de menor escala. Por el contrario, los atractores 6 y 7 exhiben comunidades más compactas y concentradas, indicando trayectorias de atracción más simples.

Las estructuras comunitarias de los atractores más representativos se ilustran en la Figura 6. Cada subfigura (a), (b), (c), (d), y (e) es una componente conexa del diagrama de transición, y está asociada a un único atractor etiquetado en la correspondiente subfigura, de manera en que cada nodo representa un estado, las aristas indican

transiciones válidas, y los colores diferencian las comunidades detectadas. La organización jerárquica observada en algunos atractores da cuenta de diferencias topológicas significativas, incluso entre atractores con tamaños similares.

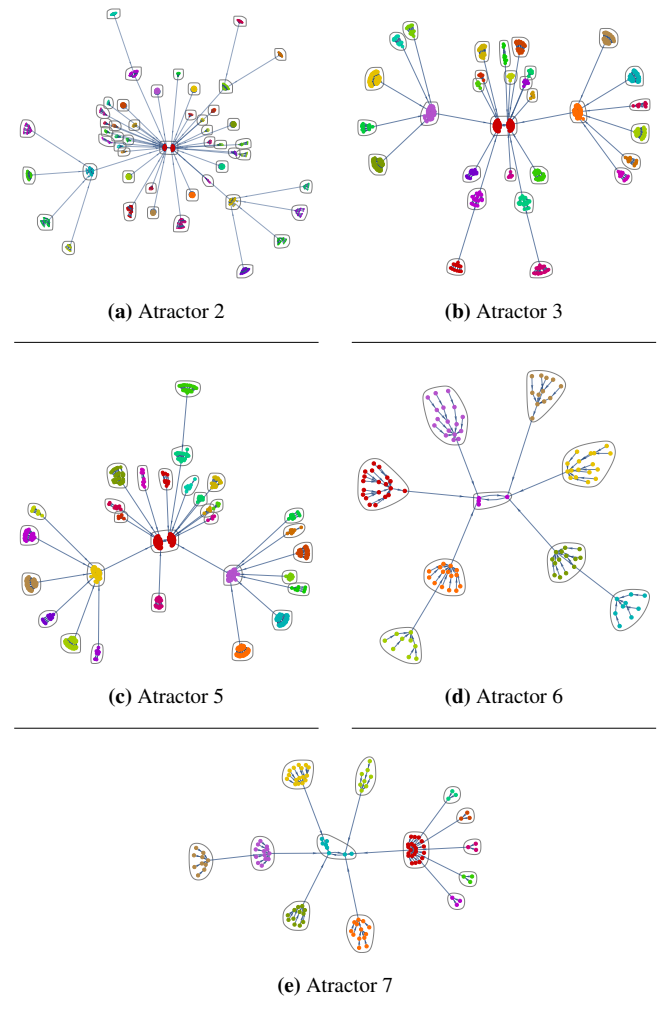


Figura 6: Estructura de comunidades en los grafos inducidos por las componentes atractoras de la red del *esqueleto larval* en el erizo púrpura del Pacífico. El atractor 4 no aparece debido a su ausencia en la muestra; el atractor 1 no fue incluido por su tamaño.

En conjunto, los resultados para ambos modelos muestran que la complejidad estructural de los atractores está correlacionada con su participación en la dinámica global del sistema. Atractores dominantes tienden a generar trayectorias más ramificadas y comunidades de mayor tamaño, mientras que los menos frecuentes se asocian a estructuras más simples.

DISCUSIÓN

La complejidad estructural de las redes presentadas en este artículo no es trivial, y aun así todos los atractores identificados corresponden a ciclos de periodo dos. Esta simplicidad emergente no es evidente a priori y resalta la

capacidad de la topología de la red para organizar dinámicas complejas en comportamientos altamente predecibles. Además, esto sugiere una tendencia del sistema hacia dinámicas recurrentes. Desde una perspectiva biológica, dicha periodicidad puede estar asociada con procesos de regulación génica alternante durante el desarrollo embrionario, lo cual puede otorgar a estas redes una funcionalidad robusta.

En ambos casos, se observa una marcada predominancia de interacciones de tipo activador, con más del 80% de participación. Asimismo, la tasa de autorregulaciones es baja (menor al 10%) y una proporción considerable de vértices participa en módulos de interacción (más del 50%). Esta configuración estructural sugiere que las redes están diseñadas para favorecer la sincronización entre nodos mediante mecanismos de activación.

La combinación de estos factores puede explicar la convergencia rápida hacia ciclos atractores, incluso en presencia de una dinámica no lineal y de alta dimensionalidad. En particular, la alta densidad de activaciones facilita la propagación eficiente de señales, promoviendo patrones estables de actividad génica con una mínima profundidad transitoria.

Estos resultados apoyan el hecho de que la estructura topológica de una red reguladora de genes no es arbitraria, sino que está sujeta a presiones evolutivas que favorecen configuraciones capaces de producir comportamientos dinámicos estables y robustos. En el contexto del desarrollo embrionario, donde el tiempo y la precisión son críticos, esta clase de dinámica periódica puede representar una ventaja funcional significativa.

La elección de un modelo booleano para este estudio se fundamenta en que este tipo de enfoque permite capturar las propiedades globales del paisaje dinámico sin requerir parámetros cinéticos difíciles de obtener para las GRNs analizadas. Tal como se discute en la revisión de Barbuti *et al.* (2020), los modelos continuos basados en ecuaciones diferenciales y los modelos estocásticos (como el algoritmo de Gillespie) ofrecen una descripción más detallada a nivel cuantitativo, pero dependen de tasas de reacción y constantes bioquímicas que no están disponibles para estas redes completas. Por ello, el modelo booleano resulta apropiado para explorar la estructura de atractores y su relación con la topología de interacciones. No obstante, una comparación futura con modelos continuos o estocásticos sería valiosa para evaluar la robustez del comportamiento periódico observado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el respaldo institucional y el impulso a la investigación transdisciplinaria que hicieron posible el desarrollo de este

trabajo. El apoyo brindado por SECIHTI fue fundamental para la consolidación de este estudio, promoviendo el fortalecimiento del quehacer científico y humanístico en México.

FINANCIAMIENTO

Investigación total financiada por:

- Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI). Programa Estancias posdoctorales por México 2023.

DECLARACIÓN DE USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL

Durante el desarrollo de este artículo, se utilizó la herramienta de inteligencia artificial ChatGPT (OpenAI) exclusivamente como apoyo para la revisión, depuración y optimización de fragmentos de código en Python. Todas las sugerencias generadas fueron evaluadas, adaptadas e integradas por los autores, quienes se aseguraron de su correcta implementación y validez científica.

Los autores asumen plena responsabilidad sobre el contenido del código utilizado en el estudio, incluyendo aquellas secciones en las que se empleó asistencia por parte de la herramienta de inteligencia artificial.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES (CREDIT)

Andrea España y Armando Corona contribuyeron de manera equitativa en las siguientes actividades:

Conceptualización: formulación de los objetivos y del enfoque general del estudio.

Metodología: desarrollo del marco teórico y formulación de la metodología matemática.

Programación: implementación de algoritmos y desarrollo del código computacional en Python y Wolfram Mathematica.

Análisis formal: realización de cálculos matemáticos y análisis cuantitativo.

Visualización: elaboración de dibujos y representaciones gráficas.

Redacción – borrador original: preparación del primer borrador del manuscrito.

Redacción – revisión y edición: revisión crítica y edición del texto final.

REFERENCIAS

- Arda, H.E., Benitez, C.M. and Kim, S.K. (2013) 'Gene regulatory networks governing pancreas development'. *Developmental Cell*, 25(1), pp. 5–13. doi:<https://doi.org/10.1016/j.devcel.2013.03.016>. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1534580713001871>.
- Barbuti, R., Gori, R., Milazzo, P. and Nasti, L. (2020) 'A survey of gene regulatory networks modelling methods: from differential equations, to boolean and qualitative bioinspired models'. *Journal of Membrane Computing*, 2, pp. 207–226. doi:10.1007/s41965-020-00046-y. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s41965-020-00046-y>.
- Combs, M.D. and Yutzy, K.E. (2009) 'Heart valve development'. *Circulation Research*, 105(5), pp. 408–421. doi:10.1161/CIRCRESAHA.

109.201566. Available at: <https://www.ahajournals.org/doi/abs/10.1161/CIRCRESAHA.109.201566>.

Davidson, E.H. (2010) *The regulatory genome: gene regulatory networks in development and evolution*. Elsevier.

Davidson, E.H., Rast, J.P., Oliveri, P., Ransick, A., Caletani, C., Yuh, C.H., Minokawa, T., Amore, G., Hinman, V., Arenas-Mena, C., Otim, O., Brown, C.T., Livi, C.B., Lee, P.Y., Revilla, R., Rust, A.G., Jun Pan, Z., Schilstra, M.J., Clarke, P.J.C., Arnone, M.I., Rowen, L., Cameron, R.A., McClay, D.R., Hood, L. and Bolouri, H. (2002) 'A genomic regulatory network for development'. *Science*, 295(5560), pp. 1669–1678. doi:10.1126/science.1069883. Available at: <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1069883>.

España, A., Funez, W. and Ugalde, E. (2025) *Dominant vertices and attractors' landscape for boolean networks*. Available at: <https://arxiv.org/abs/2509.03654>.

Espinosa-Soto, C. (2018) 'On the role of sparseness in the evolution of modularity in gene regulatory networks'. *PLOS Computational Biology*, 14(5), pp. 1–24. doi:10.1371/journal.pcbi.1006172. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006172>.

Garfield, D.A., Runcie, D.E., Babbitt, C.C., Haygood, R., Nielsen, W.J. and Wray, G.A. (2013) 'The impact of gene expression variation on the robustness and evolvability of a developmental gene regulatory network'. *PLoS biology*, 11(10), p. e1001696. doi:10.1371/journal.pbio.1001696.

de Jong, H. and Lima, R. (2005) *Modeling the Dynamics of Genetic Regulatory Networks: Continuous and Discrete Approaches*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 307–340. doi:10.1007/11360810_13. Available at: https://doi.org/10.1007/11360810_13.

Kueh, H.Y. and Rothenberg, E.V. (2012) 'Regulatory gene network circuits underlying t cell development from multipotent progenitors'. *WIREs Systems Biology and Medicine*, 4(1), pp. 79–102. doi:https://doi.org/10.1002/wsbm.162. Available at: <https://wires.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/wsbm.162>.

Li, E. and Davidson, E.H. (2009) 'Building developmental gene regulatory networks'. *Birth Defects Research Part C: Embryo Today: Reviews*, 87(2), pp. 123–130. doi:https://doi.org/10.1002/bdrc.20152. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/bdrc.20152>.

Luna, B., Galán-Vásquez, E., Ugalde, E. and Martínez-Antonio, A. (2013) 'Structural comparison of biological networks based on dominant vertices'. *Mol. BioSyst.*, 9, pp. 1765–1773. doi:10.1039/C3MB70077A. Available at: <http://dx.doi.org/10.1039/C3MB70077A>.

Luna, B. and Ugalde, E. (2008) 'Dominant vertices in regulatory networks dynamics'. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 237(21), pp. 2685–2695. doi:https://doi.org/10.1016/j.physd.2008.04.007. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167278908001693>.

Peter, I.S. and Davidson, E.H. (2010) 'The endoderm gene regulatory network in sea urchin embryos up to mid-blastula stage'. *Developmental Biology*, 340(2), pp. 188–199. doi:10.1016/j.ydbio.2009.09.036.

Rafiq, K., Cheers, M.S. and Etensohn, C.A. (2012) 'The genomic regulatory control of skeletal morphogenesis in the sea urchin'. *Development*, 139(3), pp. 579–590. doi:10.1242/dev.071928.

Stathopoulos, A. and Levine, M. (2005) 'Genomic regulatory networks and animal development'. *Developmental Cell*, 9(4), pp. 449–462. doi:https://doi.org/10.1016/j.devcel.2005.09.005. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1534580705003400>.

Tian, X.J., Zhang, X.P., Liu, F. and Wang, W. (2009) 'Interlinking positive and negative feedback loops creates a tunable motif in gene regulatory networks'. *Phys. Rev. E*, 80, p. 011926. doi:10.1103/PhysRevE.80.011926. Available at: <https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.80.011926>.

Citación recomendada: España Tinajero, A. et al. (2025). 'Periodicidad en los atractores de dos redes reguladoras de genes'. *Rev. model. mat. sist. biol.* Vol.5, e25R01, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.01



This open access article is licensed under a Creative Commons Attribution International (CC BY 4.0) <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>. Support: SECIHTI, México 2023

An almost periodic model of lead metabolism

Un modelo casi periódico del metabolismo del plomo

 Derik Castillo Guajardo¹,  Osvaldo Osuna²,
and  José Geiser Villavicencio Pulido¹

✉ Villavicencio Pulido: j.villavicencio@correo.ler.uam.mx

¹ División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Depto. de Ciencias Ambientales.
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma.
Edo. de México, México.

² Instituto de Física y Matemáticas, Universidad Michoacana.
Michoacán, México.

Recepción: 2025-09-11 | Aceptación: 2025-10-28 | Publicación: 2025-12-01

Recommended Citation: Castillo Guajardo, D. *et al.* (2025). 'An almost periodic model of lead metabolism'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R02, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.02



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

ABSTRACT

A two compartmental almost periodic model is proposed to describe lead metabolism. Unlike other models proposed to analyze metal metabolism, all the rates involved in the model are assumed to be almost periodic functions, since it is very restrictive to assume that the input and output rates involved in lead metabolism are constant. From the analysis of the model, we prove that the model admits a unique almost periodic solution which is globally stable when some conditions over the parameters of the model are satisfied. Numerical simulations of the solutions of the model show that the use of constant or periodic rates in the modeling process, when almost periodic rates should actually be considered, can generate misleading predictions about the values of the variables. In such scenarios, misleading forecasts could be obtained that might lead decision-makers to design erroneous strategies, which can have negative impacts from a health perspective.

Keywords:

Lead metabolism, Metal metabolism, Almost periodic function, Cooperative systems, Global attractor

RESUMEN

Se propone un modelo bicompartimental casi periódico para describir el metabolismo del plomo. A diferencia de otros modelos propuestos para analizar el metabolismo de metales, se supone que todas las tasas involucradas en el modelo son funciones casi periódicas, ya que es muy restrictivo asumir que las tasas de entrada y salida involucradas en el metabolismo del plomo son constantes. A partir del análisis del modelo, probamos que este admite una solución casi periódica única que es globalmente estable cuando se satisfacen ciertas condiciones sobre los parámetros del modelo. Las simulaciones numéricas de las soluciones del modelo muestran que el uso de tasas constantes o periódicas en el proceso de modelado, cuando en realidad deberían considerarse tasas casi periódicas, puede generar predicciones erróneas sobre los valores de las variables. En tales escenarios, se podrían obtener pronósticos engañosos que pueden llevar a los responsables de la toma de decisiones a diseñar estrategias equivocadas, lo cual puede tener impactos negativos desde una perspectiva de salud.

Palabras Claves:

Metabolismo del plomo, Metabolismo de metales, Función casi periódica, Sistemas cooperativos, Atractor global

2020 AMS Mathematics Subject Classification: Primary: 92B05; Secondary: 34C12, 34C27

INTRODUCTION

Lead poisoning has been a critical public health concern in developing countries for at least 50 years. Lead has been recognized as one of the top ten chemicals of major public health concern. The main physiological consequences of lead exposure include disruption of heme synthesis, interference with Ca-mediated cellular processes, impaired mitochondrial respiration, and oxidative stress (Needleman, 2004; Flora *et al.*, 2012). The spectrum of clinical outcomes includes cognitive impairment, and developmental delays in children, as well as hypertension, renal dysfunction, and reproductive toxicity in adults (Gidlow, 2015).

Lead exposure can occur through various sources, including lead-based paint, contaminated soil, and dust (Assi *et al.*, 2016) as well as lead-based solder in water distribution systems (Jarvis and Fawell, 2021). It is estimated that 20% of total lead exposure in the United States occurs through drinking water. Importantly, current determination methods were found to underestimate lead concentration in water from faucets, both in households and schools (Triantafyllidou and Edwards, 2012). Lipsticks sold in Mexico but produced elsewhere, were found to contain 1.17 – 1.82 ppm of lead (average 1.45 ppm). While these concentrations fell within the FDA regulations (10 ppm), lead in lipsticks from Ghana exceeded said limit, indicating potential neurotoxic effects (Saah *et al.*, 2024).

Bioaccumulation of lead across various tissues explains its systemic toxicity. The rate of bioaccumulation depends on the exposure route and duration, together with age, nutritional status, and genetic predisposition. Briefly, upon absorption by inhalation or ingestion, lead travels through the bloodstream, and is gradually deposited in mineralizing tissues such as bones and teeth. Other organs with detectable concentrations of lead include liver, kidneys, and brain. Lead leaves the body mainly through feces, with urine being a minor ways of excretion.

The dynamics of metal metabolism has been analyzed through several types of mathematical models, including qualitative regulation models, stochastic models, multi-agent models, and differential equation models (Curis *et al.*, 2009). Importantly, the differential equation models are the most used. Typically, differential equations models of metal metabolism pay no special attention to the biochemical reactions between the metal and the human body. Instead, metal metabolism is viewed as smooth fluxes of matter and elimination processes that are modeled assuming a first order kinetic of diffusion processes. These assumptions lead to linear models whose solutions can be obtained analytically. Examples of application of linear differential models in the context of metal metabolism, include alkali metals such as lithium (Swann *et al.*, 1990), sodium (Levin and Patlak, 1972); alkaline earth metals like calcium (Aubert *et al.*, 1963), magnesium (Upton and Ludbrook, 2005), strontium (Bauer and Ray, 1958); transition metals including cadmium (Redeker *et al.*, 2004), chromium (O'Flaherty *et al.*, 2001),

cobalt (Kahle and Zauke, 2002), copper (Ferreira *et al.*, 2009), iron (McLaren *et al.*, 1995), mercury (Farris *et al.*, 2008), nickel (Luciani and Polig, 2007), ruthenium (Beresford *et al.*, 1998), silver (Beresford *et al.*, 1998), vanadium (Azay *et al.*, 2001), zinc (Yokoi *et al.*, 2003); lanthanides cerium (Beresford *et al.*, 1998), lanthanum (Bronner *et al.*, 2008); actinides such as americium Luciani and Polig (2007), plutonium Polig *et al.* (2000), uranium (Fisher *et al.*, 1991); post-transition metals like aluminum (Yokel and McNamara, 2001), lead (Pounds and Leggett, 1998) and the metalloid selenium (Patterson and Zech, 1992). All models mentioned assume constant transition rates.

Mathematical models describing the kinetics of lead metabolism rely on clinical data monitoring the concentration of lead in several compartments. Such models have proved critical for risk assessment, exposure estimation, and public health intervention. Foundational work such as the Rabinowitz three compartment model with constant coefficients, emphasized the dynamic equilibrium between compartments. Other models introduced more physiological realism (Leggett, 1993). For example, letting parameters depend on sex and age allows for simulation of lead kinetics across lifespan stages. More recently, models have incorporated tissue specific uptake and clearance rate, as well as mineral turnover rates, enhancing model applicability to environmental and exposure scenarios.

Modeling kinetics of lead metabolism in the human body through differential equations with constant rates can be misleading, since the effects caused by both endogenous and exogenous factors involved in the lead metabolism are oversimplified. For example lead intake from various sources is not constant, due to intrinsic variations in each exposure route. As a consequence, the results obtained from linear models leave out scenarios that may be relevant from a health perspective. On top of that, traditional models with constant rates provide only a first glance at the dynamics of lead metabolism. This is particularly true in cases in which individuals are both periodically and aperiodically exposed to quantities of lead from non-constant sources so varied as diet or the atmosphere which can in turn alter the lead physiology in these individuals.

Therefore, the aim of this paper was to formulate and analyze a compartment model for lead metabolism kinetics with almost periodic rates. To incorporate biological mechanisms with oscillatory behaviors in the lead metabolism, we used an almost periodic model whose rates are given by linear combinations of trigonometric functions which are not necessarily synchronized. So, the use of almost periodic rates of transition between compartments offers a novel and important insight with explanatory potential. Almost periodic models have been used to understand enzymatic reactions (Díaz-Marín and Sánchez-Ponce, 2024), protein transcription dynamics (Díaz-Marín *et al.*, 2023) and neuronal mechanisms (Díaz-Marín *et al.*, 2025) among other biological phenomena when endogenous and exogenous stimuli give origin to oscillatory dynamics.

THE ALMOST PERIODIC MODEL

In this section, we propose a compartmental almost periodic model to describe the dynamics of the lead metabolism in the human body. We constructed the model from Figure 1, a diagrammatic model of lead metabolism proposed by Rabinowitz and coworkers (Rabinowitz *et al.*, 1976). Through this model, the authors analyzed the lead concentrations in blood, soft tissue and skeleton which are denoted by X_1 , X_2 and X_3 , respectively. Lead intake enters the bloodstream and then transits to soft tissues and bones. Lead exits the body through secretions.

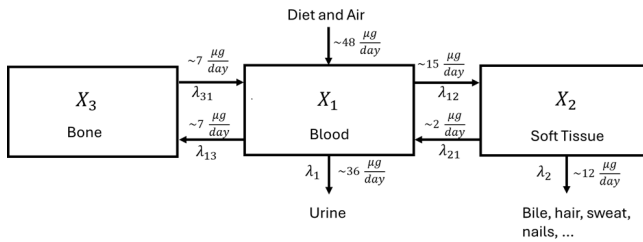


Figure 1: Diagrammatic model of lead metabolism. The numerical values are the mean transition rates which were estimated from tracer an balance data from five healthy men Rabinowitz *et al.* (1976)

Rabinowitz *et al.* (Rabinowitz *et al.*, 1976) analyzed the compartment model described in Figure 1 and concluded that changes in lead concentration in bones are very slow in comparison with blood and soft tissue. Therefore, they constructed a mathematical model only with X_1 and X_2 .

Similarly, we constructed a mathematical model of lead concentrations in blood and soft tissue by assuming that this system is input-output connected by mechanisms with an oscillatory behavior. To do this, we used transition rates given by almost periodic functions. The proposed model can be written as

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= \frac{A(t)}{M_1(t)} - \lambda_1(t)X_1 + \lambda_{21}(t)\frac{M_2(t)}{M_1(t)}X_2, \\ \frac{dX_2}{dt} &= \lambda_{12}(t)\frac{M_1(t)}{M_2(t)}X_1 - \lambda_2(t)X_2. \end{aligned} \quad (1)$$

In model (1), X_i , for $i, j = 1, 2$ denotes lead concentration in compartment i at time t , $M_i(t)$ is the mass of compartment i , $A(t)$ denotes the rate of recruitment of lead into compartment X_1 from outside the body, $\lambda_i(t)$ denotes the rate for the movement of lead out of compartment i . Finally, $\lambda_{ij}(t)$, with $j \neq i$, denotes the rate for movement from compartment j to i .

ALMOST PERIODIC FUNCTIONS IN COOPERATIVE SYSTEMS

In this first part we summarize some well known basic facts about the almost periodic functions and cooperative systems. Almost periodic functions are nowadays a very active research area. We give here only a very basic introduction to

the topic and refer the reader to (Bohr, 1947; Corduneanu, 1968) for further details.

Definition 1 A function $\phi \in C^0(\mathbb{R})$ is almost periodic if, for all $\varepsilon > 0$ there exist a set of real numbers $T(\varepsilon) \subseteq \mathbb{R}$ altogether with a length $l(\varepsilon) > 0$ such that for any interval of length $l(\varepsilon)$, there is at least one point $\tau \in T(\varepsilon)$ contained in that interval such that

$$|\phi(x + \tau) - \phi(x)| < \varepsilon$$

for each $x \in \mathbb{R}$. We will call numbers in $T(\varepsilon)$ translation numbers and a length for $T(\varepsilon)$ will be a number $l(\varepsilon)$.

The above collection of every almost periodic functions will be denoted by $AP(\mathbb{R})$ which is a Banach space endowed with the usual sup-norm. It is possible to associate to an almost periodic function ϕ its unique Fourier series:

$$\phi \sim \sum_{n \in \mathbb{N}} a(\lambda_n) e^{i\lambda_n x}.$$

The exponents λ_n are called the frequencies of ϕ . Another well-known result in this area is that, for every almost periodic function there exists the *mean value*

$$\mathcal{M}(\phi) := \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \phi(x) dx,$$

this is a bounded linear function $\mathcal{M} : AP(\mathbb{R}) \rightarrow \mathbb{R}$ with the following properties:

1. $\phi \geq 0$ implies $\mathcal{M}[\phi] \geq 0$.
2. The Parseval equality holds:

$$\mathcal{M}[|\phi|^2] = \sum_{n \in \mathbb{N}} |a(\lambda_n)|^2.$$

Now we review some aspects about cooperative systems, for a brief introduction to cooperative systems see (Smith, 1995). For two points $u, v \in \mathbb{R}^2$ denote the partial order $u \leq v$ if $u_i \leq v_i$ for each i , also denote $u < v$ if $u \leq v$ and $u \neq v$. Let $f, g : \mathbb{R} \times D \subseteq \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}$ be a couple of differentiable and almost periodic functions on the first variable. We consider the system:

$$\begin{aligned} x'(t) &= f(t, x(t), y(t)), \\ y'(t) &= g(t, x(t), y(t)), \end{aligned} \quad (2)$$

where we suppose that $f(t, x, y), g(t, x, y)$ are both *uniformly almost periodic with respect to* $(x, y) \in C$ for every compact $C \subseteq D$, i.e., the set of translation numbers, $\tau(\varepsilon)$, is independent of $(x, y) \in C$.

More specifically, if f have generalized Fourier expansions,

$$f(t, x, y) \sim \bar{f}(x, y) + \sum_{n=0}^{\infty} a(f, \lambda_n) \cos(\lambda_n t) + b(f, \lambda_n) \sin(\lambda_n t),$$

f is uniformly almost periodic, whenever the coefficients $a(\cdot, \lambda_n), b(\cdot, \lambda_n)$ do not depend on (x, y) , see (Corduneanu, 1968), Chapter VI.

Definition 2 We say that (2) is of the cooperative type, if for every $t \in \mathbb{R}$,

$$\frac{\partial f}{\partial y}(t, x, y) \geq 0, \quad \frac{\partial g}{\partial x}(t, x, y) \geq 0.$$

Moreover, $(\xi(t), \eta(t))$ is sub-solution if

$$\xi'(t) \leq f(t, \xi(t), \eta(t)), \quad (3)$$

$$\eta'(t) \leq g(t, \xi(t), \eta(t)). \quad (4)$$

Analogously, we define a super-solution $(\Xi(t), H(t))$ by reversing inequalities. A pair $(\xi(t), \eta(t))$ and $(\Xi(t), H(t))$ is ordered if

$$\xi(t) \leq \Xi(t), \quad \eta(t) \leq H(t), \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

We will use the following result proved in (Díaz-Marín et al., 2022).

Theorem 1 Suppose that $(\xi(t), \eta(t))$ and $(\Xi(t), H(t))$ is a sub-super-solution ordered pair of the cooperative ODE (2). Then, there exists an almost periodic solution satisfying $\xi(t) < x(t) < \Xi(t)$ and $\eta(t) < y(t) < H(t)$. The set of almost periodic solutions, having initial conditions in the rectangle $\xi(0) < x(0) < \Xi(0)$ and $\eta(0) < y(0) < H(0)$, is totally ordered, provided there is no equilibrium. If $(\check{x}(t), \check{y}(t))$, $(\hat{x}(t), \hat{y}(t))$, denote the minimal and maximal almost periodic solutions. Then

$$\check{x}(t) \leq x(t) \leq \hat{x}(t), \quad \check{y}(t) \leq y(t) \leq \hat{y}(t).$$

Note that in the case where there is an equilibrium point, we could have an equilibrium instead of a genuine almost periodic orbit.

RESULTS

As usual for an almost periodic function $v : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, we denote

$$v_* := \inf_{t \in \mathbb{R}} v(t) \quad \text{and} \quad v^* := \sup_{t \in \mathbb{R}} v(t).$$

Now we state the main result for the almost periodic kinetic model given by (1).

Theorem 2 Assume $A(t), M_i(t), \lambda_i(t)$ and $\lambda_{ij}(t)$ are continuous almost-periodic functions (not all constant) with $A_* > 0$, $M_{i*} > 0, \lambda_{i*} > 0, \lambda_{ij*} > 0$ and that there is no equilibrium point of (1) with positive coordinates. Suppose further that

$$\left(\frac{M_i \lambda_{ij}}{M_j} \right)^* < \lambda_{j*}, \quad i \neq j, \text{ for } i, j = 1, 2. \quad (5)$$

Then, there is a unique almost periodic solution (X_1, X_2) of (1) whose components are positive. Also, any other solution of (1) with positive initial conditions converges to this almost periodic solution, when $t \rightarrow \infty$.

Proof A careful examination shows us that system (1) is of cooperating type. Let us first establish the existence of at least one almost periodic solution, for this, we need to prescribe suitable sub- and super-solution pairs. To develop a sub-solution pair, we consider

$$(\xi(t), \eta(t)) = (\varepsilon, 0), \quad \varepsilon > 0,$$

these functions satisfy the inequalities in (3), indeed

$$\xi'(t) = 0 \leq \left[\frac{A(t)}{M_1(t)} - \lambda_1 \varepsilon \right],$$

$$\eta'(t) = 0 \leq \left[\lambda_{12} \frac{M_1}{M_2} - \lambda_2(0) \right].$$

The right sides are positive for $\varepsilon > 0$ small enough. Thus we have a sub-solution pair.

For a super-solution pair; we consider

$$(\Xi(t), H(t)) = (N, N), \quad N > 0,$$

these functions verify:

$$\Xi(t)'(t) = 0 \geq \frac{A(t)}{M_1} - \left[\lambda_{1*} + \left(\frac{M_2 \lambda_{21}}{M_1} \right)^* \right] N$$

$$\geq \frac{A(t)}{M_1} - \lambda_{1*} N + \left(\frac{M_2 \lambda_{21}}{M_1} \right) N.$$

$$H'(t) = 0 \geq N \left[\left(\frac{M_1 \lambda_{12}}{M_2} \right)^* - \lambda_{2*} \right]$$

$$\geq N \left[\frac{M_1 \lambda_{12}}{M_2} - \lambda_2 \right].$$

By letting N big enough and using (5), the right sides are negative, thus constituting a super-solution pair.

Therefore, by Theorem 1 there exists at least one almost periodic solution for system (1). This concludes the existence.

For uniqueness, we consider a maximal pair $(\hat{X}_1, \hat{X}_2)$ and minimal pair $(\check{X}_1, \check{X}_2)$ of almost periodic solutions. We just need to prove that $\hat{X}_1(t) = \check{X}_1(t)$ and $\hat{X}_2(t) = \check{X}_2(t)$. For which we will use the following well-known statement

Claim 1 Let $\hat{\phi}, \check{\phi}$ be almost periodic functions such that

$$\hat{\phi}(t) \geq \check{\phi}(t) \geq 0, \quad \mathcal{M}[\hat{\phi}] = \mathcal{M}[\check{\phi}].$$

Then $\hat{\phi}(t) = \check{\phi}(t)$ for every $t \in \mathbb{R}$.

Note that the mean $\mathcal{M}[(\hat{X}_i)'] = \mathcal{M}[(\check{X}_i)'] = 0$, then

$$\mathcal{M} \left[\frac{M_i \lambda_{ij}}{M_j} (\hat{X}_i - \check{X}_i) \right] = \mathcal{M} [\lambda_j (\hat{X}_j - \check{X}_j)], \quad i \neq j. \quad (6)$$

Hence, from (6), we get

$$\begin{aligned} \lambda_{1*} \mathcal{M} [\hat{X}_1 - \check{X}_1] &\leq \left(\frac{M_2 \lambda_{21}}{M_1} \right)^* \mathcal{M} [\hat{X}_2 - \check{X}_2] \\ &\leq \frac{\left(\frac{M_2 \lambda_{21}}{M_1} \right)^* \left(\frac{M_1 \lambda_{12}}{M_2} \right)^*}{\lambda_{2*}} \mathcal{M} [\hat{X}_1 - \check{X}_1]. \end{aligned}$$

If $\mathcal{M}[\hat{X}_1 - \check{X}_1] > 0$, the above inequality contradicts the condition in (5). Therefore $\mathcal{M}[\hat{X}_1] = \mathcal{M}[\check{X}_1]$, whence $\hat{X}_1 = \check{X}_1$ by the Claim 1. This in turn implies that $\hat{X}_2 = \check{X}_2$ via (6).

For completeness, we will give proof of the above claim. **Proof** Since $\hat{\phi}(t), \check{\phi}(t)$ are almost periodic, then they are bounded. Hence,

$$\begin{aligned} 0 &\leq \mathcal{M}[\hat{\phi}^2 - \check{\phi}^2] \leq \mathcal{M}[(\hat{\phi} - \check{\phi})(\hat{\phi} + \check{\phi})] \\ &\leq (2 \sup\{\hat{\phi}(t)\}) \mathcal{M}[\hat{\phi} - \check{\phi}] = 0. \end{aligned}$$

Therefore, $\mathcal{M}[\hat{\phi}^2] = \mathcal{M}[\check{\phi}^2]$. Thus,

$$\begin{aligned} 0 &\leq \mathcal{M}[(\hat{\phi} - \check{\phi})^2] \leq 2(\mathcal{M}[\hat{\phi}^2] - \mathcal{M}[\hat{\phi}\check{\phi}]) \\ &\leq 2(\mathcal{M}[\hat{\phi}^2] - \mathcal{M}[\check{\phi}^2]) = 0. \end{aligned}$$

If we apply Parseval's Theorem on the sum of the squares of the Fourier coefficients of $\hat{\phi} - \check{\phi}$ we get $\hat{\phi} \equiv \check{\phi}$. $\square$

Finally, we can conclude the proof of Theorem 2.

From the first part, we can take an arbitrarily small sub-solutions. Also we can take an arbitrarily large super-solutions. Thus we have a single almost periodic orbit which is an attractor at the entire set $\mathbb{R}_{>0}^2$. This completes the proof of Theorem 2. $\square$

NUMERICAL SIMULATIONS OF THE SOLUTIONS OF THE MODEL

In this section, examples of the behavior of the solutions of model (1) are shown. To do this, we use the following functions to model almost periodic scenarios.

$$\begin{aligned} A(t) &= A_a (A_b + A_c \sin(A_d t) + A_e \cos(A_f t)), \\ M_1(t) &= M_{1a} (M_{1b} + M_{1c} \sin(M_{1d} t) + M_{1e} \cos(M_{1f} t)), \\ M_2(t) &= M_{2a} (M_{2b} + M_{2c} \sin(M_{2d} t) + M_{2e} \cos(M_{2f} t)), \\ \lambda_1(t) &= \lambda_{1a} (\lambda_{1b} + \lambda_{1c} \sin(\lambda_{1d} t) + \lambda_{1e} \cos(\lambda_{1f} t)), \\ \lambda_2(t) &= \lambda_{2a} (\lambda_{2b} + \lambda_{2c} \sin(\lambda_{2d} t) + \lambda_{2e} \cos(\lambda_{2f} t)), \\ \lambda_{12}(t) &= \lambda_{3a} (\lambda_{3b} + \lambda_{3c} \sin(\lambda_{3d} t) + \lambda_{3e} \cos(\lambda_{3f} t)), \\ \lambda_{21}(t) &= \lambda_{4a} (\lambda_{4b} + \lambda_{4c} \sin(\lambda_{4d} t) + \lambda_{4e} \cos(\lambda_{4f} t)). \end{aligned} \quad (7)$$

For the numerical simulations given in Figure 2, we use the following values of the parameters $A_a = 0.048, A_b = 1.0, A_c = 0.2, A_d = \sqrt{0.03}, A_e = 0.5, A_f = \sqrt{0.05}, M_{1a} = 0.754, M_{1b} = 1.0, M_{1c} = 0.1, M_{1d} = \sqrt{3}, M_{1e} = 0.7, M_{1f} = \sqrt{5}, M_{2a} = 2.985, M_{2b} = 1.0, M_{2c} = 0.005, M_{2d} = \sqrt{3}, M_{2e} = 0.004, M_{2f} = \sqrt{5}, \lambda_{1a} = 0.16, \lambda_{1b} = 1.0, \lambda_{1c} = 0.01, \lambda_{1d} = \sqrt{3}, \lambda_{1e} = 0.04, \lambda_{1f} = \sqrt{5}, \lambda_{2a} = 0.012, \lambda_{2b} = 1.0, \lambda_{2c} = 0.3, \lambda_{2d} = \sqrt{3}, \lambda_{2e} = 0.02, \lambda_{2f} = \sqrt{5}, \lambda_{3a} = 0.015, \lambda_{3b} = 1.0, \lambda_{3c} = 0.04, \lambda_{3d} = \sqrt{3}, \lambda_{3e} = 0.5, \lambda_{3f} = \sqrt{5}, \lambda_{4a} = 0.002, \lambda_{4b} = 1.0, \lambda_{4c} = 0.4, \lambda_{4d} = \sqrt{3}, \lambda_{4e} = 0.02, \lambda_{4f} = \sqrt{5}$.

With these values of the parameters, $\left(\frac{M_2 \lambda_{21}}{M_1}\right)^* = 0.13534$ and $\left(\frac{M_1 \lambda_{12}}{M_2}\right)^* = 0.0012756$ while $\lambda_1 = 0.1520414456$ and 0.008170694320 . Therefore, the conditions in Theorem 2 given by $\left(\frac{M_i \lambda_{ij}}{M_j}\right)^* < \lambda_{j*}, i \neq j$, are satisfied. So, the solutions of the model converge to a unique almost periodic attractor,

for all initial conditions. In Figure 2, we show this scenario using the initial conditions: $(0.0035, 0.98)$, $(10.0035, 0.85)$, and $(5.0035, 1.1)$.

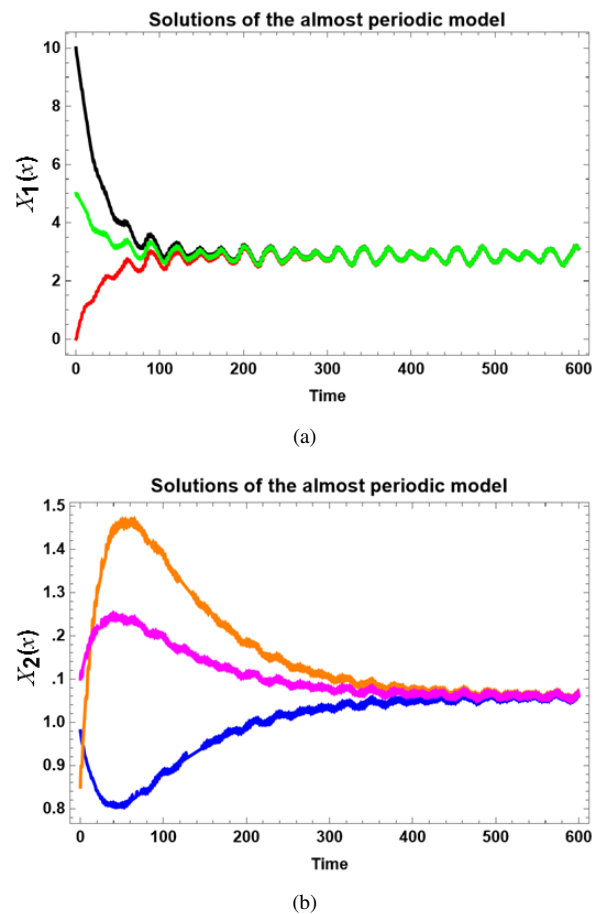
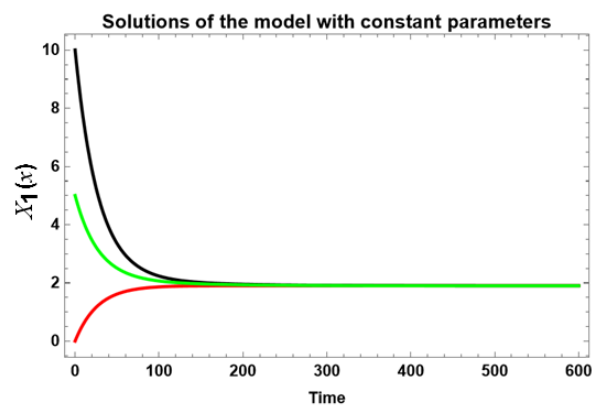


Figure 2: Solutions of the model converge to a global almost periodic attractor.

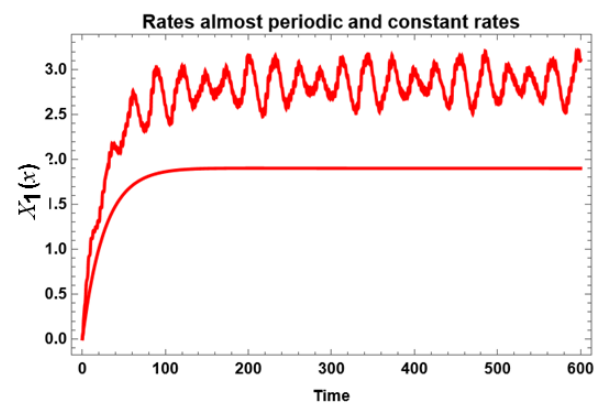
In Figure 3, we show the behavior of the solutions of the model when all its rates are assumed to be constant. To do this, the values of the parameters $A_j, M_{k,j}, \lambda_{s,j}$, in (7), are zero for $j = c, d, k = 1, 2$, and $s = 1, 2, 3, 4$. All other values of the parameters of the model are the same that those used in Figure 2. Notice that, the solutions of the model tend to a global attractor and the solutions of the model do not present an oscillatory behavior.

In Figure 4, solutions of the model are shown simultaneously for the cases of almost periodic rates and constant rates. The values of the parameters in these cases are the same used in the numerical simulations given in Figures 2 and 3, respectively. In this case, we use functions where the almost periodic rates oscillate around the values of the constant rates. In this case, the solutions of these scenarios are close at the beginning of time; however, the almost periodic solutions do not oscillate around the equilibrium solution of the model with constant rates at the long term.

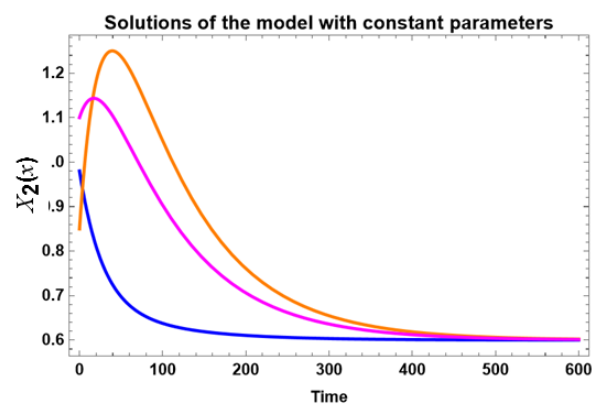
Finally, for comparison purposes, in Figure 5, we show the solutions of the model in the almost periodic and periodic cases. For the almost periodic case, we use



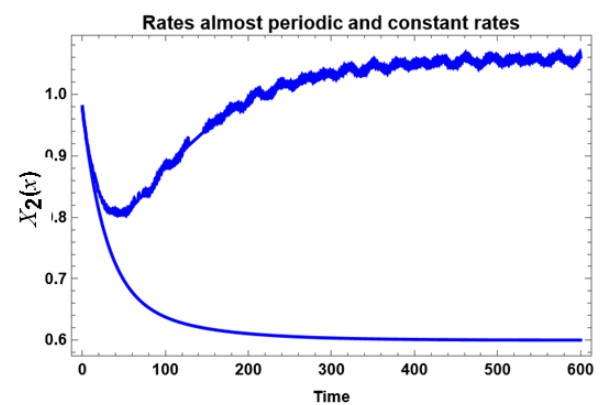
(a)



(a)



(b)



(b)

Figure 3: Solutions of the model tend to an equilibrium point when all its rates are constant.

Figure 4: Solutions of the model in the almost periodic and constant case.

one case given in Figure 2. In contrast, for the solutions in the periodic case, we used the following parameter values $A_4 = \sqrt{0.04}, A_6 = \sqrt{0.09}, M_{1c} = \sqrt{4}, M_{1d} = \sqrt{9}, M_{2c} = \sqrt{4}, M_{2d} = \sqrt{9}, \lambda_{1c} = \sqrt{4}, \lambda_{1d} = \sqrt{9}, \lambda_{2c} = \sqrt{4}, \lambda_{2d} = \sqrt{9}, \lambda_{3c} = \sqrt{4}, \lambda_{3d} = \sqrt{9}, \lambda_{4c} = \sqrt{4}, \lambda_{4d} = \sqrt{9}$. All other values of the parameters are the same as those used in Figure 2. Observe that the solutions in each case converge to a global attractor, which is an almost periodic or periodic solution, depending on whether the model is periodic or almost periodic. Notice that, the solutions of the model in both cases are very close initially; however, as time passes, there are intervals of time in which the solutions diverge.

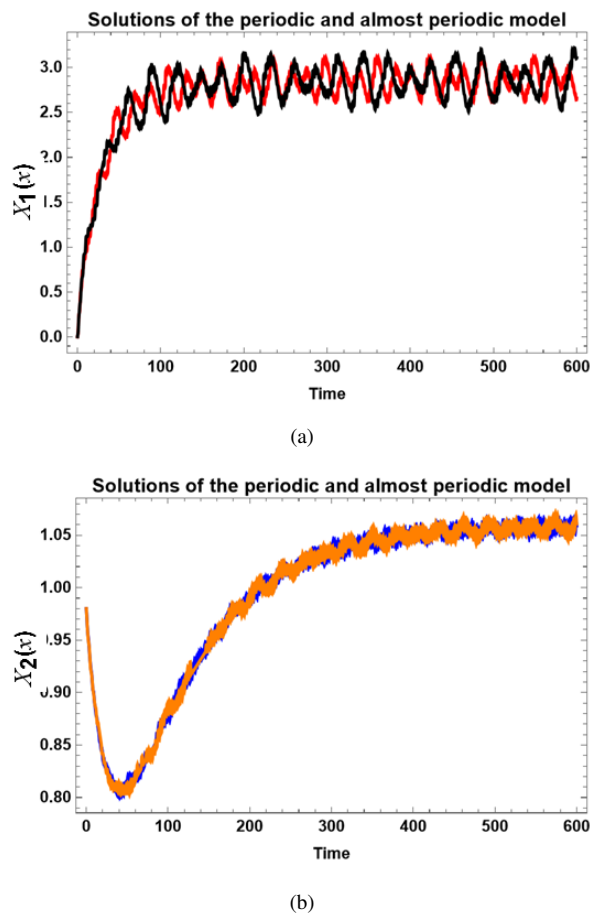


Figure 5: Solutions of the model in the almost periodic and periodic case.

We use the Sobol method, which is a variance-based global sensitivity analysis, to perform a sensitivity analysis of the solution (X_1, X_2) of model (1), with respect to the parameters $\mathbf{x} = (A(t), M_1(t), M_2(t), \lambda_1(t), \lambda_2(t), \lambda_{12}(t), \lambda_{21}(t))$. This method decomposes the variance of the output of the model into fractions which can be attributed to sets of inputs using a sensitivity index. To obtain the results shown in Tables 1 and 2, we use the python library Salib (Herman and Usher, 2017) with the values of the parameters given by $A_a \in [0.28, 0.95], M_{1a} \in [1.1, 1.9], M_{2a} \in [2.7, 3.1], \lambda_{1a} \in [0.64, 0.68], \lambda_{2a} \in [0.72, 0.76], \lambda_{3a} \in [0.15, 0.35], \lambda_{4a} \in [0.18, 0.42]$. All other values of the parameters of the model

are given by those used in the simulation shown in Figure 2.

From an analysis of Tables 1 and 2, we can conclude that the variance in X_1 is dominated by the direct effect of the parameter $A(t)$ (accounting for almost 60%). Although there is an interaction component, the sum of the S_1 (≈ 0.934) is very close to 1, indicating that the model is close to being additive. The parameters $\lambda_{12}(t)$ and $\lambda_{21}(t)$ are the ones that depend most on interactions to exert their total influence on X_1 . The variance in $X_2(t)$ is explained almost entirely by $\lambda_{12}(t)$ and $A(t)$, but the role of interactions is more pronounced than in X_1 . The parameter $\lambda_{12}(t)$ is not only the dominant one, but its interactions (0.0726) are the greatest source of non-additive variance in the model. This suggests that to control $X_2(t)$, it is necessary not only to estimate $\lambda_{12}(t)$ with precision, but also to understand how it combines with the variation of other parameters (especially $A(t)$).

DISCUSSION

Lead is the second most toxic metal, naturally found in a very limited amount. Since lead serves industrial purposes, the magnitude of a society's industrial sector can be thought as proportional to the scenarios of lead pollution. Examples of pollution are mining, and pollution of agricultural soils as well as water. Workers of, and neighborhoods around these industries often present health issues caused by long-term exposure (Raj and Das, 2023).

Mathematical models have been used to understand a large variety of problems derived from metal metabolism (Curis *et al.*, 2009). Among those, compartmental models, given by differential equations have been widely used to describe the evolution of a chemical species (a drug or lead concentration)

Table 1: Sobol Index Results for the solution $X_1(t)$ of the model.

Parameter	S_1 ($\pm$ IC)	S_T ($\pm$ IC)	Interaction ($S_T - S_1$)
$A(t)$	0.5969 ± 0.0324	0.6322 ± 0.0278	0.0353
$M_1(t)$	0.1524 ± 0.0176	0.1724 ± 0.0086	0.0199
$M_2(t)$	0 ± 0	0 ± 0	0
$\lambda_1(t)$	0.0052 ± 0.0039	0.0070 ± 0.0004	0.0018
$\lambda_2(t)$	0.0008 ± 0.0014	0.0012 ± 0.0001	0.0004
$\lambda_{12}(t)$	0.0935 ± 0.0154	0.1243 ± 0.0078	0.0308
$\lambda_{21}(t)$	0.0912 ± 0.0140	0.1248 ± 0.0079	0.0335

Table 2: Sobol Index Results for the solution $X_2(t)$ of the model.

Parameter	S_1 ($\pm$ IC)	S_T ($\pm$ IC)	Interaction ($S_T - S_1$)
$A(t)$	0.3823 ± 0.0258	0.4361 ± 0.0252	0.0538
$M_1(t)$	0 ± 0	0 ± 0	0
$M_2(t)$	0.0060 ± 0.0041	0.0077 ± 0.0006	0.0017
$\lambda_1(t)$	0.0049 ± 0.0032	0.0067 ± 0.0005	0.0018
$\lambda_2(t)$	0.0051 ± 0.0031	0.0070 ± 0.0005	0.0019
$\lambda_{12}(t)$	0.4583 ± 0.0297	0.5309 ± 0.0284	0.0726
$\lambda_{21}(t)$	0.0609 ± 0.0134	0.0945 ± 0.0071	0.0336

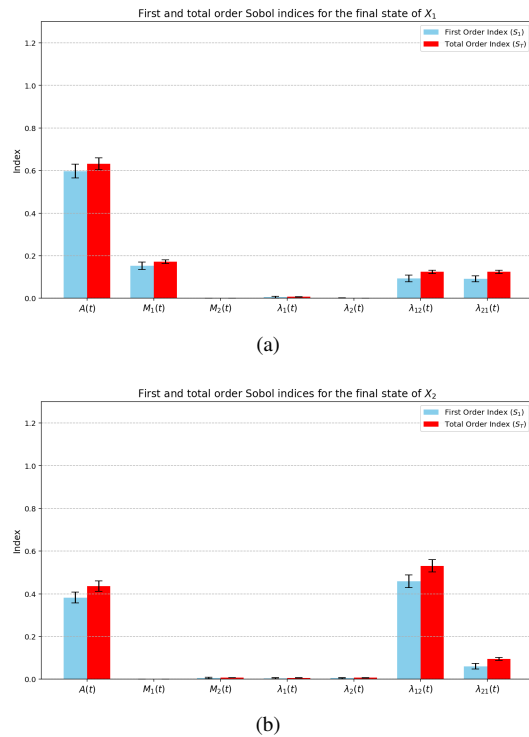


Figure 6: Cases (a) and (b) show the Sobol indices for the solutions X_1 and X_2 of model (1), respectively. The calculated indices, determined for several t_i values, were found to be independent of t_i .

in any compartment of the body. To do this, modelers usually assume that diffusion between compartments follows first order kinetics, in which transition rates are assumed constant. The resulting model is linear independently of its complexity. As a consequence, its analytical solution can be obtained and the concentration of the chemical species is known at all times. The usefulness of linear models depends on its assumptions being met. When first order kinetics do not apply, a linear model does not adequately describe the dynamics of the chemical species among compartments. This is the case of environmental drives, which affect some transition rates in the modelling process.

In this work, we propose an almost periodic differential equation model that generalizes the model for lead metabolism proposed in (Rabinowitz *et al.*, 1976). For this purpose, the rates of the model were taken as almost periodic functions. The physiological basis relies primarily on circadian clocks, as well as nutritional status: Intestinal absorption of lead is known to increase in the fasted state, and with iron/calcium deficiency (Ragan, 1983). Therefore, lead intake is expected to oscillate for populations with seasonal food insecurity, or regular dietary cycles. Additionally, lead concentration in blood is likely to follow a circadian rhythm: Markers of bone resorption peak at night/early morning (Bjarnason *et al.*, 2002). This means that bone-stored lead released into plasma peaks on an almost daily basis. Renal excretion is also known to show circadian

rhythmicity: urinary flow as well as solute excretion (including metals) decrease during the night (Solocinski and Gumz, 2015), adding to the concentration of lead in peripheral blood. Other sources of variability have also been detected. For example, maternal blood lead is known to increase during pregnancy. In this context, bone contributes a large fraction of the blood lead levels (Gulson *et al.*, 1997). In summary, lead metabolism is not constant, as early models portrayed. Rates of metabolic intake, deposition and excretion are likely to be under the influence of at least two almost periodic drivers, supporting our approach to the mathematical modelling of lead dynamics in the human body.

From an analysis of the existence and uniqueness of almost periodic solutions of the model, we proved that the model admits a unique almost periodic solution when the conditions in Theorem 2 are satisfied. We further proved that this almost periodic solution is a global attractor. Therefore, for every initial condition, the solutions converge to this almost periodic attractor; see Figure 2. Importantly, we showed that the choice of constant over almost periodic rates has a profound effect on the overall dynamics. In particular, constant rates tend to underestimate lead concentration when compared to almost periodic rates (Figure 4). Notice that solutions associated with both scenarios are close at the beginning of time, but they separate as time goes by. Through numerical results, in Figure 4, we show that small variations in the rates of the model lead to very different scenarios, which means that health decision makers must be cautious when interpreting model outputs obtained from clinical data, due to natural variation.

A similar situation was observed when comparing periodic and almost periodic rates. A side by side comparison (Figure 5) shows that the concentration of lead can be either under or overestimated by the model with periodic rates. In Figure 5, it is shown that the solutions of the model are close at the beginning of time; however, in future times, there are intervals of time in which the solutions are close and there are intervals in which they separate. Through these scenarios, we show that misleading forecasts can occur if periodic or constant rates are used to model lead metabolism since the input and output of lead in the body are neither constant nor periodic. In such a situation modeling lead metabolism with an almost periodic model might be a better alternative.

From the Sobol analysis, we can conclude that X_1 is more sensitive to the parameter $A(t)$, while X_2 is more sensitive to changes in $\lambda_{12}(t)$ together with its other interactions, especially with the parameter $A(t)$. That is, for X_1 , the sensitivity is primarily linear with respect to $A(t)$, whereas for X_2 , the sensitivity is nonlinear.

Lead metabolism has been analyzed in different compartments such as bone, blood and soft tissues or through other refinements; for example, for one in which soft tissue is subdivided into liver, kidneys and neural tissue or one in which mineralized tissue can be subdivided into bones and teeth. Therefore, future refinements of our present study may include additional compartments.

REFERENCES

- Assi, M.A., Hezmee, M.N., Haron, A.W., Sabri, M.Y. and Rajion, M.A. (2016) 'The detrimental effects of lead on human and animal health'. *Veterinary world*, 9(6), pp. 660–671. doi:doi:10.14202/vetworld.2016.660-671.
- Aubert, J.P., Bronner, F. and Richelle, L.J. (1963) 'Quantitation of calcium metabolism'. *Theory Journal of Clinical Investigation*, 42(6), pp. 885–897.
- Azay, J., Bre's, J., Krosniak, M., Teissedre, P., Cabanis, J., Serrano, J.J. and Cros, G. (2001) 'Vanadium pharmacokinetics and oral bioavailability upon single-dose administration of vanadyl sulfate to rats'. *Fundamental and Clinical Pharmacology*, 15(5), pp. 313–324.
- Bauer, G.C.H. and Ray, R.D. (1958) 'Kinetics of strontium metabolism in man'. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, 40A(1), pp. 171–186.
- Beresford, N.A., Crout, N.M.J., Mayes, R.W., Howard, B.J. and Lamb, C.S. (1998) 'Dynamic distribution of radioisotopes of cerium, ruthenium and silver in sheep tissues'. *Journal of Environmental Radioactivity*, 38(3), pp. 317–338.
- Bjarnason, N.H., Henriksen, E.E.G., Alexandersen, P., Christgau, S., Henriksen, D.B. and Christiansen, C. (2002) 'Mechanism of circadian variation in bone resorption'. *Bone*, 30(1), pp. 307–313.
- Bohr, H. (1947) *Almost Periodic Functions*. New York, N.Y.: Chelsea Pub Co.
- Bronner, F., Slepchenko, B.M., Pennick, M. and Damment, S.J.P. (2008) 'A model of the kinetics of lanthanum in human bone, using data collected during the clinical development of the phosphate binder lanthanum carbonate'. *Clinical Pharmacokinetics*, 47(8), pp. 543–552.
- Corduneanu, C. (1968) *Almost Periodic Functions*. New York: Interscience Publishers.
- Curis, E., Nicolis, I., Bensaci, J., Deschamps, P. and Bénazeth, S. (2009) 'Mathematical modeling in metal metabolism: Overview and perspectives'. *Biochimie*, 91, pp. 1238–1254. doi:doi:10.1016/j.biochi.2009.06.019.
- Díaz-Marín, H.G., López-Hernández, F. and Osuna, O. (2022) 'Almost periodic solutions for seasonal cooperative systems'. *Annales Polonici Mathematici*, 128(1), pp. 1–14. doi:doi:10.4064/ap210128-19-8.
- Díaz-Marín, H.G., Osuna, O. and Villavicencio-Pulido, J.G. (2025) 'A bidirectional associative memory model with almost periodic endogenous and exogenous stimuli'. *Journal of Mathematical Modeling*, 13(1), pp. 33–48.
- Díaz-Marín, H., Osuna, O. and Villavicencio-Pulido, G. (2023) 'An oscillatory model for globally stable protein transcription dynamics'. *J. Biol. Syst.*, 31, pp. 1–15.
- Díaz-Marín, H. and Sánchez-Ponce, J.L. (2024) 'Intraspecific and monotone enzyme catalysis with oscillatory substrate and inhibitor supplies'. *Journal of Mathematical Chemistry*, 62, pp. 2160–2190. doi:doi:10.1007/s10910-024-01630-8.
- Farris, F., Kaushal, A. and Strom, J.G. (2008) 'Inorganic mercury pharmacokinetics in man: a two-compartment model'. *Toxicological and Environmental Chemistry*, 90(3), pp. 519–533.
- Ferreira, D., Ciffroy, P., Tusseau-Vuillemin, M.H., Garnier, C. and Garnier, J.M. (2009) 'Modelling exchange kinetics of copper at the water-aquatic moss (*Fontinalis antipyretica*) interface: influence of water cationic composition (Ca, Mg, Na and pH)'. *Chemosphere*, 74(8), pp. 1117–1124.
- Fisher, D.R., Kathren, R.L. and Swint, M.J. (1991) 'Modified biokinetic model for uranium from analysis of acute exposure to UF₆'. *Health Physics*, 60(3), pp. 335–342.
- Flora, G., Gupta, D. and Tiwari, A. (2012) 'Toxicity of lead: A review with recent updates'. *Interdiscip Toxicol.*, 5(2), pp. 47–58. doi:doi:10.2478/v10102-012-0009-2.
- Gidlow, D.A. (2015) 'Lead toxicity'. *Occup Med (Lond.)*, 65(5), pp. 348–356. doi:doi:10.1093/occmed/kqv018.
- Gulson, B., Jameson, C., Mahaffey, K., Mizon, K., Korsch, M. and Vimpani, G. (1997) 'Pregnancy increases mobilization of lead from maternal skeleton'. *Journal of Laboratory and Clinical Medicine*, 130(1), pp. 51–62.
- Herman, J. and Usher, W. (2017) 'SALib: An open-source python library for sensitivity analysis'. *J. Open Res. Softw.*, 2(9), p. 97.
- Jarvis, P. and Fawell, J. (2021) 'Lead in drinking water – An ongoing public health concern?' *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 20, 100239. doi:doi:10.1016/j.coesh.2021.100239.
- Kahle, J. and Zauke, G.P. (2002) 'Bioaccumulation of trace metals in the copepod *Calanoides acutus* from the Weddel Sea (Antarctica): comparison of two compartment and hyperbolic toxicokinetic models'. *Aquatic Toxicology*, 59, pp. 115–135.
- Leggett, R.W. (1993) 'An age-specific kinetic model of lead metabolism in humans'. *Environmental Health Perspectives*, 101(7), pp. 598–616. doi:doi:10.1289/ehp.93101598.
- Levin, V. and Patlak, C.S. (1972) 'A compartmental analysis of ²⁴Na kinetics in rat cerebrum, sciatic nerve and cerebrospinal fluid'. *Journal of Physiol.*, 224, pp. 559–581.
- Luciani, A. and Polig, E. (2007) 'Surface-seeking radionuclides in the skeleton: current approach and recent developments in biokinetic modelling for humans and beagles'. *Radiation Protection and Dosimetry*, 127(1–4), pp. 140–143.
- McLaren, G.D., Nathanson, M.H. and Saidel, S.M. (1995) *Kinetic Models of Trace Element and Mineral Metabolism During Development*, chap. Compartmental analysis of intestinal iron absorption and mucosal iron kinetics. CRC press, pp. 187–204.
- Needleman, H. (2004) 'Lead poisoning'. *Annu Rev Med.*, 55, pp. 209–222. doi:doi:10.1146/annurev.med.55.091902.103653.
- O'Flaherty, E.J., Kerger, B.D., Hays, S.M. and Paustenbach, D.J. (2001) 'A physiologically based model for the ingestion of chromium(III) and chromium(VI) by humans'. *Toxicological Sciences*, 60(2), pp. 196–213.
- Patterson, B. and Zech, L.A. (1992) 'Development of a model for selenite metabolism in humans'. *Journal of Nutrition*, 122, pp. 709–714.
- Polig, E., Bruenger, F., Lloyd, R. and Miller, S.C. (2000) 'Biokinetic and dosimetric model of plutonium in the dog'. *Health Physics*, 78(2), pp. 182–190.
- Pounds, J.G. and Leggett, R.W. (1998) 'The ICRP age-specific biokinetic model for lead: validations, empirical comparisons, and explorations'. *Environmental Health Perspectives*, 106, pp. 1505–1511.
- Rabinowitz, M.B., Wetherill, G.W. and Kopple, J.D. (1976) 'Kinetic Analysis of Lead Metabolism in Healthy Humans'. *The Journal of Clinical Investigation*, 58, pp. 260–270.
- Ragan, H.A. (1983) 'The bioavailability of iron, lead and cadmium via gastrointestinal absorption: A review'. *Science of The Total Environment*, 28(1–3), pp. 317–326.
- Raj, K. and Das, A.P. (2023) 'Lead pollution: Impact on environment and human health and approach for a sustainable solution'. *Environmental Chemistry and Ecotoxicology*, 5, pp. 79–85. doi:doi:10.1016/j.eneco.2023.02.001.
- Redeker, E.S., Bervoets, L. and Blust, R. (2004) 'Dynamic model for the accumulation of cadmium and zinc from water and sediment by the aquatic oligochaete, *Tubifex tubifex*'. *Environmental Science and Technology*, 38(23), pp. 6193–6200.
- Saah, S.A., Boadi, N.O., Saki, P. and Smith, Q.Q. (2024) 'Human health risks of lead, cadmium, and other heavy metals in lipsticks'. *Heliyon*, 10(23), e40576. doi:doi:10.1016/j.heliyon.2024.e40576.
- Smith, H.L. (1995) *Monotone Dynamical Systems: an introduction to the theory of competitive and cooperative systems*. AMS.
- Solocinski, K. and Gumz, M.L. (2015) 'The Circadian Clock in the Regulation of Renal Rhythms'. *J Biol Rhythms*, 6(30), pp. 470–486.
- Swann, A.C., Berman, N., Frazer, A., Koslow, S.H., Maas, J.W., Pandey, G.N. and Secunda, S. (1990) 'Lithium distribution in mania: single-dose pharmacokinetics and sympathoadrenal function'. *Psychiatry Research*, 32(1), pp. 71–84.
- Triantafyllidou, S. and Edwards, M. (2012) 'Lead (Pb) in Tap Water and in Blood: Implications for Lead Exposure in the United States'. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 42(13), pp. 1297–1352. doi:doi:10.1080/10643389.2011.556556.
- Upton, R.N. and Ludbrook, G.L. (2005) 'Pharmacokinetic-pharmacodynamic modelling of the cardiovascular effects of drugs – method development and application to magnesium in sheep'. *BMC Pharmacology*, 5.
- Yokel, R.A. and McNamara, P.J. (2001) 'Aluminium toxicokinetics: an updated minireview'. *Pharmacology and Toxicology*, 88(4), pp. 159–

167.

Yokoi, K., Egger, N.G., Ramanujam, V.M.S., Alcock, N.W., Dayal, H.H., Penland, J.G. and Sandstead, H.H. (2003) 'Association between plasma zinc concentration and zinc kinetic parameters in premenopausal women'. *American Journal of Physiology: Endocrinol Metab.*, 285, E1010–E1020.

Recommended Citation: Castillo Guajardo, D. *et al.* (2025). 'An almost periodic model of lead metabolism'. *Rev. model. mat. sist. biol.* Vol.5, e25R02, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.02



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

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.

CADENAS 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 emerger 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 per cápita 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 sigmoideal 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 depredación 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 depredadoras 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

$$\left(\frac{\gamma_2 y}{a_2^2 + y^2} \right) x = E(z),$$

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 evaluaron 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, denotada 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 $\text{Re}(\lambda_i) > 0$, 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:

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

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:

$$\tau_1 = B\gamma_3 \frac{a_3}{(a_3 + A)^2} - r \left(1 - \frac{2A}{K} \right)$$

$$\tau_2 = \alpha_2 B \gamma_3^2 A \frac{a_3}{(a_3 + A)^3}$$

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 intrínseca 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

$$J_{11}^* = \alpha_1 \left(\frac{\gamma_1 (z^*)^2}{a_1^2 + (z^*)^2} + \frac{\gamma_2 (y^*)^2}{a_2^2 + (y^*)^2} \right) - \beta_1,$$

$$J_{12}^* = \alpha_1 x^* \frac{2\gamma_2 y^* a_2^2}{(a_2^2 + (y^*)^2)^2}, \quad J_{13}^* = \alpha_1 x^* \frac{2\gamma_1 z^* a_1^2}{(a_1^2 + (z^*)^2)^2},$$

$$J_{21}^* = -\frac{\gamma_2 (y^*)^2}{a_2^2 + (y^*)^2},$$

$$J_{22}^* = \alpha_2 \frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*} - \beta_2 - x^* \frac{2\gamma_2 y^* a_2^2}{(a_2^2 + (y^*)^2)^2},$$

$$J_{23}^* = \alpha_2 y^* \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z^*)^2},$$

$$J_{31}^* = -\frac{\gamma_1 (z^*)^2}{a_1^2 + (z^*)^2}, \quad J_{32}^* = -\frac{\gamma_3 z^*}{a_3 + z^*},$$

$$J_{33}^* = r \left(1 - \frac{2z^*}{K} \right) - x^* \frac{2\gamma_1 z^* a_1^2}{(a_1^2 + (z^*)^2)^2} - y^* \frac{\gamma_3 a_3}{(a_3 + z^*)^2}.$$

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

$$J_{11}^* = \alpha_1 (P + Q) - \beta_1, \quad J_{12}^* = \alpha_1 x^* Q_y,$$

$$J_{13}^* = \alpha_1 x^* P_z, \quad J_{21}^* = -Q,$$

$$J_{22}^* = \alpha_2 S - \beta_2 - x^* Q_y, \quad J_{23}^* = \alpha_2 y^* S_z,$$

$$J_{31}^* = -P, \quad J_{32}^* = -S,$$

$$J_{33}^* = r \left(1 - \frac{2z^*}{K} \right) - x^* P_z - y^* S_z.$$

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,

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

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

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

Tercer coeficiente.

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

con

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

donde cada termino 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:

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

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

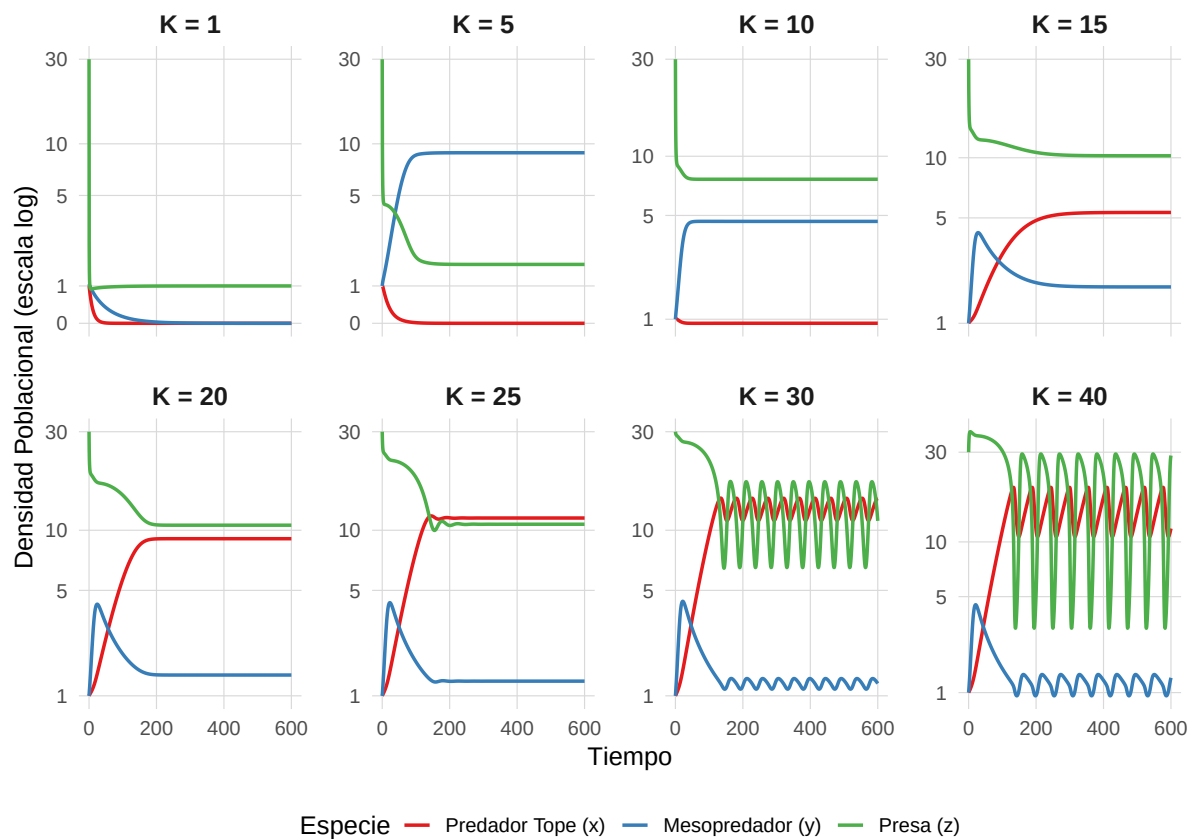


Figura 1: Series de tiempo del modelo tritrófico para distintos valores de la capacidad de carga K .

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-Moqbali, 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 retardo*. 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.
- Grassell, 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:

Predation and exploitative competition in a two-dimensional system

Depredación y competencia por explotación en un sistema de dos dimensiones

 Enith A. Gómez-Hernández¹,  Viviana Rivera-Estay² and
 Laura M. Romero-Parada³

✉ Viviana Rivera-Estay: vriverae@unap.cl

¹ Departamento de Matemáticas, Colegio de Ciencias e Ingenierías, Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador

² Facultad de Ciencias, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile

³ Doctorado en Modelamiento Matemático Aplicado, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca Chile

Recepción: 2025-11-01 | Aceptación: 2025-12-15 | Publicación: 2025-12-30

Recommended Citation: Enith A. Gómez-Hernández *et al.* (2025). 'Predation and exploitative competition in a two-dimensional system'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R04, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.04



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

ABSTRACT

Intraguild predation (IGP) arises when two consumer species exploit the same resource and also interact through predation. Classical models of IGP typically include three dynamical variables and describe the resource explicitly. Here we introduce a reduced predator-prey model in which both species depend on a shared resource that is not modeled directly. Instead, resource use is represented through reciprocal reductions of carrying capacities, which captures the main mechanisms of IGP in a two dimensional system that remains analytically tractable. The model exhibits extinction equilibrium, exclusion equilibrium, and up to two coexistence equilibrium. We show that at most one of the coexistence equilibrium is locally stable. These outcomes depend on the balance between prey reproduction and the combined effects of predation and exploitative competition. Prey extinction occurs when its reproductive potential is lower than these antagonistic pressures, while coexistence becomes possible when reproduction is sufficiently high. The analysis also reveals that no local oscillations can arise, which suggests that exploitative competition has a stabilizing effect on the system. This reduced formulation provides a compact mechanistic framework for studying IGP when resource dynamics are assumed constant or secondary. It also serves as a useful basis for extending classical models and examining how asymmetric resource use influences species coexistence or exclusion.

Keywords:

Predator prey dynamics, Intraguild predation, Exploitative competition, Two dimensional models, Local stability, Saddle node bifurcation

RESUMEN

La depredación intragremial ocurre cuando dos especies consumidoras explotan un mismo recurso y además interactúan mediante depredación. Los modelos clásicos de depredación intragremial suelen incluir tres variables dinámicas y describir explícitamente el recurso. Aquí introducimos un modelo reducido de depredador-presa en el cual ambas especies dependen de un recurso compartido que no se modela directamente; su efecto se incorpora mediante reducciones recíprocas en las capacidades de carga, capturando los mecanismos esenciales de la depredación intragremial en un sistema bidimensional. El modelo presenta equilibrios de extinción, exclusión y por lo menos dos equilibrios de coexistencia, de los cuales a lo sumo uno puede ser localmente estable. Estos resultados dependen de la relación entre la reproducción de la presa y los efectos combinados de la depredación y la competencia por explotación. La presa se extingue cuando su capacidad reproductiva es insuficiente frente a estas presiones, mientras que la coexistencia surge cuando la reproducción es suficientemente alta. El análisis también demuestra que no aparecen oscilaciones locales, lo que indica un efecto estabilizador de la competencia por explotación. Esta formulación ofrece un marco para analizar la depredación intragremial cuando la dinámica del recurso se considera constante o secundaria, y sirve como base para extender modelos clásicos y analizar cómo el uso asimétrico del recurso afecta la coexistencia o exclusión de especies.

Palabras Claves:

Dinámica depredador-presa, Depredación intragremial, Competencia por explotación, Modelos bidimensionales, Estabilidad local, Bifurcación silla-nodo

2020 AMS Mathematics Subject Classification: Primary: 92B05; Secondary: 92D40

INTRODUCTION

Predation and competition have been extensively studied in ecology, in part because they constitute the basic components of communities Holt and Polis (1997); Bodini (1991). These interactions were mathematically enunciated in the 1920s by Lotka and Volterra. They independently proposed a model to describe the relationship between two species sharing the same resource and then shifted their attention from competition to the effects of predation on population growth Smith *et al.* (1998). Predation has been studied by considering different functional responses, most notably Holling type I, II, and III Holling (1965); Tian and Xu (2011); Chan *et al.* (2017); Sarkar *et al.* (2020). Competition has two main approaches: interference and exploitative competition Nguyen-Ngoc and Nguyen-Phuong (2016). Interference competition occurs when individuals of one species are equivalent to a certain number of individuals of another species. Exploitative competition occurs when the use of the resource by one species reduces the capacity of the environment to support another species by acting on its carrying capacity Jensen (1987).

Intraguild predation is an interaction of competition and predation where two species involved in a predator-prey relationship also compete for a shared resource Arim and Marquet (2004). Generally, three species are involved in mathematical models corresponding to predator, prey, and shared resource. For example, in Kang and Wedekin (2013), they formulate two models of intraguild predation. One has the specialized predator and the other generalist. They found that the model with the generalist predator is more prone to coexistence. In Capone *et al.* (2018), they propose an intraguild model in which the carrying capacity of the prey and the predator is proportional to the biotic resource. They establish different exclusion and coexistence regimes of the populations. In Sen *et al.* (2018), they propose a model in which the predator and the prey compete to remain in the community, and they observe two types of coexistence: steady-state coexistence and oscillatory coexistence.

Intraguild predation is a particular type of omnivory, which is defined as feeding on more than one trophic level in the food chain model Sen *et al.* (2018). According to Hunter (2009), omnivores are generalists that evolve in response to a trade-off between food quality and quantity. A typical example of omnivorous animals are ants that consume animal tissue, seeds, and plants Hunter (2009). In relation to intraguild models of predation mentioned previously an example of an omnivorous predator, a herbivorous prey and a resource for which they compete for exploitation can be found in the periphyton and freshwater amphipods (*Crustacea*) of the genus *Hyaella*. In this case, *Hyaella curvispina* would be an omnivorous predator that feeds on periphyton, but if the algal food supply is low, *H. curvispina* consumes *Hyaella pseudoazteca*, which would be an herbivorous prey, since it only eats algae, so the resource they compete to exploit would correspond to periphyton Casset *et al.* (2001); Carusela *et al.* (2009). Another example, is found in species inhabiting

the Antarctic Ocean. Antarctic krill *Euphausia superba* is the main food for Antarctic Fur Seals *Arctocephalus gazella* and fishes *Champsocephalus gunnari*, but *A. gazella* also eat fishes *C. gunnari* Doidge and Croxall (1985); Ibáñez (2005).

In this paper, we are interested in developing and analyzing a mathematical model that maintains the simplicity of the Lotka–Volterra framework of two ordinary differential equations, while allowing us to study the population dynamics of a predator and a prey competing for the same resource. Beyond mathematical convenience, dimensional reduction allows for the analytical exploration of ecological systems in which resource dynamics operate on faster time scales or remain approximately constant. This approach preserves the fundamental mechanisms of intraguild predation and exploitative competition, without the need to explicitly incorporate resource dynamics.

For example, this framework can represent an herbivore and an omnivore competing for a primary producer. To achieve this, we include exploitative competition in a two-dimensional model rather than explicitly modeling a three-variable system with separate equations for the predator, the prey, and the shared resource. In our model, the resource for which predator and prey compete is implicit; therefore, the equivalent representation in a three-variable formulation corresponds to equilibrium at which the resource remains positive. With this model, we address the following question: what are the population dynamics of a predator–prey system subject to exploitative competition?

Our analysis shows that the reduced system captures the main dynamical outcomes expected in intraguild interactions. The model admits extinction, exclusion, and coexistence states, with at most one coexistence equilibrium being locally stable. Because the trace of the Jacobian at any interior equilibrium is always negative, stability depends solely on the determinant, and no Hopf bifurcations or oscillatory coexistence can arise. A saddle–node bifurcation separates parameter regions where positive coexistence equilibrium persist from those where coexistence is lost. Ecologically, the analysis reveals two contrasting regimes, when prey reproduction exceeds the predation pressure exerted at the predator carrying capacity, stable coexistence is possible, otherwise, the prey is excluded. Asymmetries in resource exploitation further determine which species dominates at equilibrium.

THE MODEL

We developed a predator–prey model in which both species compete for a shared limiting resource. The formulation relies on the following assumptions:

- i. The biological system consists of two state variables: the prey population N_1 and the predator population N_2 . Each population experiences gains and losses determined by birth, predation, and competition for resource exploitation.
- ii. In the absence of predators, the prey population N_1 fol-

lows logistic growth with intrinsic growth rate r_1 and carrying capacity k_1 .

- iii. The predator exhibits a generalist feeding strategy. Thus, even when the focal prey N_1 is absent, the predator population N_2 follows logistic growth with intrinsic rate r_2 and carrying capacity k_2 .
- iv. Because both species exploit the same underlying resource, interspecific competition affects their carrying capacities. Specifically, the effective carrying capacity of N_1 decreases by $\eta_1 N_2$, where η_1 represents the per capita resource requirement of the predator relative to the prey's carrying capacity. Symmetrically, the carrying capacity of N_2 decreases by $\eta_2 N_1$.
- v. Predation follows a Holling type I functional response. The parameter p denotes the predation efficiency, while ε represents the conversion efficiency by which consumed prey biomass (pN_1) contributes to predator biomass production (εpN_1).

A conceptual representation of the ecological interactions described by assumptions (i)–(v) is shown in Fig. 1.

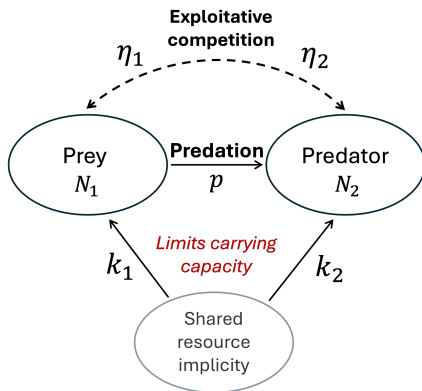


Figure 1: Conceptual diagram of the predator–prey system with exploitative competition mediated by a shared resource. The prey (N_1) and the predator (N_2) interact through direct predation, while both species depend on a common resource that is treated implicitly in the model. Resource availability limits the effective carrying capacities of both populations, generating indirect exploitative competition between prey and predator.

Under these assumptions, the dynamics are described by the system

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} \right) - p N_1 N_2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} \right) + \varepsilon p N_1 N_2, \end{aligned} \quad (1)$$

with (N_1, N_2) confined to the biologically feasible region

$$\Omega = \left\{ (N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : N_1 < \frac{k_2}{\eta_2}, N_2 < \frac{k_1}{\eta_1} \right\},$$

and all parameters $r_1, r_2, k_1, k_2, \eta_1, \eta_2, p, \varepsilon$ are strictly positive (see Table 1).

Table 1: Ecological interpretation and units of the model parameters.

Par.	Ecological meaning	Units
r_1	Intrinsic growth rate of the prey	time^{-1}
r_2	Intrinsic growth rate of the predator	time^{-1}
k_1	Effective carrying capacity of the prey	density
k_2	Effective carrying capacity of the predator	density
p	Predation rate on the prey	time^{-1}
m	Predator mortality rate	time^{-1}
η_1	Strength of exploitative competition exerted by the predator on the prey	dimensionless
η_2	Strength of exploitative competition exerted by the prey on the predator	dimensionless

Theorem 1 All solutions of system (1) initiated in $\mathbb{R}_+^2$ are uniformly bounded.

Proof Define the auxiliary function

$$w = \varepsilon N_1 + N_2. \quad (2)$$

Solutions of (1) satisfy

$$N_1 < \frac{k_2}{\eta_2} \quad \text{and} \quad N_2 < \frac{k_1}{\eta_1}. \quad (3)$$

Differentiating (2) along trajectories of (1), we obtain

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} \right) + r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} \right) \\ &\leq rw - r \left(\frac{\varepsilon N_1^2}{k_1 - \eta_1 N_2} + \frac{N_2^2}{k_2 - \eta_2 N_1} \right), \end{aligned}$$

where $r = \max\{r_1, r_2\}$. Using the bounds in (3),

$$\frac{dw}{dt} \leq rw - r \left(\frac{\varepsilon N_1^2}{k_1} + \frac{N_2^2}{k_2} \right) \leq rw - r \left(\frac{\varepsilon N_1^2}{k} + \frac{N_2^2}{k} \right),$$

where $k = \max\{\varepsilon k_1, k_2\}$. Since

$$\varepsilon N_1 + N_2 = w, \quad \varepsilon N_1^2 + N_2^2 \geq \frac{w^2}{2},$$

we obtain the simplified inequality

$$\frac{dw}{dt} \leq rw \left(1 - \frac{w}{k} \right).$$

Integrating this logistic-type inequality yields

$$w(t) \leq \left[\left(\frac{1}{w(0)} - \frac{1}{k} e^{-rt} \right) + \frac{1}{k} \right]^{-1}.$$

Thus, $\limsup_{t \rightarrow \infty} w(t) \leq k$, which implies that every trajectory eventually enters and remains within the compact region

$$\Omega = \left\{ (N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : N_1 < \frac{k_2}{\eta_2}, N_2 < \frac{k_1}{\eta_1}, \varepsilon N_1 + N_2 \leq k \right\}.$$

This proves uniform boundedness of all solutions. $\square$

Note 1 For $N_1(0) > 0$ and $N_2(0) > 0$, the positive quadrant is forward invariant because the right-hand side of system (1) vanishes on the coordinate axes. Thus population densities remain non-negative for all $t > 0$.

RESULTS

From model (1), we obtain four equilibrium points E_i representing different biological situations:

1. The trivial equilibrium $E_0 = (0, 0)$, extinction of both species.
2. The axial equilibrium $E_{k_1} = (k_1, 0)$, only the prey at its carrying capacity.
3. The axial equilibrium $E_{k_2} = (0, k_2)$, only the predator at its carrying capacity.
4. The interior (coexistence) equilibrium $E_* = (N_1, N_2)$, where both species coexist.

To explicitly characterize the coexistence equilibrium E_* , we assume $N_1 \neq 0$ and $N_2 \neq 0$ and solve

$$r_1 \left(1 - \frac{N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} \right) - pN_2 = 0, \quad (4)$$

$$r_2 \left(1 - \frac{N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} \right) + \varepsilon p N_1 = 0. \quad (5)$$

From (4) we obtain

$$N_1 = \frac{(r_1 - pN_2)(k_1 - \eta_1 N_2)}{r_1}, \quad (6)$$

and substituting this expression into (5) yields a quartic polynomial in N_2 of the form

$$b_4 N_2^4 + b_3 N_2^3 + b_2 N_2^2 + b_1 N_2 + b_0 = 0,$$

where

$$b_4 = \varepsilon p^3 \eta_1^2 \eta_2,$$

$$b_3 = -(2\varepsilon p^3 \eta_1 \eta_2 k_1 + 2\varepsilon p^2 \eta_1^2 \eta_2 r_1),$$

$$b_2 = \varepsilon p^3 \eta_2 k_1^2 + 4\varepsilon p^2 \eta_1 \eta_2 k_1 r_1 + \varepsilon p \eta_1^2 \eta_2 r_1^2 - \varepsilon p^2 \eta_1 k_2 r_1 + p \eta_1 \eta_2 r_1 r_2,$$

$$b_1 = -2\varepsilon p^2 \eta_2 k_1^2 r_1 - 2\varepsilon p \eta_1 \eta_2 k_1 r_1^2 + \varepsilon p^2 k_1 k_2 r_1 + \varepsilon p \eta_1 k_2 r_1^2 - p \eta_2 k_1 r_1 r_2 - \eta_1 \eta_2 r_1^2 r_2 + r_1^2 r_2,$$

$$b_0 = \varepsilon p \eta_2 k_1^2 r_1^2 - \varepsilon p k_1 k_2 r_1^2 + \eta_2 k_1 r_1^2 r_2 - k_2 r_1^2 r_2.$$

We note that $b_4 > 0$ and $b_3 < 0$, so the polynomial exhibits at least one sign change. By Descartes' rule of signs, it has at least one positive root. Therefore, there exists at least one interior equilibrium E_* with ecological meaning.

LOCAL STABILITY OF BOUNDARY EQUILIBRIA

To analyze the stability of the equilibria E_{k_i} with $i \in \{1, 2\}$, we first compute the Jacobian matrix associated with the linearization of system (1) at a generic equilibrium point $E = (N_1, N_2)$, which is denoted by $J(E)$

$$\begin{pmatrix} r_1 \left(1 - \frac{2N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} \right) - pN_2 & -\frac{r_1 \eta_1 N_1^2}{(k_1 - \eta_1 N_2)^2} - pN_1 \\ -\frac{r_2 \eta_2 N_2^2}{(k_2 - \eta_2 N_1)^2} + \varepsilon p N_2 & r_2 \left(1 - \frac{2N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} \right) + \varepsilon p N_1 \end{pmatrix}.$$

Evaluating at the trivial equilibrium $E_0 = (0, 0)$, we obtain

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix},$$

whose eigenvalues are $\lambda_1 = r_1$ and $\lambda_2 = r_2$. Since both are positive, E_0 is unstable.

At the axial equilibrium $E_{k_1} = (k_1, 0)$ we have

$$J(E_{k_1}) = \begin{pmatrix} -r_1 & -pk_1 - \eta_1 r_1 \\ 0 & \varepsilon p k_1 + r_2 \end{pmatrix},$$

with eigenvalues $\lambda_1 = -r_1$ and $\lambda_2 = \varepsilon p k_1 + r_2 > 0$, so E_{k_1} is also unstable.

Proposition 1 (Local stability of the predator-only equilibrium) The axial equilibrium $E_{k_2} = (0, k_2)$ satisfies the following:

- It is locally asymptotically stable if $r_1 < pk_2$,
- It is non-hyperbolic if $r_1 = pk_2$,
- It is unstable if $r_1 > pk_2$.

Proof The Jacobian at E_{k_2} is

$$J(E_{k_2}) = \begin{pmatrix} r_1 - pk_2 & 0 \\ \varepsilon p k_2 - \eta_2 r_2 & -r_2 \end{pmatrix},$$

whose eigenvalues are

$$\lambda_1 = r_1 - pk_2, \quad \lambda_2 = -r_2 < 0.$$

Thus the sign of λ_1 determines the stability of E_{k_2} , giving the three cases above. $\square$

Ecologically, the condition $r_1 < pk_2$ indicates that the predation pressure exerted by the predator at its carrying capacity is sufficiently strong to prevent the prey from invading the system. In this case, the predator-only equilibrium persists because prey growth cannot compensate for losses due to predation. Conversely, when $r_1 > pk_2$, the prey has a net positive growth even in the presence of maximal predator density, allowing it to invade and rendering the predator-only state unstable. The case $r_1 = pk_2$ represents an invasion threshold separating these two ecological regimes.

LOCAL STABILITY OF THE COEXISTENCE EQUILIBRIUM

The interior equilibrium E_* of system (1) represents coexistence of both species. Although its coordinates cannot be expressed in closed form, its local stability properties can be analyzed through the Jacobian matrix, complemented by numerical exploration of the parameter space.

Proposition 2 (Sign of the trace) *Let $E_* = (N_1, N_2)$ be any interior equilibrium in the feasible region, i.e. $N_1 > 0$, $N_2 > 0$, $k_1 - \eta_1 N_2 > 0$ and $k_2 - \eta_2 N_1 > 0$. Then the trace of the Jacobian at E_* satisfies*

$$\text{tr} J(E_*) = -\frac{r_1 N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} - \frac{r_2 N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} < 0.$$

Proof Evaluating the Jacobian at E_* gives

$$\begin{pmatrix} -\frac{r_1 N_1}{k_1 - \eta_1 N_2} & N_1 \left(-\frac{r_1 \eta_1 N_1}{(k_1 - \eta_1 N_2)^2} - p \right) \\ N_2 \left(\varepsilon p - \frac{r_2 \eta_2 N_2}{(k_2 - \eta_2 N_1)^2} \right) & -\frac{r_2 N_2}{k_2 - \eta_2 N_1} \end{pmatrix}.$$

All quantities r_i , N_i , and the denominators $(k_i - \eta_i N_j)$ are positive in the feasible region, hence both diagonal entries are negative and the trace is strictly negative. $\square$

Note 2 (Absence of Hopf bifurcations) *Because $\text{tr} J(E_*)$ is strictly negative for all feasible interior equilibrium, the real part of the eigenvalues can never vanish while $\det J(E_*) > 0$. Therefore, no Hopf bifurcation can occur at an interior equilibrium of system (1), and limit cycles cannot originate locally from E_* .*

Theorem 2 *Let $E_* = (N_1, N_2)$ be any interior equilibrium of system (1) in the feasible region. If $\det J(E_*) > 0$, then E_* is locally asymptotically stable.*

Proof Since $\text{tr} J(E_*) < 0$ for all feasible interior equilibrium (Proposition 2), the condition $\det J(E_*) > 0$ implies that both eigenvalues of $J(E_*)$ have negative real part. Thus, E_* is locally asymptotically stable. $\square$

Note 3 *Let $E_* = (N_1, N_2)$ be an interior equilibrium of system (1) in the feasible region and define*

$$A = k_1 - \eta_1 N_2, \quad B = k_2 - \eta_2 N_1.$$

Then the determinant of the Jacobian at E_ can be written as*

$$\det J(E_*) = N_1 N_2 \left[\frac{r_1 r_2}{AB} + \varepsilon p^2 + \varepsilon p \frac{r_1 \eta_1 N_1}{A^2} - \frac{p r_2 \eta_2 N_2}{B^2} - \frac{r_1 r_2 \eta_1 \eta_2 N_1 N_2}{A^2 B^2} \right], \quad (7)$$

where $A > 0$ and $B > 0$ in the feasible region.

The analysis above shows that interior equilibrium may be either locally asymptotically stable or of saddle type, depending solely on the sign of $\det J(E_*)$. Along the curve where $\det J(E_*) = 0$, the equilibrium becomes non-hyperbolic, and numerical continuation in the (η_1, η_2) -plane (Figs. 2–4) reveals that this curve corresponds to the collision and disappearance of two interior equilibria. This behaviour is characteristic of a saddle–node bifurcation. To formalize this observation, and connect the numerical bifurcation diagram with the underlying mathematical structure of system (1), we state the following theorem.

Theorem 3 (Saddle–node bifurcation of interior equilibrium) *Let $\theta = (\eta_1, \eta_2)$ denote the pair of exploitation parameters, and consider system (1) as a one-parameter family with respect to η_1 , keeping all remaining parameters fixed.*

Assume that there exist η_1^ and an interior equilibrium $E^* = (N_1^*, N_2^*)$ in the feasible region such that:*

- (H1) $F(E^*, \eta_1^*) = 0$, where $F = (F_1, F_2)$ is the right-hand side of system (1);
- (H2) $\det J(E^*, \eta_1^*) = 0$ and $\text{tr} J(E^*, \eta_1^*) < 0$, so that $J(E^*, \eta_1^*)$ has a simple zero eigenvalue and one strictly negative eigenvalue;
- (H3) Let v and w be the right and left eigenvectors associated with the zero eigenvalue. Then the nondegeneracy and transversality conditions

$$w^\top F_{\eta_1}(E^*, \eta_1^*) \neq 0, \quad w^\top D^2 F(E^*, \eta_1^*)[v, v] \neq 0$$

hold.

Then system (1) undergoes a generic saddle–node bifurcation of interior equilibrium at (E^, η_1^*) . For η_1 on one side of η_1^* there exist exactly two interior equilibria (one stable and one saddle), whereas for η_1 on the other side no interior equilibria exist.*

Proof Under (H1) and (H2), the linearization $J(E^*, \eta_1^*)$ has a simple zero eigenvalue and a negative eigenvalue, so the center manifold is one-dimensional. Conditions (H3) ensure nondegeneracy of the unfolding. Standard saddle–node theory (e.g., Sotomayor’s theorem; Kuznetsov *et al.* (1998); Guckenheimer and Holmes (2013)) implies that the reduced dynamics on the center manifold is locally equivalent to

$$\dot{z} = \alpha(\eta_1 - \eta_1^*) + \beta z^2 + \mathcal{O}(|z|^3 + |\eta_1 - \eta_1^*||z|),$$

with $\alpha\beta \neq 0$. This is the normal form of a saddle–node bifurcation, yielding the stated conclusions. $\square$

In summary, interior equilibria in system (1) cannot generate oscillatory coexistence through a Hopf mechanism, since their Jacobian trace is always strictly negative. Local stability is determined solely by the sign of the determinant: equilibrium with $\det J(E_*) > 0$ are locally asymptotically stable, whereas those with $\det J(E_*) < 0$ are saddles. The transition between these regimes occurs along the saddle–node curve $\det J(E_*) = 0$, which explains the appearance and disappearance of coexistence states observed in the (η_1, η_2) parameter space.

COEXISTENCE-FAVOURING REGIME: $r_1 > pk_2$

We now investigate how the qualitative dynamics of system (1) vary across the (η_1, η_2) parameter space. These parameters control how strongly each species reduces the other's effective carrying capacity, and therefore the (η_1, η_2) -plane captures how asymmetries in resource exploitation govern coexistence, exclusion, and the emergence of saddle-type interior equilibrium.

First, consider the case in which the exclusion equilibrium $(0, k_2)$ is unstable, i.e. $r_1 > pk_2$, a condition that favours the existence of a stable coexistence equilibrium.

We fix $r_1 = 1.2$, $r_2 = 0.6$, $k_1 = 200$, $k_2 = 100$, $p = 0.01$, $\varepsilon = 0.1$, and treat η_1 and η_2 as bifurcation parameters. In the (η_1, η_2) -plane we distinguish three regions in which the system displays qualitatively different dynamics (Fig. 2(a)).

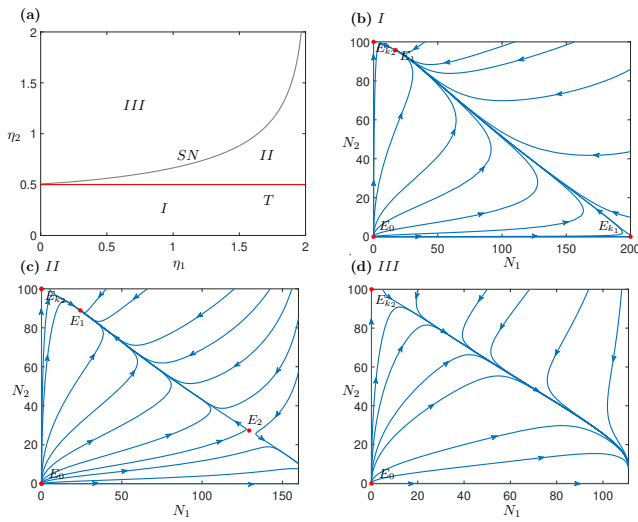


Figure 2: Potential dynamics of model (1). (a) Bifurcation structure in the (η_1, η_2) -plane. The red line T marks the loss of feasibility of E_2 , and the grey curve SN denotes the saddle–node locus where two interior equilibria collide and disappear.

Regions I–III correspond to qualitatively distinct dynamical regimes. Parameter values: $r_1 = 1.2$, $r_2 = 0.6$, $k_1 = 200$, $k_2 = 100$, $p = 0.01$, $\varepsilon = 0.1$. (b)–(d) Phase portraits illustrating the dynamics in regions I, II and III for $(\eta_1, \eta_2) = (1.2, 0.4)$, $(1.2, 0.6)$ and $(1.2, 0.9)$, respectively. In region I, a single stable coexistence equilibrium E_* attracts all trajectories. In region II, the stable coexistence equilibrium coexists with a saddle E_2 . In region III, both interior equilibria are lost and coexistence is no longer possible.

We begin our description in region III, where the system admits no interior equilibria. In this region, the feasible quadrant contains no stable equilibrium, and coexistence of both species is not possible (Fig. 2(d)).

Crossing the gray curve SN from region III into region II generates two interior equilibria through a saddle–node bifurcation: a locally asymptotically stable equilibrium E_1 and a saddle equilibrium E_2 (Fig. 2(c)). Ecologically, E_1 represents a feasible coexistence state in which both species per-

sist, whereas E_2 is unstable and therefore biologically irrelevant.

The red curve T marks the feasibility boundary: the axial equilibrium E_{k_1} becomes unfeasible when $N_1 < k_2/\eta_2$, and the interior saddle E_2 also turns unfeasible as one component becomes negative. Above T , neither E_{k_1} nor E_2 is feasible, whereas below it both lie in the feasible quadrant. Therefore, in region I the system admits four equilibria (E_0 , E_{k_1} , E_{k_2} , and E_1). Among them, E_1 is the unique interior equilibrium and is locally asymptotically stable (Fig. 2(b)), corresponding biologically to a regime of robust coexistence in which both species persist despite predation pressure and competition for a shared resource.

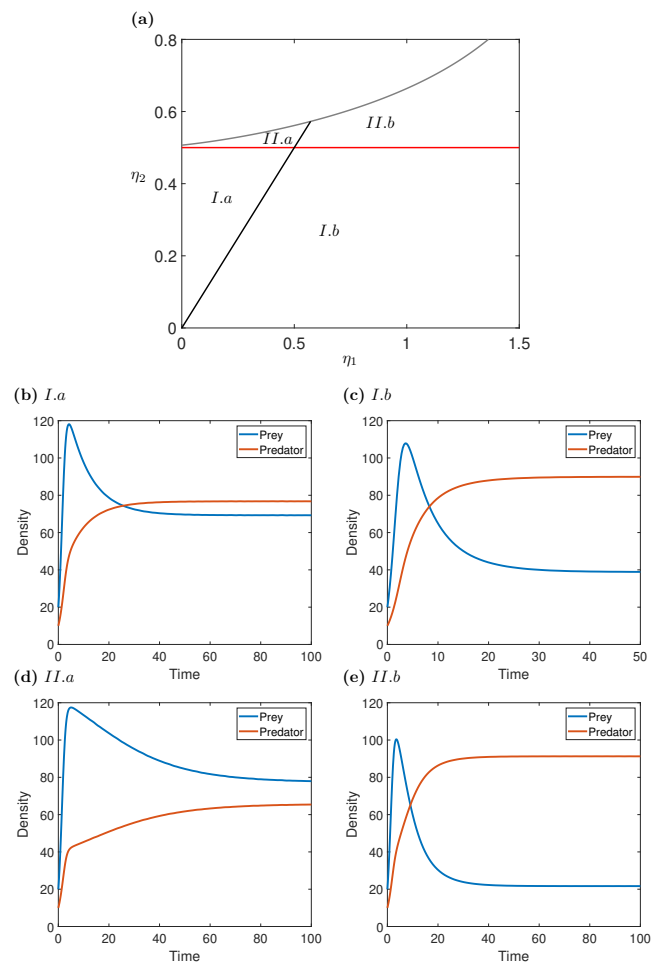


Figure 3: Coexistence regions in the (η_1, η_2) parameter space. (a) Bifurcation diagram showing how the black line $\eta_1 = \eta_2$ intersects four qualitatively distinct subregions (I.a, I.b, II.a and II.b). The red line marks the feasibility boundary for E_{k_1} , and the gray curves correspond to saddle–node collisions of interior equilibrium. Panels (b)–(e) display the temporal dynamics of prey and predator densities at representative points in each subregion: (b) $(\eta_1, \eta_2) = (0.1, 0.3)$ (region I.a), (c) $(0.4, 0.4)$ (region I.b), (d) $(0.52, 0.55)$ (region II.a), and (e) $(1.2, 0.55)$ (region II.b). These simulations illustrate how asymmetries in resource exploitation govern whether prey or predator dominates at equilibrium. All fixed parameter values are the same as in Fig. 2.

Since regions I and II both admit a stable coexistence equilibrium $E_* = E_1$, we next explore how equilibrium densities change across these regions. To this end, we consider points along the line $\eta_1 = \eta_2$, which partitions the coexistence domain into four subregions (Fig. 3(a)).

In subregions I.a and I.b, the predator density always exceeds the prey density at equilibrium. In region I.a, where $\eta_2 > \eta_1$, the predator surplus over the prey is moderate (Fig. 3(b)), whereas in region I.b, where $\eta_1 > \eta_2$, the difference between predator and prey densities is larger (Fig. 3(c)). In contrast, in region II.a the prey density exceeds the predator density (Fig. 3(d)), while in region II.b the predator again dominates (Fig. 3(e)). In summary, when $\eta_1 > \eta_2$ the predator population tends to exceed the prey population. When $\eta_1 < \eta_2$, the prey can dominate numerically, or the species' densities remain relatively similar.

REGIME ALLOWING PREDATOR EXCLUSION OF THE PREY: $r_1 < pk_2$

We now consider the second case, in which the exclusion equilibrium $(0, k_2)$ is locally stable. We fix $r_1 = 1.2$, $r_2 = 0.6$, $k_1 = 200$, $k_2 = 130$, $p = 0.01$, $\varepsilon = 0.1$. In Fig. 4(a), the curves in the (η_1, η_2) -plane divide the parameter space into four open regions, labeled I–IV, with qualitatively distinct dynamics.

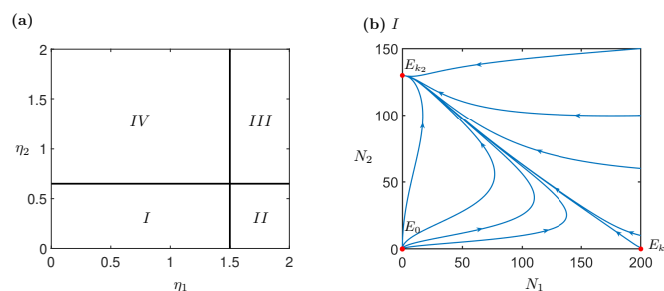


Figure 4: (a) Regions in the (η_1, η_2) -parameter space indicating where exclusion equilibrium and interior equilibrium exist. The horizontal and vertical boundaries separate four qualitatively distinct dynamical regimes. Parameter values: $r_1 = 1.2$, $r_2 = 0.6$, $k_1 = 200$, $k_2 = 130$, $p = 0.01$, $\varepsilon = 0.1$. (b) Phase portrait of model (1) in region I, where the predator-only equilibrium $(0, k_2)$ is globally attracting within the positive quadrant, leading to extinction of the prey.

In region I there is no positive coexistence equilibrium; hence coexistence between both species is not possible. Numerical simulations indicate that $(0, k_2)$ is globally attracting within the positive quadrant (Fig. 4(b)): for any positive initial condition the prey population goes extinct, whereas the predator population converges to its carrying capacity k_2 .

In region II the only boundary equilibrium is $(k_1, 0)$, which is always unstable, and no positive coexistence equilibrium with ecological meaning exists. In region III there are no exclusion equilibrium and at least one interior equilibrium in the feasible quadrant, which is of saddle type. Finally, in region IV the only exclusion equilibrium is $(0, k_2)$, and

there exists at least one interior equilibrium in the feasible quadrant, which is again of saddle type. In both regions III and IV, trajectories approach either the predator-only state or diverge away from the unstable coexistence equilibrium, depending on initial conditions.

When $r_1 < pk_2$, predators can suppress the prey to extinction, preventing invasion. In contrast, if $r_1 > pk_2$, predators are unable to exclude the prey, allowing a stable coexistence equilibrium to emerge. These two conditions divide the parameter space into qualitatively distinct dynamical regimes.

DISCUSSION

In this paper, we examined the dynamics of a simple predator–prey system in which both species exploit a shared resource. The model preserves the simplicity of the Lotka–Volterra framework while incorporating exploitative competition in an implicit form. This structure is particularly useful for studying intraguild-like interactions when the shared resource remains at a steady density, as assumed in classical ecological theory (Schaffer, 1981). This perspective facilitates ecological interpretation and enables a transparent classification of coexistence and exclusion regimes.

The results show that the exclusion equilibrium E_{k_2} becomes locally stable when the reproductive potential of the prey is lower than the combined effects of predation and shared-resource competition, that is, when $r_1 < pk_2$ and $\eta_1 < k_1/k_2$. Under these conditions, the prey declines to low density or extinction while the predator approaches its carrying capacity. This outcome is ecologically plausible, since predation imposes additional mortality on the prey population (Okuyama and Ruyle, 2003). An illustrative example is the Argentine ant, a globally invasive species that combines exploitative competition with direct predation on native ants, ultimately driving local extinctions (Human and Gordon, 1996; Damas-Moreira *et al.*, 2020). Our model captures this mechanism: an invasive species with both competitive and predatory advantages, often associated with higher reproductive potential (Pöckl, 2009; Jänes *et al.*, 2015), can exclude a native counterpart.

Conversely, coexistence requires the opposite inequality, $r_1 > pk_2$, although this condition alone does not guarantee the existence of a positive equilibrium. For some parameter combinations, no feasible interior equilibrium exists (Fig. 2(d)), consistent with theoretical predictions that prey persistence under omnivory may be rare (Holt and Polis, 1997; Diehl and Feiße, 2000; Mylius *et al.*, 2001; Křivan and Diehl, 2005). Nevertheless, the model also identifies parameter regions where coexistence does occur (regions I and II in Fig. 2(a)), supporting empirical observations that omnivores and their prey often persist together in natural systems (HilleRisLambers *et al.*, 2006; Amarasekare, 2008). When the interior equilibrium E_* exists, it may be locally asymptotically stable, thereby ensuring coexistence for a range of biologically relevant initial conditions (Fig. 2(b)).

The relative strength of resource exploitation by each species further determines their long-term abundances. As

shown in Fig. 3(b) to Fig. 3(e), the ratio between η_1 and η_2 controls which species is numerically dominant at equilibrium. When $\eta_1 > \eta_2$, meaning the prey consumes more resource per capita or exploits it more intensely, the predator eventually outnumbers the prey. When $\eta_1 < \eta_2$, the prey may numerically exceed or match the predator. This pattern resembles coexistence mechanisms observed in marine systems where sessile and mobile species interact through predation while simultaneously competing for oxygen as a limiting resource (Ferguson *et al.*, 2013). Differential exploitation of the shared resource may therefore facilitate coexistence even in the presence of strong antagonistic interactions. From an empirical perspective, the parameters η_1 and η_2 —which quantify the intensity of exploitative competition mediated by the shared resource—could be inferred through exclusion experiments or indirectly estimated from consumption rates and measurements of resource availability.

Finally, the model predicts the absence of population cycles for all parameter combinations. Although predator–prey interactions can generate oscillatory dynamics (Erbach *et al.*, 2013), the addition of exploitative competition suppresses such oscillations by imposing mutually negative density effects that stabilize the system (Petren and Case, 1996). Another important factor underlying this result is the assumption of a linear (type I) functional response, which is adopted to focus on the dynamical effects of exploitative competition within a reduced and analytically tractable framework. Extending this work to incorporate nonlinear functional responses, such as type II or type III, would be a natural next step, as these can enable limit cycles and modify the conditions under which coexistence is possible (Fussmann and Blasius, 2005; Abrams and Fung, 2010).

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Dr. Fernando Momo and Dr. Leonardo Saravia for their insightful comments and suggestions during the initial stage the manuscript.

DECLARATION OF USE OF ARTIFICIAL INTELLIGENCE

The authors declare that no Artificial Intelligence (AI) tools were used for mathematical modeling, figure generation, or any other part of the scientific content of this manuscript. AI assistance was used exclusively to improve the readability of the English writing, without generating original scientific text, ideas, or results. The authors take full responsibility for the content of the manuscript and for ensuring that all scientific claims, derivations, and conclusions are their own.

CONTRIBUTION OF THE AUTHORS (CREDIT)

Conceptualization: Gómez, Rivera and Romero.

Investigation: Gómez, Rivera and Romero.

Methodology: Gómez and Rivera.

Formal analysis: Gómez and Rivera.

Software: Rivera.

REFERENCES

- Abrams, P.A. and Fung, S.R. (2010) 'Prey persistence and abundance in systems with intraguild predation and type-2 functional responses'. *Journal of theoretical Biology*, 264(3), pp. 1033–1042.
- Amarasekare, P. (2008) 'Coexistence of intraguild predators and prey in resource-rich environments'. *Ecology*, 89(10), pp. 2786–2797.
- Arim, M. and Marquet, P.A. (2004) 'Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology'. *Ecology Letters*, 7(7), pp. 557–564.
- Bodini, A. (1991) 'What is the role of predation on stability of natural communities? a theoretical investigation'. *Biosystems*, 26(1), pp. 21–30.
- Capone, F., Carfora, M.F., De Luca, R. and Torricollo, I. (2018) 'On the dynamics of an intraguild predator–prey model'. *Mathematics and Computers in Simulation*, 149, pp. 17–31.
- Carusela, M.F., Momo, F.R. and Romanelli, L. (2009) 'Competition, predation and coexistence in a three trophic system'. *Ecological Modelling*, 220(19), pp. 2349–2352.
- Casset, M.A., Momo, F.R. and Giorgi, A.D. (2001) 'Population dynamics of two amphipod species and its relationship with the aquatic vegetation in a lujan river basin microenvironment (argentina)'. *Ecología Austral*, 11(02), pp. 079–085.
- Chan, K., Boutin, S., Hossie, T., Krebs, C., O'Donoghue, M. and Murray, D. (2017) 'Improving the assessment of predator functional responses by considering alternate prey and predator interactions'. *Ecology*, 98(7), pp. 1787–1796.
- Damas-Moreira, I., Riley, J.L., Carretero, M.A., Harris, D.J. and Whiting, M.J. (2020) 'Getting ahead: exploitative competition by an invasive lizard'. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(10), pp. 1–12.
- Diehl, S. and FeiBel, M. (2000) 'Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory'. *The American Naturalist*, 155(2), pp. 200–218.
- Doidge, D. and Croxall, J.P. (1985) 'Diet and energy budget of the antarctic fur seal, arctocephalus gazella, at south georgia'. In *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer, pp. 543–550.
- Erbach, A., Lutscher, F. and Seo, G. (2013) 'Bistability and limit cycles in generalist predator–prey dynamics'. *Ecological Complexity*, 14, pp. 48–55.
- Ferguson, N., White, C.R. and Marshall, D.J. (2013) 'Competition in benthic marine invertebrates: the unrecognized role of exploitative competition for oxygen'. *Ecology*, 94(1), pp. 126–135.
- Fussmann, G.F. and Blasius, B. (2005) 'Community response to enrichment is highly sensitive to model structure'. *Biology letters*, 1(1), pp. 9–12.
- Guckenheimer, J. and Holmes, P. (2013) *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*, vol. 42. Springer Science & Business Media.
- HilleRisLambers, R., Van De Koppel, J. and Herman, P.M. (2006) 'Persistence despite omnivory: benthic communities and the discrepancy between theory and observation'. *Oikos*, 113(1), pp. 23–32.
- 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.
- Holt, R.D. and Polis, G.A. (1997) 'A theoretical framework for intraguild predation'. *The American Naturalist*, 149(4), pp. 745–764.
- Human, K.G. and Gordon, D.M. (1996) 'Exploitation and interference competition between the invasive argentine ant, linepithema humile, and native ant species'. *Oecologia*, 105(3), pp. 405–412.
- Hunter, M.D. (2009) 'Trophic promiscuity, intraguild predation and the problem of omnivores'. *Agricultural and Forest Entomology*, 11, pp. 125–131.
- Ibáñez, C.M. (2005) 'Relaciones morfométricas del draco rayado champsocephalus gunnari (perciformes, notothenioidei) y su presa el krill antártico euphausia superba (crustacea, euphausiacea)'. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 54, pp. 33–36.
- Jänes, H., Kotta, J. and Herkül, K. (2015) 'High fecundity and predation pressure of the invasive gammarus tigrinus cause decline of indigenous gammarids'. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165, pp. 185–189.
- Jensen, A.L. (1987) 'Simple models for exploitative and interference competition'. *Ecological modelling*, 35(1-2), pp. 113–121.

- Kang, Y. and Wedekin, L. (2013) 'Dynamics of a intraguild predation model with generalist or specialist predator'. *Journal of mathematical biology*, 67(5), pp. 1227–1259.
- Křivan, V. and Diehl, S. (2005) 'Adaptive omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs'. *Theoretical population biology*, 67(2), pp. 85–99.
- Kuznetsov, Y.A., Kuznetsov, I.A. and Kuznetsov, Y. (1998) *Elements of applied bifurcation theory*, vol. 112. Springer.
- Mylius, S.D., Klumpers, K., de Roos, A.M. and Persson, L. (2001) 'Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient'. *The American Naturalist*, 158(3), pp. 259–276.
- Nguyen-Ngoc, D. and Nguyen-Phuong, T. (2016) 'Effects of behavioural strategy on the exploitative competition dynamics'. *Acta biotheoretica*, 64(4), pp. 495–517.
- Okuyama, T. and Ruyle, R.L. (2003) 'Analysis of adaptive foraging in an intraguild predation system'. *Web Ecology*, 4(1), pp. 1–6.
- Petren, K. and Case, T.J. (1996) 'An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion'. *Ecology*, 77(1), pp. 118–132.
- Pöckl, M. (2009) 'Success of the invasive ponto-caspian amphipod *dikerogammarus villosus* by life history traits and reproductive capacity'. *Biological Invasions*, 11, pp. 2021–2041.
- Sarkar, K., Khajanchi, S., Chandra Mali, P. and Nieto, J.J. (2020) 'Rich dynamics of a predator-prey system with different kinds of functional responses'. *Complexity*, 2020, pp. 1–19.
- Schaffer, W.M. (1981) 'Ecological abstraction: the consequences of reduced dimensionality in ecological models'. *Ecological monographs*, 51(4), pp. 383–401.
- Sen, D., Ghorai, S. and Banerjee, M. (2018) 'Complex dynamics of a three species prey-predator model with intraguild predation'. *Ecological Complexity*, 34, pp. 9–22.
- Smith, R.L., Smith, T.M., Hickman, G.C. and Hickman, S.M. (1998) *Elements of ecology*. Benjamin Cummings Menlo Parie, CA.
- Tian, X. and Xu, R. (2011) 'Global dynamics of a predator-prey system with holling type ii functional response'. *Nonlinear Analysis: Modelling and Control*, 16(2), pp. 242–253.

Recommended Citation: Enith A. Gómez-Hernández et al. (2025). 'Predation and exploitative competition in a two-dimensional system'. Rev. model. mat. sist. biol. Vol.5, e25R04, doi:10.58560/rmmsb.v05.e.025.04



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



UTEM

UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA
METROPOLITANA

del Estado de Chile



EDICIONES UNIVERSIDAD
TECNOLÓGICA METROPOLITANA

VERSIÓN EN LÍNEA: ISSN 2735-6817

revistammsb.utm.cl