

2019-11

DIFUSIÓN ESPACIAL EN UN MODELO DE PREDADOR-PRESA CON EFECTO ALLEE FUERTE EN LA PRESA Y RESPUESTA FUNCIONAL RAZÓN-DEPENDIENTE

VILLAR SEPÚLVEDA, EDGARDO ENRIQUE

<https://hdl.handle.net/11673/55802>

Repositorio Digital USM, UNIVERSIDAD TECNICA FEDERICO SANTA MARIA

UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA
VALPARAÍSO - CHILE



DIFUSIÓN ESPACIAL EN UN MODELO DE PREDADOR-PRESA CON
EFECTO ALLEE FUERTE EN LA PRESA Y RESPUESTA FUNCIONAL
RAZÓN-DEPENDIENTE

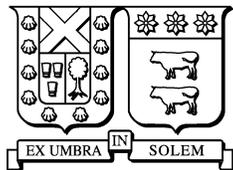
TESIS DE GRADO PRESENTADA POR
EDGARDO ENRIQUE VILLAR SEPÚLVEDA
PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE
MAGISTER EN CIENCIAS MENCIÓN MATEMÁTICA

PROFESOR GUÍA
PABLO AGUIRRE OLEA
PROFESOR DEL DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA
DE LA UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA
VALPARAÍSO, CHILE

CODIRECTOR DE TESIS
VÍCTOR BREÑA MEDINA
PROFESOR DEL DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE MATEMÁTICAS
DEL INSTITUTO TECNOLÓGICO AUTÓNOMO DE MÉXICO
CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

NOVIEMBRE, 2019

UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA
VALPARAÍSO - CHILE



DIFUSIÓN ESPACIAL EN UN MODELO DE PREDADOR-PRESA CON
EFECTO ALLEE FUERTE EN LA PRESA Y RESPUESTA FUNCIONAL
RAZÓN-DEPENDIENTE

TESIS DE GRADO PRESENTADA POR
EDGARDO ENRIQUE VILLAR SEPÚLVEDA
COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE
MAGISTER EN CIENCIAS MENCIÓN MATEMÁTICA

PROFESOR GUÍA
PABLO AGUIRRE OLEA
UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA, VALPARAÍSO, CHILE

CODIRECTOR DE TESIS
VÍCTOR BREÑA MEDINA
INSTITUTO TECNOLÓGICO AUTÓNOMO DE MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

EXAMINADORES
JOSÉ MUJICA TORRES
UNIVERSIDAD TÉCNICA FEDERICO SANTA MARÍA, VALPARAÍSO, CHILE
EDUARDO GONZÁLEZ-OLIVARES
INSTITUTO DE FILOSOFÍA Y CIENCIAS DE LA COMPLEJIDAD, SANTIAGO, CHILE

NOVIEMBRE, 2019

MATERIAL DE REFERENCIA, SU USO NO INVOLUCRA RESPONSABILIDAD DEL AUTOR O DE LA INSTITUCIÓN.

Agradecimientos

Este trabajo se lo debo a muchas personas que me han apoyado en el camino recorrido hasta aquí. En particular, deseo agradecer a mi profesor guía, Pablo Aguirre, quien me guió en la realización de esta tarea, y me indicó las referencias adecuadas para dominar de buena manera el tema tratado. También deseo agradecer a mi codirector de tesis, Victor Breña, quien me ayudó a generar herramientas que me permitieron realizar estudios relevantes para esta tesis. Además, deseo agradecer al proyecto Fondecyt 11150306, al proyecto UTFSM PI_LI_19_06 y al Programa de Incentivo a la Iniciación Científica (PIIC) USM, por ayudarme con el financiamiento de la realización del presente trabajo.

Por otro lado, deseo agradecer infinitamente a mi madre, Ximena Sepúlveda; a mi hermano, Bastián Jiménez; y a mi hermana, Karin Villar; por su apoyo incondicional en todos mis años de carrera y, en particular, en el tiempo que se extendió la realización de este trabajo. A todos ellos les doy gracias de corazón, ya que han sido un pilar fundamental en mi vida y una gran parte de este trabajo se lo debo a ellos.

Por último, pero no menos importante, agradezco a todos mis familiares y amigos que me dieron su apoyo a lo largo de todos mis años de carrera de distintas formas, ya sea rezando por mi, entregando palabras de apoyo o, simplemente, estando a mi lado para intercambiar palabras de una forma agradable y cordial.

Esta tesis se la dedico a tres personas que han sido muy importantes para mí, a lo largo de toda mi vida: mi madre, Ximena Sepúlveda; mi hermano, Bastián Jiménez; y mi hermana, Karín Villar. Mi madre y mi hermana me entregaron las bases para enfrentar la vida con metas y objetivos claros; y mi hermano es mi gran compañero, que ha llenado mi corazón.

Resumen

La relación dinámica entre los depredadores y sus presas es uno de los temas principales dentro de la ecología. Solo observar la base de los modelos depredador-presa presentada por Lotka y Volterra puede llevar a pensar que la dinámica de este tipo de modelos es simple. Sin embargo, los modelos en la actualidad han mostrado tener distintas complicaciones que les dan riqueza y realismo, mientras se nutren de una complejidad muy desafiante.

El objetivo de este trabajo es analizar la ecuación de reacción-difusión que surge al agregarle términos de difusión espacial a un modelo de tipo depredador-presa previamente estudiado. Para el análisis del modelo, se estudian en particular dos tipos de soluciones: ondas viajeras y soluciones estacionarias. Para estudiar las soluciones de tipo onda viajera, se realiza un análisis de bifurcación a puntos de equilibrio del sistema asociado, y se realiza un estudio y aproximación de las variedades estable e inestable asociadas a dichos equilibrios. Por otro lado, para el análisis de las soluciones estacionarias se utilizan dos enfoques: se estudian los cambios de una solución estacionaria al variar distintos parámetros del sistema, y se buscan patrones de inestabilidad de Turing, al analizar las condiciones que conllevan su existencia. Además, se realiza un análisis de la región de parámetros en la que se dan estos patrones.

Este trabajo cuenta con una gran cantidad de material obtenido numéricamente, con el fin de visualizar los objetos de interés. Para realizar los análisis de tipo numérico se hace un alto uso del software AUTO, y los resultados obtenidos son justificados con la teoría de sistemas dinámicos y ecuaciones diferenciales. En particular, se realiza un análisis teórico, numérico y visual de la interacción de las variedades invariantes de un punto de equilibrio en vecindades de una bifurcación homoclínica foco-foco, el cual nunca se ha hecho previamente.

El análisis realizado al sistema de ondas viajeras nos indica que existen, en particular, tres tipos de ondas viajeras en el modelo: frentes de onda, que conectan dos estados estacionarios distintos de especies en los que puede o no existir coexistencia de ellas; pulsos de onda, que conectan un estado estacionario consigo mismo en el largo plazo, en que se tiene coexistencia de especies; y trenes de onda, que oscilan infinitamente en el espacio a medida que avanza el tiempo, sin que se tenga la extinción de especies con el paso del tiempo.

Por otro lado, el análisis de soluciones estacionarias nos indica que existen patrones heterogéneos de poblaciones en el espacio, que no varían con el tiempo. Esto nos permite, en particular, conocer las distribuciones espaciales que es posible obtener al variar los distintos parámetros del sistema. Además, el estudio de los patrones de inestabilidad de Turing permite concluir que, si ambas poblaciones poseen bajas tasas de difusión, es posible que estas se distribuyan heterogéneamente, formando patrones periódicos en el espacio.

Keywords: Ondas viajeras; bifurcaciones; variedades invariantes; soluciones estacionarias; patrones de inestabilidad de Turing.

Abstract

The dynamic relationship between predators and their prey is one of the main topics in ecology. Just observing the base of the predator-prey models presented by Lotka and Volterra can lead to think that the dynamics of this kind of models is simple. Nevertheless, models today have shown to have different complications that give them richness and realism, while they nourish in a very challenging complexity.

The objective of this work is to analyze the reaction-diffusion equation that arise when we add spatial diffusion terms to a previously studied predator-prey model. For the analysis of the model, we study two particular kind of solutions: traveling waves and stationary solutions. To study solutions of traveling wave type, we make a bifurcation analysis to equilibrium points of the associated system, and we make a study and approximation of the stable and unstable manifolds of those equilibria. On the other hand, for the analysis of stationary solutions we use two approaches: we study the changes of a stationary solution when different parameters of the model are changed, and we look for Turing instability patterns, analyzing the conditions that carry their existence. Furthermore, we make an analysis of the parameter region in which these patterns are possible.

This work counts with a large amount of material obtained numerically, in order to visualize interesting objects. To make the numerical analysis we make a high use of the software AUTO, and the obtained results are justified with dynamical systems theory and differential equations. In particular, we make a theoretical, numeric and visual analysis of the interaction of the invariant manifolds of an equilibrium point in a neighbourhood of a homoclinic focus-focus Shilnikov bifurcation, which has never been done previously.

The analysis made to the system of traveling waves tells us that there exist, in particular, three kind of traveling waves in the model: wave fronts, that connect two different stationary states of species in which there may or may not exist coexistence of species; wave pulses, that connect a stationary state with itself in the long time, in which there exist coexistence of species; and wave trains, that oscillate infinitely in the space, as time progresses, without having species extinction with time progression.

On the other hand, the analysis of stationary solutions tells us that there exist spatial heterogeneous population patterns, that do not change with time. This allows us, in particular, to know the spatial distributions that can be obtained by varying the different system parameters. Furthermore, the study of the Turing instability patterns allows us to conclude that, if both populations have low diffusion rates, it is possible that they distribute heterogeneously, making periodic patterns in space.

Keywords: Traveling waves; bifurcations; invariant manifolds; stationary solutions; Turing instability patterns.

Índice general

Agradecimientos	I
Resumen	III
Abstract	IV
1. Introducción	1
1.1. Punto de partida: Modelo inicial	4
1.2. Extensión espacial al modelo	5
2. Marco teórico	7
2.1. Variedades invariantes y cuencas de atracción	7
2.1.1. Bifurcaciones y Caos	8
2.1.1.1. Aplicación de retorno de Poincaré y dinámica discreta	10
2.1.1.2. Caos homoclínico de Shilnikov	11
2.1.2. Análisis numérico: bifurcaciones y cálculo de variedades invariantes	12
2.1.2.1. Cálculo de variedades bidimensionales como una familia de segmentos de órbita	14
2.1.2.2. Tolerancias	16
2.2. Dinámica en ecuaciones de reacción-difusión	16
2.2.1. Patrones de inestabilidad de Turing	19
2.2.2. Integración numérica de ecuaciones de reacción-difusión	23
2.2.3. Estabilidad de soluciones estacionarias	26
3. Análisis de ondas viajeras	29
3.1. Puntos de equilibrio y su estabilidad	30
3.2. Planos invariantes	34
3.2.1. Análisis en Π_1	34
3.2.2. Análisis en Π_2	37
3.3. Análisis de bifurcación	41
3.3.1. Estudio de ciclos límite	47
3.3.2. Cambio en la velocidad de propagación de ondas viajeras	50
3.3.3. Conexiones heteroclínicas	54
3.3.4. Variedades invariantes cerca de la bifurcación homoclínica foco-foco	59
4. Análisis de soluciones estacionarias	68
4.1. Patrones de inestabilidad de Turing	78

Conclusiones y proyecciones	89
Anexos	98
Anexo A. Código de integración de sistemas de reacción-difusión y estabilidad de soluciones	99

Capítulo 1

Introducción

Uno de los objetivos principales de la ecología es entender las interacciones de organismos individuales con los de su misma especie, con su entorno y cómo se distribuyen las poblaciones al formar comunidades. Los modelos de tipo depredador-presa han sido parte de los temas dominantes en la ecología desde los principios de esta disciplina [1, 2].

A partir del primer modelo depredador-presa propuesto por Vito Volterra en 1927 [3], descrito por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias, se sucedieron distintas propuestas para enfrentar y resolver las diversas objeciones que se le formularon a dicho modelo [4, 5]. Desde ese entonces, los modelos del tipo depredador-presa han sido continuamente estudiados por matemáticos y biólogos gracias a su adecuada generalización del escenario práctico y ser una guía esencial en las poblaciones biológicas al entregar condiciones para que las especies coexistan y no estén condenadas a la extinción [1, 2]. En estos modelos la respuesta funcional del depredador a la densidad de presa hace referencia al cambio en la densidad de presa atacada por unidad de tiempo por depredador [6]. Un modelo genérico con este tipo de respuesta funcional tiene la forma:

$$\begin{cases} \dot{x} = xf(x) - yp(x, y) =: g_1(x, y), \\ \dot{y} = cyq(x, y) - dy =: g_2(x, y), \end{cases} \quad (1.1)$$

donde $x = x(t)$, $y = y(t)$ son funciones que representan densidades de población de presas y depredadores, respectivamente para $t \geq 0$, y $p(x, y)$ es una función que representa la respuesta funcional del depredador a la densidad de población de la presa, que puede depender solo de presas o de ambas poblaciones. Se puede notar que, en este tipo de modelos, si $g_1(x, y) < 0$ (resp. $g_2(x, y) < 0$), entonces la densidad de población de presas (resp. depredadores) disminuye, mientras que si $g_1(x, y) > 0$ (resp. $g_2(x, y) > 0$), entonces la densidad de población de presas (resp. depredadores) aumenta a medida que avanza el tiempo [7]. En particular, cuando $p(x, y) = p(x)$ y $q(x, y) = q(x)$, se dice que el modelo (1.1) es de tipo Gause [8], y algunos ejemplos de funciones $p(x, y) = p(x)$ utilizadas en este tipo de modelos

fueron propuestas por Holling y Watt [9, 10, 11]:

$$p(x) = \begin{cases} Ax, & \text{si } x < b, \\ Ab, & \text{si } x \geq b, \end{cases} \quad (1.2)$$

$$p(x) = \frac{Ax}{x + B}, \quad (1.3)$$

$$p(x) = \frac{Ax^2}{x^2 + B^2}, \quad (1.4)$$

$$p(x) = A(1 - e^{-ax}), \quad (1.5)$$

donde (1.2), (1.3) y (1.4) son conocidas como respuestas funcionales del tipo Holling I, II, III, respectivamente, y (1.5) es la respuesta funcional propuesta por Watt. Para más detalles, ver [1, 9, 10, 11, 12].

Sin embargo, en los modelos con respuesta funcional del depredador a la densidad de presa se ha visto que se presentan 2 paradojas [13, 14, 15, 16]:

- **Paradoja del enriquecimiento:** de acuerdo a la teoría de los modelos depredador-presa del tipo Gause, enriquecer el ecosistema causará un aumento en la densidad del equilibrio de depredadores pero no de presas, desestabilizando el equilibrio de las comunidades [13, 14].
- **Paradoja del control biológico:** de acuerdo a la teoría clásica de modelos depredador-presa, no puede existir un equilibrio estable de baja densidad de presas [15, 16].

Una solución a estas paradojas, que presenta resultados más cercanos a la realidad [14], viene dada por los modelos de tipo depredador-presa con respuesta funcional razón-dependiente que han sido elegidos por ecologistas animales por ser más adecuados para estudiar este tipo de interacciones cuando la depredación considera un proceso de búsqueda [14, 17, 18]. Un modelo genérico que posee una respuesta funcional razón-dependiente tiene la forma:

$$\begin{cases} \dot{x} = xf(x) - yp\left(\frac{x}{y}\right), \\ \dot{y} = cyq\left(\frac{x}{y}\right) - dy, \end{cases} \quad (1.6)$$

donde las variables $x = x(t)$, $y = y(t)$ tienen la misma interpretación biológica mencionada anteriormente, solo que en (1.6), la función $p = p(x/y)$ ya no depende solo de la densidad de presas x como en (1.1), sino de la razón entre las densidades de población de presas y depredadores x/y . Algunos ejemplos de funciones $p(x/y)$ utilizadas en este tipo de modelos vienen dadas por las mismas funciones $p(x)$ presentadas en (1.2), (1.3), (1.4) y (1.5) evaluadas en x/y [19], es decir:

$$p\left(\frac{x}{y}\right) = \begin{cases} A\frac{x}{y}, & \text{si } \frac{x}{y} < b, \\ Ab, & \text{si } \frac{x}{y} \geq b, \end{cases}$$

$$p\left(\frac{x}{y}\right) = \frac{Ax}{x + By},$$

$$p\left(\frac{x}{y}\right) = \frac{Ax^2}{x^2 + B^2y^2},$$

$$p\left(\frac{x}{y}\right) = A(1 - e^{-ax/y}),$$

respectivamente. Por otro lado, también existen respuestas funcionales que dependen de ambas poblaciones y que no dependan únicamente de su razón, como las respuestas funcionales de Beddington-DeAngelis, Crowley-Martin y Hassell-Varley [20, 21, 22].

Una ventaja de la familia de modelos (1.6) por sobre los modelos de tipo Gause, es que los primeros no presentan la paradoja del enriquecimiento ni la paradoja del control biológico sino, por el contrario, producen dinámicas más realistas desde un punto de vista biológico, sustentadas en evidencias empíricas [16, 19, 23]. No obstante, el modelo (1.6) presenta una dificultad respecto al sistema (1.1), al no encontrarse definido en el origen $(x, y) = (0, 0)$. Para lidiar con este problema, una técnica usual es realizar extensiones cualitativamente equivalentes a (1.6), que están bien definidas en el origen [24, 25, 26, 27]. A pesar de esta dificultad que presenta el modelo (1.6), la respuesta funcional razón-dependiente ha mostrado enriquecer la dinámica en la frontera del dominio de definición de las variables, pues pueden existir varios tipos de estructuras topológicas en vecindades del origen incluyendo órbitas parabólicas, órbitas elípticas, órbitas hiperbólicas y cualquier combinación de ellas [28]. Estas estructuras tienen grandes implicancias en el comportamiento del modelo, pues nos indican la existencia de órbitas que abandonan (o tienden) al origen en el largo plazo, órbitas que abandonan el origen y vuelven posteriormente a él a largo plazo, u órbitas que no tienden al origen en el largo plazo, respectivamente. Estas conexiones son relevantes pues el origen tiene la interpretación de ser el punto en que todas las especies en estudio están extintas, por lo que las órbitas que pueden existir en vecindades de este punto se hacen muy relevantes en un estudio de dinámica de poblaciones [1, 14, 29].

Por otro lado, los individuos de muchas especies usan estrategias de cooperación y agregación para cazar o engañar a los depredadores, se alimentan juntos, se unen para resistir a condiciones ambientales desfavorables, o se deben reproducir sexualmente. Una baja densidad de población de cierta especie produce que cada individuo pueda aprovechar una mayor cantidad de recursos, pero a veces este beneficio no es tan grande como las pérdidas que conlleva su baja densidad de población. Este fenómeno se conoce como *efecto Allee*, el cual se caracteriza por una correlación entre la densidad de población y su tasa de crecimiento, cuando dicha densidad es baja. Las evidencias muestran que su estudio puede tener un gran impacto en la dinámica de poblaciones de muchas especies de plantas y animales [30]. Una población puede pasar por dos tipos principales de efecto Allee:

- **Efecto Allee fuerte:** se presenta un umbral conocido como *umbral Allee* tal que bajo este umbral, el crecimiento de la densidad de población se vuelve negativo, por lo que dicha población se hace propensa a la extinción [30].
- **Efecto Allee débil:** describe un escenario en que las poblaciones en bajos niveles muestran una tasa de crecimiento per cápita reducida no-negativa [30].

En modelos de tipo depredador-presa, la depredación puede inducir un fenómeno de *efecto Allee por depredación* [31, 32] pues las presas pueden tener dificultades defendiéndose, ocultándose o tomando medidas anti-depredación cuando su densidad de población es muy baja [33, 34].

El entendimiento del *efecto Allee* es muy relevante para la administración y conservación ecológica porque está altamente relacionado con la extinción de poblaciones [35]. Diversos estudios se han realizado al respecto, como se puede comprobar en [24, 35, 36, 37]. En distintos modelos se ha comprobado que el efecto Allee incrementa el riesgo de extinción de poblaciones al aumentar el *umbral Allee* [35]. Además se ha encontrado que este umbral cumple el rol de ser una frontera en la cuenca de atracción de un equilibrio positivo [24], un ciclo límite o una órbita homoclínica [36].

En general, en cuanto a los problemas matemáticos que se abordan en los modelos de la forma (1.6) se encuentra, en primer lugar, la verificación de su buen planteamiento, es decir, que sus soluciones con

condiciones iniciales positivas sean acotadas y positivas para todo $t \geq 0$. Además, en estos modelos se analiza el efecto, tanto local como global, que producen los fenómenos en estudio: (des)aparición de puntos de equilibrio, cambios en su estabilidad, cambio en las cuencas de atracción, (des)aparición de ciclos límite, etc., realizando análisis de bifurcaciones tanto analíticos como numéricos [14, 24, 29, 36, 38].

1.1. Punto de partida: Modelo inicial

Para introducir el modelo de estudio del presente trabajo, consideramos como punto de partida el modelo depredador-presa de tipo Gause con efecto Allee fuerte en la presa y respuesta funcional razón-dependiente estudiado en [24]:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{M} - 1\right) - \frac{aNP}{P + ahN}; \\ \frac{dP}{dt} = e \frac{aNP}{P + ahN} - qP; \end{cases} \quad (1.7)$$

donde $N = N(t)$ y $P = P(t)$, son funciones del tiempo que representan los tamaños de población de presas y depredadores, respectivamente, siempre que $P + ahN \neq 0$. Además, todos los parámetros del sistema son positivos y r es la tasa natural de crecimiento intrínseco de las presas; K es la capacidad de carga de la presa; q es la tasa de mortalidad natural del depredador; e es la tasa de conversión del alimento por parte del depredador; h es el tiempo que demora el depredador en manipular su alimento; a es la tasa máxima de consumo per cápita de depredadores; y M es el *umbral Allee* de la población de presas en ausencia de depredadores. En particular, dado que el parámetro M tiene una interpretación como umbral de extinción para las presas en ausencia de depredadores, entonces se considera que $0 < M \ll K$ pues, de ese modo, si el tamaño de población de presas cumple $0 < N < M$, entonces se tendrá que $dN/dt < 0$, lo que implicará que la población de presas tenderá inevitablemente a la extinción con el paso del tiempo.

Algunas de las hipótesis impuestas sobre el sistema (1.7) son:

- Las variables y los parámetros son deterministas.
- Las edades y el sexo de los individuos de cada especie no influye en la dinámica de su densidad de población.
- Los cambios en los tamaños poblacionales se deben únicamente a nacimiento y muerte de especies, no existiendo migración de especies.
- Las distribuciones de presas y depredadores en el espacio son homogéneas.
- En ausencia de presas, los depredadores están condenados a la extinción.
- En ausencia de depredadores, las presas tienen un umbral Allee M tal que si su tamaño de población está debajo de dicho umbral, entonces están condenadas a la extinción. Además, en ausencia de depredadores, las presas tienen un nivel máximo K tal que su tamaño de población será decreciente si está por encima de dicho nivel.
- El consumo de presas por parte de depredadores sigue una respuesta funcional razón dependiente del tipo Holling II. Así, el sistema (1.7) es de la forma (1.6).

El análisis original del modelo (1.7) en [24] consiste en el siguiente estudio: En primer lugar, se realizan una adimensionalización de variables dependientes y un reescalamiento temporal, que preserva

la orientación del tiempo, dados respectivamente por:

$$(u, v, \tau) = \left(\frac{N}{K}, \frac{P}{ahK}, \frac{rK}{M}t \right),$$

además de una reparametrización dada por:

$$(\alpha, \beta, \gamma, m) = \left(\frac{aM}{rK}, \frac{eM}{rhK}, \frac{qM}{rK}, \frac{M}{K} \right).$$

Así, un sistema topológicamente equivalente [7] a (1.7), viene dado por:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u)(u-m) - \alpha \frac{uv}{u+v}, \\ \frac{dv}{d\tau} = \beta \frac{uv}{u+v} - \gamma v. \end{cases} \quad (1.8)$$

Por último, dado que este sistema está bien definido en el primer cuadrante excepto en el origen, que representa la extinción de especies, se realiza una extensión del mismo, mediante el reescalamiento temporal:

$$t := \frac{\tau}{u+v}, \quad u+v > 0,$$

obteniendo el sistema

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(u-m)(1-u)(u+v) - \alpha uv, \\ \frac{dv}{dt} = \beta uv - \gamma v(u+v), \end{cases} \quad (1.9)$$

donde $u = u(t), v = v(t)$ representan los tamaños reescalados de población de presas y depredadores, respectivamente.

En [24] se analiza el sistema (1.9), que representa una extensión \mathcal{C}^∞ -equivalente a (1.8), con los valores de parámetros mostrados en la tabla 1.1: se explican las consecuencias de la (des)aparición de ciclos límite, órbitas homoclínicas, y conexiones heteroclínicas en el plano de fase cerca de una bifurcación de Bogdanov-Takens. En particular se explica que el *umbral Allee* en el sistema bidimensional está dado como la frontera de la cuenca de atracción de un equilibrio atractor positivo, y se dan condiciones para la extinción o supervivencia de las especies.

Tabla 1.1: Valores de parámetros extraídos de [24].

Parámetro	Valor
α	0.24
β	0.19
γ	0.01

1.2. Extensión espacial al modelo

Por otro lado, la componente espacial de las interacciones ecológicas ha sido identificada como un factor importante en el comportamiento de las comunidades ecológicas [1, 39, 40]. Recientes estudios han considerado distintos fenómenos espaciales en la dinámica de poblaciones como la propagación

espacial y la migración, obteniendo diversos resultados que presentan la importancia de su estudio, al encontrar soluciones de tipo onda viajera [41, 42, 43], las cuales viajan en el espacio preservando su forma y presentan de manera adecuada el movimiento espacial de poblaciones en forma de “oleadas” [1]. Últimamente se ha tenido evidencia empírica de ondas viajeras de tipo periódica que se comportan como ciclos de múltiples años de duración [41].

Relajamos entonces la hipótesis de (1.7) que hace referencia a la distribución espacial homogénea de depredadores y presas, por lo que agregamos términos de difusión espacial a (1.9). Utilizando la notación usual para las derivadas parciales: $u_t = \partial u / \partial t$, $u_{xx} = \partial^2 u / \partial x^2$, se obtiene la extensión de (1.9) dada por:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} + u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv; \\ v_t = D_2 v_{xx} + \beta uv - \gamma v(u + v); \end{cases} \quad (1.10)$$

donde $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}$ y $D_1, D_2 > 0$ son tasas de difusión espacial, que representan la eficiencia de la dispersión de poblaciones de presas y depredadores, respectivamente, desde altas a bajas densidades [1]. El principal objeto de estudio de este trabajo es el modelo (1.10), que es un ejemplo de un sistema de *reacción-difusión*. Es relevante el estudio de este tipo de sistemas pues estos aparecen de manera natural en estudios de dinámica de poblaciones y dispersión espacial de genes sobre un cierto dominio [1, 40, 44].

En el análisis del modelo (1.10), se plantean los siguientes objetivos:

- Estudiar las soluciones de tipo onda viajera de (1.10), que corresponden a soluciones que viajan, tanto en tiempo como en espacio, con una misma forma [1, 40]. En particular, se desea analizar *frentes de onda*, *pulsos de onda* y *trenes de onda* de (1.10), que han sido objeto de diversos estudios [45, 46, 47, 48].
- Analizar la estabilidad de las principales ondas viajeras encontradas [41, 42, 43, 49].
- Analizar patrones heterogéneos de poblaciones en el espacio, mediante el estudio de soluciones estacionarias y patrones de inestabilidad de Turing [39, 44, 50, 51, 52].
- Realizar un análisis de bifurcación de los puntos de equilibrio del modelo, para obtener un análisis completo de su estabilidad y encontrar condiciones que aseguren la coexistencia de especies en el largo plazo.

Para cumplir los objetivos planteados se utilizarán herramientas teóricas de sistemas dinámicos y ecuaciones diferenciales, junto a herramientas de continuación numérica y análisis de bifurcación disponibles, por ejemplo, en el software AUTO, que tiene incluidos eficientes métodos de continuación numérica y análisis de bifurcaciones en sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias [53].

El presente trabajo está ordenado como sigue: en el capítulo 2 se presenta un resumen de definiciones y resultados teóricos que permitieron la realización del presente trabajo; en el capítulo 3 se estudian soluciones de tipo onda viajera de (1.10) bajo la hipótesis de que $x \in \mathbb{R}$, es decir, el dominio espacial no es acotado; y en el capítulo 4 se estudian soluciones estacionarias y la existencia de patrones de inestabilidad de Turing de (1.10), considerando que la variable espacial está acotada en un intervalo $[0, L]$. Posterior a esto se darán las conclusiones obtenidas del trabajo realizado y se expondrán las preguntas que han quedado abiertas acerca del estudio del modelo.

Capítulo 2

Marco teórico

En el presente trabajo se estudiarán sistemas que toman la forma general:

$$\dot{\mathbf{u}} = F(\mathbf{u}; \mu), \quad (2.1)$$

donde $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n$ es un vector que contiene las variables de estado, $\mu \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros, $F : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una aplicación suave y $\dot{\mathbf{u}} = d\mathbf{u}/dt$. El campo vectorial (2.1) induce un **flujo** φ^t en \mathbb{R}^n que determina la dinámica del sistema. Se dice que \mathbf{p} es un punto de equilibrio de (2.1) si $F(\mathbf{p}, \mu) = 0$. Además, se dice que el punto de equilibrio \mathbf{p} es hiperbólico si la matriz jacobiana $D_u F(\mathbf{p}; \mu)$ tiene todos sus valores propios fuera del eje imaginario. Se asumirá que (2.1) tiene un punto de equilibrio hiperbólico \mathbf{p} de tipo silla, tal que $D_u F(\mathbf{p}; \mu)$ tiene $n_u > 0$ valores propios inestables $\lambda_1^u, \dots, \lambda_{n_u}^u$ con $Re(\lambda_j^u) > 0, \forall j = 1, \dots, n_u$; y n_s valores propios estables $\lambda_1^s, \dots, \lambda_{n_s}^s$ con $Re(\lambda_i^s) < 0, \forall i = 1, \dots, n_s$. A menudo, con el fin de ahorrar notación, estos valores propios serán llamados los valores propios inestables (resp. estables) de \mathbf{p} . Como \mathbf{p} es hiperbólico, entonces se tiene que $n_u + n_s = n$ y por el teorema de Hartman-Grobman se tiene que, en vecindades de \mathbf{p} , el sistema (2.1) es topológicamente equivalente a $\dot{\mathbf{u}} = D_u F(\mathbf{u}; \mu)\mathbf{u}$ en vecindades del origen, lo cual permite conocer el comportamiento local de las soluciones cerca de \mathbf{p} solo analizando los valores propios de su linealización [54]. Se denotará por $E^u(\mathbf{p})$ (resp. $E^s(\mathbf{p})$) al espacio propio generalizado asociado a los n_u (resp. n_s) valores propios inestables (resp. estables).

2.1. Variedades invariantes y cuencas de atracción

Dado que \mathbf{p} es hiperbólico, el teorema de la variedad estable [7, 54] asegura la existencia de las *variedades estable e inestable locales de \mathbf{p}* de dimensiones n_s y n_u , respectivamente, definidas como

$$W_{\text{loc}}^s(\mathbf{p}) = \{\mathbf{u} \in U : \varphi^t(\mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{p} \text{ cuando } t \rightarrow \infty, \text{ y } \varphi^t(\mathbf{u}) \in U \forall t \geq 0\},$$
$$W_{\text{loc}}^u(\mathbf{p}) = \{\mathbf{u} \in U : \varphi^t(\mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{p} \text{ cuando } t \rightarrow -\infty, \text{ y } \varphi^t(\mathbf{u}) \in U \forall t \leq 0\},$$

donde $U \subset \mathbb{R}^n$ es una vecindad de \mathbf{p} . Las extensiones de $W_{\text{loc}}^s(\mathbf{p})$ y $W_{\text{loc}}^u(\mathbf{p})$, por medio de φ^t , a lo largo de trayectorias fuera de U sobre el resto del espacio de fase n -dimensional entregan las *variedades estable e inestable globales* definidas, respectivamente, como

$$W^s(\mathbf{p}) = \{\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n : \varphi^t(\mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{p} \text{ cuando } t \rightarrow \infty\},$$
$$W^u(\mathbf{p}) = \{\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n : \varphi^t(\mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{p} \text{ cuando } t \rightarrow -\infty\}.$$

Así la variedad estable (resp. inestable) está formada por los puntos que evolucionan hacia \mathbf{p} a medida que el tiempo avanza hacia adelante (resp. hacia atrás). Los conjuntos $W^s(\mathbf{p})$ y $W^u(\mathbf{p})$ son variedades inmersas [55] tan suaves como F y tangentes en \mathbf{p} a los espacios propios $E^s(\mathbf{p})$ y $E^u(\mathbf{p})$, respectivamente. Además, cada una de estas variedades invariantes es única [7, 54].

El campo vectorial F puede tener *conjuntos atractores*. Cualquier punto en la *cuenca de atracción* $\mathcal{B}(\mathcal{A})$ de un conjunto atractor \mathcal{A} converge a \mathcal{A} en el largo plazo. Formalmente:

$$\mathcal{B}(\mathcal{A}) = \bigcup_{t \leq 0} \varphi^t(U),$$

donde $U \subset \mathbb{R}^n$ es cualquier vecindad abierta de \mathcal{A} tal que $\varphi^t(U) \subset U, \forall t \geq 0$ (U es invariante) y $\bigcap_{t > 0} \varphi^t(U) = \mathcal{A}$ (los puntos de U convergen por el flujo hacia \mathcal{A}).

Las cuencas de atracción de atractores diferentes en el espacio de fase n -dimensional de (2.1) son regiones disjuntas y genéricamente están separadas por variedades estables $(n - 1)$ -dimensionales de objetos tipo silla, que actúan como *separatrices* [7].

2.1.1. Bifurcaciones y Caos

Si se varía el vector de parámetros $\mu = (\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_m)$ de tal manera que el sistema (2.1) exhiba un repentino cambio cualitativo en su retrato de fase en cierto valor de parámetro $\mu = \mu^* \in \mathbb{R}^m$, entonces se habla de que (2.1) ha pasado por una *bifurcación*, y uno se refiere a μ^* como un *punto de bifurcación* en el espacio de parámetros. En una bifurcación, el sistema (2.1) se vuelve estructuralmente inestable [54]. Bajo ciertas condiciones de genericidad y transversalidad, una bifurcación es de *codimensión uno* [7], implicando que ocurre en un valor aislado $\mu_1 = \mu_1^*$, cuando un único parámetro varía y μ_2, \dots, μ_m permanecen fijos.

Una bifurcación puede ser local, si afecta la estabilidad local de un punto de equilibrio; o global, si afecta a una región más grande del espacio de fase. Los tipos de bifurcaciones locales de codimensión 1 más comunes ocurren cuando uno de los valores propios de un equilibrio pasa por el eje imaginario (haciendo que el punto de equilibrio se vuelva no-hiperbólico) al perturbar un solo parámetro μ_1 . Cuando el equilibrio \mathbf{p} es no-hiperbólico y posee $n_c < n$ valores propios con parte real nula, se genera un espacio vectorial $E^c(\mathbf{p})$ asociado a los n_c valores propios con parte real nula. El teorema de la variedad central afirma que existe una variedad invariante $W_{\text{loc}}^c(\mathbf{p})$ de dimensión n_c , definida en una vecindad de \mathbf{p} , que es tangente a $E^c(\mathbf{p})$ en \mathbf{p} . Cuando el equilibrio \mathbf{p} es no-hiperbólico, el análisis del sistema sobre esta variedad permite saber lo que ocurre en una vecindad de \mathbf{p} [7]. Algunos ejemplos de bifurcaciones locales de codimensión uno son la bifurcación *Silla-Nodo* o *Fold*, en que dos puntos de equilibrio hiperbólicos distintos colapsan cuando uno de sus valores propios se anula, y desaparecen al variar el parámetro de bifurcación; la bifurcación *transcrítica*, en que dos puntos de equilibrio hiperbólicos distintos colapsan cuando solo uno de sus valores propios se anula para cambiar de signo, pero ninguno de ellos desaparece al mover el parámetro de bifurcación; la bifurcación *pitchfork*, en que tres equilibrios distintos colapsan cuando uno de sus valores propios se anula, y solo persiste uno de ellos al mover el parámetro de bifurcación. Esta bifurcación se dice *supercrítica* si el valor propio (que se anula en la bifurcación) del equilibrio que persiste es positivo cuando coexisten los 3 equilibrios y se dice *subcrítica* si dicho valor propio es negativo cuando coexisten los tres equilibrios; Un último ejemplo de bifurcación local de codimensión 1 es la bifurcación de *Hopf*, en que, genéricamente, un par de valores propios complejos conjugados de un equilibrio \mathbf{p} del sistema, pasan por el eje imaginario y se bifurca un ciclo límite a partir de dicho punto [7, 54, 56]. Cabe destacar que la bifurcación de Hopf puede ocurrir en sistemas de

dimensión dos de la forma

$$\begin{cases} \dot{u} = \tilde{f}(u, v; \mu), \\ \dot{v} = \tilde{g}(u, v; \mu), \end{cases} \quad (2.2)$$

que es un sistema del tipo (2.1), con $\mathbf{u} = (u, v)^T$ y $F(\mathbf{u}; \mu) = (\tilde{f}(u, v; \mu), \tilde{g}(u, v; \mu))^T$. Cuando un equilibrio \mathbf{p} de (2.2) pasa por una bifurcación de Hopf al considerar $\mu = \mu^*$, en que \mathbf{p} tiene valores propios $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$, entonces existe un cambio de variables y parámetros [7, 54] que definen una equivalencia topológica entre (2.2), en una vecindad de \mathbf{p} ; y el sistema dado por

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(u, v; \mu) \\ g(u, v; \mu) \end{pmatrix}, \quad (2.3)$$

en una vecindad de $(0, 0)$, para μ lo suficientemente cercano a μ^* , donde $f(0, 0; \mu^*) = g(0, 0; \mu^*) = f_u(0, 0; \mu^*) = f_v(0, 0; \mu^*) = g_u(0, 0; \mu^*) = g_v(0, 0; \mu^*) = 0$. En el sistema (2.3), se define la *primera cantidad de Lyapunov* [54] por

$$l_1 := \frac{1}{16} [f_{uuu} + f_{vvv} + g_{uvv} + g_{vvv}] + \frac{1}{16\omega} [f_{uv}(f_{uu} + f_{vv}) - g_{uv}(g_{uu} + g_{vv}) - f_{uu}g_{uu} + f_{vv}g_{vv}],$$

donde todas las derivadas parciales se encuentran evaluadas en $(0, 0; \mu^*)$. Si $l_1 \neq 0$, entonces la bifurcación de Hopf es genérica de codimensión uno y, si $l_1 > 0$ (resp. $l_1 < 0$), entonces la bifurcación se dice *subcrítica* (resp. *supercrítica*) y el ciclo límite que se bifurca a partir de \mathbf{p} es inestable (resp. estable). Por otro lado, si $l_1 = 0$, entonces la bifurcación de Hopf es llamada bifurcación de *Hopf generalizada* y es de codimensión dos, es decir, se requiere mover dos parámetros para que esta ocurra. Genéricamente, cuando aparece un punto de bifurcación de Hopf generalizada en un diagrama de bifurcación, entonces en este punto ocurre un colapso entre una curva de bifurcación de Hopf supercrítica, en que surge un ciclo estable; una curva de bifurcación de Hopf subcrítica, en que surge un ciclo inestable; y una bifurcación Fold de ciclos, en la cual estos ciclos colapsan y desaparecen, al mover los parámetros de bifurcación. En el caso de que un sistema tenga más de dos dimensiones, la cantidad de Lyapunov se puede definir en forma análoga restringiendo el sistema a una variedad central asociada, que será de dimensión dos. Otro ejemplo de una bifurcación de codimensión dos se da cuando un punto de equilibrio \mathbf{p} de (2.1) tiene un único valor propio que se hace nulo al momento en que dos valores propios complejos conjugados pasan por el eje imaginario. Esta bifurcación se denomina *Zero-Hopf* o *Fold-Hopf* y genéricamente, cuando aparece un punto de bifurcación Zero-Hopf en un diagrama de bifurcación, entonces en este punto ocurre un colapso entre una curva de bifurcación de Hopf con una curva Fold. Bajo ciertas condiciones de genericidad es posible, además, que esta bifurcación dé lugar a la existencia de un toro invariante, en vecindades de la órbita periódica que surge por efecto de la bifurcación de Hopf. Para más detalles sobre las bifurcaciones locales de codimensión uno y dos, ver [7, 54].

Por otro lado, las bifurcaciones globales están asociadas a intersecciones de variedades invariantes, lo que produce cambios topológicos en las trayectorias del espacio de fase [7, 54]. Por ejemplo, una *órbita homoclínica* es una trayectoria que conecta el equilibrio \mathbf{p} consigo mismo, lo que quiere decir que esta trayectoria es una órbita de $W^u(\mathbf{p})$ que está completamente contenida en $W^s(\mathbf{p})$. Por otro lado, una *órbita heteroclínica* es una trayectoria que conecta dos puntos de equilibrio distintos, un punto de equilibrio con una órbita periódica o dos órbitas periódicas distintas, la cual recibe el nombre de *heteroclínica EtoE*, *heteroclínica EtoP* o *heteroclínica PtoP*, respectivamente [7, 54, 57]. En la figura 2.1 se muestra un bosquejo de un sistema de dimensión 3 en que ocurre una conexión heteroclínica Γ entre dos puntos de equilibrio P_1 y P_2 , que surge a partir de una intersección entre la variedad inestable

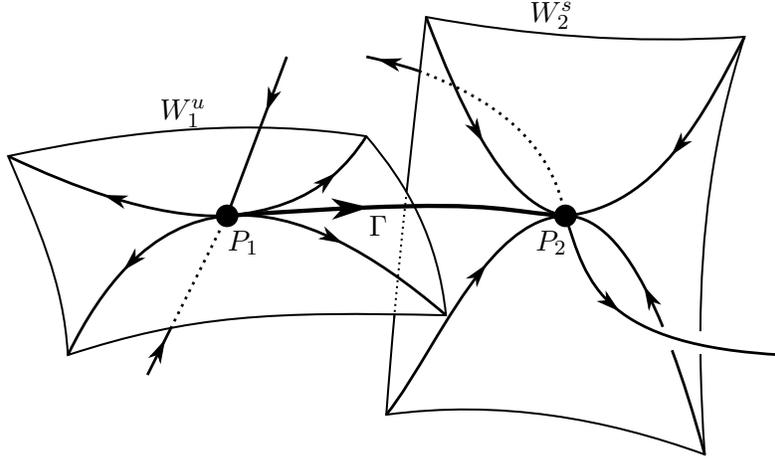


Figura 2.1: Órbita heteroclínica entre los equilibrios P_1 y P_2 : Intersección de variedades inestable y estable de P_1 y P_2 respectivamente, a lo largo de Γ .

de P_1 , de dimensión 2; y la variedad estable de P_2 , de dimensión 2. En dicho gráfico la dimensión de la variedad estable de P_1 es 1, al igual que la dimensión de la variedad inestable de P_2 . Un elemento a destacar de este gráfico es que la intersección de las variedades inestable de P_1 y estable de P_2 es *transversal*, lo que implica que al variar una pequeña cantidad, cualquier parámetro del sistema, esta conexión se preservará [55]. Una órbita homoclínica se genera de manera análoga cuando se tiene que $P_1 = P_2$.

2.1.1.1. Aplicación de retorno de Poincaré y dinámica discreta

Una de las herramientas principales para analizar bifurcaciones es la aplicación de retorno de Poincaré P , definida sobre una sección Σ , transversal al flujo de (2.1):

$$\mathbf{y} \rightarrow P(\mathbf{y}; \mu), \quad (2.4)$$

en que $P(\mathbf{y}; \mu) := \phi^{t_1}(\mathbf{y}) \in \Sigma$, donde

$$t_1 = \min\{t > 0 : \phi^t(\mathbf{y}) \in \Sigma\}.$$

Notemos que un punto fijo para esta aplicación constituye una órbita periódica para el flujo de (2.1) [7], por lo que estudiar las bifurcaciones que le ocurren a este punto fijo en (2.4) permite obtener información respecto al comportamiento de las soluciones periódicas de (2.1). Un punto fijo \mathbf{p} de (2.4) es hiperbólico si todos los valores propios de \mathbf{p} , es decir, de la matriz jacobiana $D_{\mathbf{y}}P(\mathbf{p}; \mu)$, tienen norma distinta de 1. Los cambios cualitativos locales de estos sistemas se dan cuando uno de los valores propios de un equilibrio pasan por el círculo unitario. Por ejemplo, una bifurcación de *duplicación de período* o *Flip* es una bifurcación de codimensión uno de un punto fijo \mathbf{p} de P , que ocurre cuando un único valor propio de \mathbf{p} se hace igual a -1, y conlleva la aparición de una órbita de período 2 para dicha aplicación, que se visualiza como una órbita periódica que da dos vueltas antes de retornar a su punto de partida en el espacio de fase de (2.1) [7]. Por otro lado, una bifurcación *silla-nodo* o *Fold* de ciclos es una bifurcación de codimensión 1 que se da cuando un único valor propio de dos puntos fijos hiperbólicos distintos se hace igual a 1 al momento que estos colapsan y desaparecen, lo cual se visualiza como el

colapso y desaparición de dos órbitas periódicas en el espacio de fase de (2.1) [7]. Por otro lado, una bifurcación de *Neimark-Sacker* es una bifurcación de codimensión uno de un punto fijo \mathbf{p} de P , que se da cuando un único par de valores propios complejos conjugados de \mathbf{p} pasan por el círculo unitario con parte real e imaginaria distintas de cero, y conlleva la aparición de un toro invariante en vecindades de la órbita periódica asociada a \mathbf{p} en el espacio de fase de (2.1) [7]. Cuando estos valores propios complejos conjugados que pasan por el círculo unitario lo hacen con parte real o imaginaria nula, se habla de la existencia de *resonancias fuertes* de codimensión dos en una bifurcación de Neimark-Sacker, las cuales son un indicio de la existencia de distintos fenómenos que implican la ocurrencia de *caos* en vecindades de la órbita periódica asociada a \mathbf{p} , caracterizado por una alta sensibilidad a las condiciones iniciales [56]. El diagrama de bifurcación para las resonancias fuertes sigue incompleto pues el estudio analítico ha probado que existe una cantidad infinita de bifurcaciones secundarias en vecindades de los distintos tipos de resonancias fuertes. Para más detalles ver [7].

2.1.1.2. Caos homoclínico de Shilnikov

Desde sus inicios el caos ha sido un objeto de estudio que ha llamado la atención de muchas personas debido a la forma de los patrones irregulares a los que da lugar [56, 58]. Algunos ejemplos de modelos en que se ha visto la existencia de caos es en el sistema de Lorenz, el sistema de Rössler y el mapa herradura de Smale, en que se pueden apreciar comportamientos erráticos de las soluciones que tienen una alta sensibilidad a las condiciones iniciales [7, 56].

Sin pérdida de generalidad, se asumirá que los valores propios estables (resp. inestables) del equilibrio hiperbólico \mathbf{p} de (2.1), están ordenados por sus partes reales de mayor a menor (resp. de menor a mayor). Es decir:

$$\begin{aligned} \operatorname{Re}(\lambda_i^s) &\geq \operatorname{Re}(\lambda_{i+1}^s), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n_s - 1, \\ \operatorname{Re}(\lambda_i^u) &\leq \operatorname{Re}(\lambda_{i+1}^u), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n_u - 1. \end{aligned}$$

Se denominan *valores propios principales* a los valores propios (tanto estables como inestables) más cercanos al eje imaginario. El equilibrio \mathbf{p} se dice un equilibrio *silla-foco* si \mathbf{p} tiene solo un valor propio principal estable (resp. inestable) y solo dos valores propios principales complejos conjugados inestables (resp. estables). Por otro lado, \mathbf{p} se dice un equilibrio *foco-foco* o *bifoco* si \mathbf{p} tiene solo un par de valores propios principales complejos conjugados estables y solo un par de valores propios principales complejos conjugados inestables. Si existe una órbita homoclínica Γ_0 que conecta un equilibrio \mathbf{p} silla-foco consigo mismo, tal que \mathbf{p} posee solo un valor propio principal inestable y solo un par de valores propios principales complejos conjugados estables, entonces la órbita homoclínica es llamada *órbita homoclínica de Shilnikov*, por su dinámica en espiral hacia \mathbf{p} y es una bifurcación de codimensión 1 en un parámetro μ_1 si [7, 54]

(G1) \mathbf{p} es hiperbólico.

(G2) La *cantidad silla* $\sigma := \operatorname{Re}(\lambda_{(1,2)}^s) + \lambda_{(1)}^u \neq 0$.

(G3) Las variedades $W^s(\mathbf{p})$ y $W^u(\mathbf{p})$ se despliegan genéricamente con respecto al parámetro μ_1 .

Bajo las condiciones (G1)-(G3) pueden existir dos tipos de bifurcaciones homoclínicas de Shilnikov. Si $\sigma < 0$, entonces una única órbita periódica Γ aparece cuando se rompe Γ_0 , la cual existe solo a un lado de la bifurcación [7, 54, 57]. Por otro lado, si $\sigma > 0$, entonces existe una cantidad infinita de puntos periódicos de período arbitrariamente alto en la dinámica de $P(\mathbf{y}; \mu)$ en una sección transversal Σ , construida en una vecindad de Γ_0 ; lo que implica que existe una cantidad infinita numerable de órbitas periódicas de períodos arbitrariamente altos en vecindades de Γ_0 , en el espacio de fase de (2.1). Por otro

lado, si $\sigma = 0$, es decir, no se cumple (G2), entonces se habla de la presencia de una *bifurcación silla-nodo neutra* de codimensión 2, en la que ocurre un cambio desde una dinámica simple a una dinámica caótica. El diagrama de bifurcación en una vecindad de este punto de bifurcación no es conocido completamente, aunque se sabe que existe una serie infinita de curvas de bifurcación de codimensión 1 acumulándose de una manera compleja sobre el punto de bifurcación silla-nodo neutra. Estas curvas corresponden a sucesivas bifurcaciones homoclínicas, Fold y duplicación de período de ciclos con órbitas periódicas cercanas a la bifurcación homoclínica primaria [59, 60].

Por otro lado, definimos la *segunda cantidad silla* por $\sigma_2 := 2\text{Re}(\lambda_{(1,2)}^s) + 2\text{Re}(\lambda_{(1,2)}^u)$. Si existe una órbita homoclínica Γ_0 que conecta un equilibrio \mathbf{p} *foco-foco* consigo mismo, entonces dicha trayectoria también es llamada *órbita homoclínica de Shilnikov*. Si $\sigma_2 \neq 0$ entonces genéricamente, existe una cantidad infinita de puntos periódicos de tipo silla de período arbitrariamente alto en la dinámica de $P(\mathbf{y}; \mu)$, en una sección transversal Σ , construida en una vecindad de Γ_0 , lo que implica la existencia de infinitas órbitas periódicas de tipo silla, de período arbitrariamente alto, en una vecindad de Γ_0 . Más aún, si $\sigma_2 < 0$ (resp. $\sigma_2 > 0$), entonces no pueden existir dinámicas periódicas inestables (resp. estables) en una vecindad de Γ_0 [7, 57, 61].

2.1.2. Análisis numérico: bifurcaciones y cálculo de variedades invariantes

Actualmente existen diversos algoritmos que logran calcular las bifurcaciones locales de codimensión 1 y 2 con gran precisión. Estos algoritmos se encuentran implementados en AUTO, el software que utilizamos en este trabajo, que puede calcular puntos de bifurcación numéricamente y verificar sus condiciones de genericidad por medio de funciones auxiliares definidas en sus rutinas [53]. De esta manera es posible detectar y continuar bifurcaciones de interés en el espacio de parámetros.

Por otra parte, las bifurcaciones homoclínica y heteroclínica, que tienen una interpretación como solución de tipo onda viajera, a describir en la sección 2.2; son bifurcaciones de tipo global que representan un desafío mayor que las bifurcaciones locales, pues surgen a partir de una intersección entre variedades invariantes. Un enfoque para estudiar órbitas homoclínicas es encontrar una órbita periódica de período T lo suficientemente grande que pase cerca de un equilibrio y continuarla en (al menos dos) parámetros con AUTO, que tiene implementados algoritmos de continuación de órbitas con período fijo. Un método más preciso para el cálculo y continuación de órbitas homoclínicas a un equilibrio \mathbf{p} , se basa en representar la órbita homoclínica como un segmento de órbita que comienza en una vecindad de \mathbf{p} , a lo largo de $E^u(\mathbf{p})$, y termina cerca de \mathbf{p} a lo largo de $E^s(\mathbf{p})$. Este método se encuentra implementado en HOMCONT [62], extensión de AUTO. HOMCONT también tiene definidas varias funciones auxiliares que permiten detectar y continuar (en al menos tres parámetros) bifurcaciones de estas órbitas, de codimensión hasta dos. Por otro lado, los métodos basados en el método de Lin [63] permiten encontrar órbitas homoclínicas y heteroclínicas más complicadas con varios retornos cercanos a una vecindad del equilibrio u órbita periódica.

Si bien las variedades estable e inestable unidimensionales de puntos de equilibrio son curvas que pueden ser aproximadas fácilmente, integrando el sistema a partir de una condición inicial dada [64], el caso de variedades invariantes de dimensión mayor o igual a 2 es altamente más desafiante, y se deben utilizar técnicas numéricas avanzadas [65, 66]. En particular, una de las dificultades numéricas es determinar con precisión las variedades relevantes cuando el sistema pasa por una bifurcación. Un método bastante preciso para el cálculo de variedades invariantes globales bidimensionales está presentado en [67] y se basa en la continuación de segmentos de órbita que se definen como soluciones de un

problema de valor en la frontera (BVP), que toma la forma general

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{u}} - F(\mathbf{u}; \mu) = 0, \\ g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(T), \mu) = 0, \\ \int_0^T h(\mathbf{u}(t); \mu) dt = 0, \end{cases} \quad (2.5)$$

donde $g : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^{n_b}$, $h : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^{n_i}$ y $t \in [0, T]$. La segunda ecuación de (2.5) representa las n_b *condiciones de borde*, y la tercera ecuación las n_i *condiciones integrales*. Para explicitar las restricciones dimensionales que debe satisfacer (2.5) se hace el reescalamiento temporal $t \rightarrow t/T$. Así el sistema se puede reescribir como

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{u}} - TF(\mathbf{u}; \mu) = 0, \\ g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(1), \mu) = 0, \\ \int_0^1 h(\mathbf{u}(t); \mu) dt = 0. \end{cases} \quad (2.6)$$

Uno de los elementos a destacar del sistema (2.6), es que el tiempo de integración T de (2.5), aparece como parámetro explícito y el tiempo de integración de (2.6) siempre es igual a 1. Por otro lado, si se denota la cantidad de *parámetros libres* por n_p , entonces en este sistema se debe cumplir que

$$n_p = n_b + n_i - n + 1, \quad (2.7)$$

para que el problema (2.6) esté bien planteado y posea una única solución [68].

En particular, el software AUTO resuelve problemas de valor en la frontera con el método de *colocación ortogonal de polinomios por tramos* [53, 69], que es un método preciso y permite la selección de una malla temporal adaptativa [70]. En forma general, se construye una malla

$$0 = t_0 < t_1 < \dots < t_N = 1,$$

con

$$h_t^j = t_j - t_{j-1} \quad \text{para } j = 1, 2, \dots, N,$$

y se define el espacio de polinomios por tramos $\mathcal{P}_{h_t}^m$ como

$$\mathcal{P}_{h_t}^m = \{p_{h_t} \in C[0, 1] : p_{h_t}|_{[t_{j-1}, t_j]} \in \mathcal{P}^m, \forall j = 1, 2, \dots, N\},$$

donde $C[0, 1]$ denota el espacio de las funciones continuas en el intervalo $[0, 1]$, y \mathcal{P}^m denota el espacio de polinomios de grado menor o igual a m . El método de las colocaciones ortogonales con polinomios por tramos, consiste en encontrar un polinomio por tramos $p_{h_t} \in \mathcal{P}_{h_t}^m$, que represente a la función \mathbf{u} en los intervalos de la malla construida. Para determinar los coeficientes de p_{h_t} , se requiere que este satisfaga la ecuación diferencial de (2.6) en ciertos puntos interiores de los intervalos de la malla, llamados *puntos de Gauss* [69]. El sistema completo (2.6), con la condición (2.7), permiten obtener de manera única el parámetro T y los $N(m + 1)$ coeficientes de p_{h_t} . Existe un análisis de error riguroso que muestra el orden de convergencia de la solución aproximada al segmento de la órbita verdadera en función del tamaño máximo de la malla [69]. Si la solución \mathbf{u} de (2.6) es lo suficientemente suave, entonces el orden de precisión del método de colocaciones ortogonales es m , es decir, para el polinomio p_{h_t} que aproxima a \mathbf{u} se tiene que

$$\|p_{h_t} - \mathbf{u}\|_\infty = \mathcal{O}(h_t^m),$$

donde $\|\cdot\|_\infty$ denota la norma del supremo y

$$h_t = \max_{1 \leq j \leq N} |h_t^j - h_t^{j-1}|,$$

donde $|\cdot|$ denota el valor absoluto usual en \mathbb{R} .

Una vez que se ha obtenido una solución numérica de (2.6), es posible continuar dicha solución respecto a algunos parámetros del sistema con el método de *continuación pseudo-arclength* [71], siempre que se respete la condición impuesta por (2.7). Esta es la técnica estándar que utiliza AUTO, por ejemplo, para la continuación de una órbita periódica, en cuyo caso los parámetros libres pueden ser T y otro parámetro del sistema, con condiciones de borde impuestas por $g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(1); \mu) = \mathbf{u}(0) - \mathbf{u}(1) \in \mathbb{R}^n$, y una condición integral de fase [72], lo que satisface (2.7). De manera similar, una órbita homoclínica a un equilibrio \mathbf{p} , se puede analizar en la extensión HOMCONT de AUTO, como una solución de (2.6) sujeta a las condiciones de borde $\mathbf{u}(0) \in E^u(\mathbf{p})$ y $\mathbf{u}(1) \in E^s(\mathbf{p})$, además de una condición integral de fase, donde T debe ser lo suficientemente grande [73].

2.1.2.1. Cálculo de variedades bidimensionales como una familia de segmentos de órbita

Ahora se procederá a explicar el método de cálculo de $W^s(\mathbf{p})$, en el caso en que $n_s = 2$ y $n > 2$. Dado que $W^s(\mathbf{p})$ es tangente a $E^s(\mathbf{p})$ en \mathbf{p} , entonces podemos representar una parte de interés de $W^s(\mathbf{p})$ por una familia de segmentos de órbitas a un parámetro, cuyo punto final se encuentra en $E^s(\mathbf{p})$, a una distancia lo suficientemente pequeña de \mathbf{p} . Formalmente, la familia se parametriza utilizando una subvariedad adecuada de $E^s(\mathbf{p})$, donde es relevante distinguir si los valores propios λ_1^s y λ_2^s son reales o complejos conjugados. Si los valores propios de \mathbf{p} son complejos conjugados entonces, dado que las órbitas tienen dinámica en espiral en una vecindad de \mathbf{p} , se consideran las condiciones de borde impuestas por

$$g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(1); \mu) = w_0^s + \delta(w_1^s - w_0^s) - \mathbf{u}(1) \in \mathbb{R}^{n_b} = \mathbb{R}^n, \quad \delta \in [0, 1) \quad (2.8)$$

donde $w_0^s, w_1^s \in \mathbb{R}^n$ son escogidos como sigue. Consideramos $w_0^s = \mathbf{p} + \varepsilon v^s$, donde $v^s \in \mathbb{R}^n$ es cualquier vector unitario tal que $v^s \in E^s(\mathbf{p})$ y $\varepsilon > 0$ es lo suficientemente pequeño. Entonces w_1^s se define como el primer retorno (hacia atrás en el tiempo) de la órbita que comienza en w_0^s , con la sección local generada por v^s y un vector linealmente independiente, no perteneciente a $E^s(\mathbf{p})$ [74]. La figura 2.2(a) muestra cómo el parámetro $\delta \in [0, 1)$, parametriza una familia de órbitas $\{u_\delta(t) : t \in [0, 1]\}_\delta$ que aproxima $W^s(\mathbf{p})$, en particular cuando $w_1^s \in E^s(\mathbf{p})$, siempre que w_0^s, w_1^s sean lo suficientemente cercanos a \mathbf{p} , para asegurar que $E^s(\mathbf{p})$ sea una representación confiable de $W^s(\mathbf{p})$ en una vecindad de \mathbf{p} . Notemos que $\delta \in [0, 1)$ define un *dominio fundamental* sobre el segmento con extremos w_0^s y w_1^s , pues cada órbita en la aproximación de $W^s(\mathbf{p})$ lo intersecta solo una vez.

Para continuar con la determinación de $W^s(\mathbf{p})$ se debe considerar que, al reemplazar $n_b = n$ en (2.7), se obtiene que $n_p = 1$ por lo que se tiene un parámetro libre. Inicialmente para $\delta = \delta_0 \in [0, 1)$ fijo, se considera T como parámetro libre y se procede a integrar la ecuación diferencial de (2.6), sujeta a las condiciones de borde impuestas por (2.8), para aumentar el tiempo de integración de la primera órbita. Una vez que se tenga una órbita inicial con un período $T = T^*$ deseado, este se deja fijo y se deja libre el parámetro $\delta \in [0, 1)$ que definirá la familia de órbitas parametrizada por δ , que conformará una aproximación de $W^s(\mathbf{p})$.

A veces es conveniente buscar una órbita inicial con longitud de arco L^* fija. Para esto, denotando por $\|\cdot\|$ la norma euclidiana usual, se considera

$$h(\mathbf{u}(t); \mu) = T\|F(\mathbf{u}(t); \mu)\| - L \in \mathbb{R}, \quad (2.9)$$

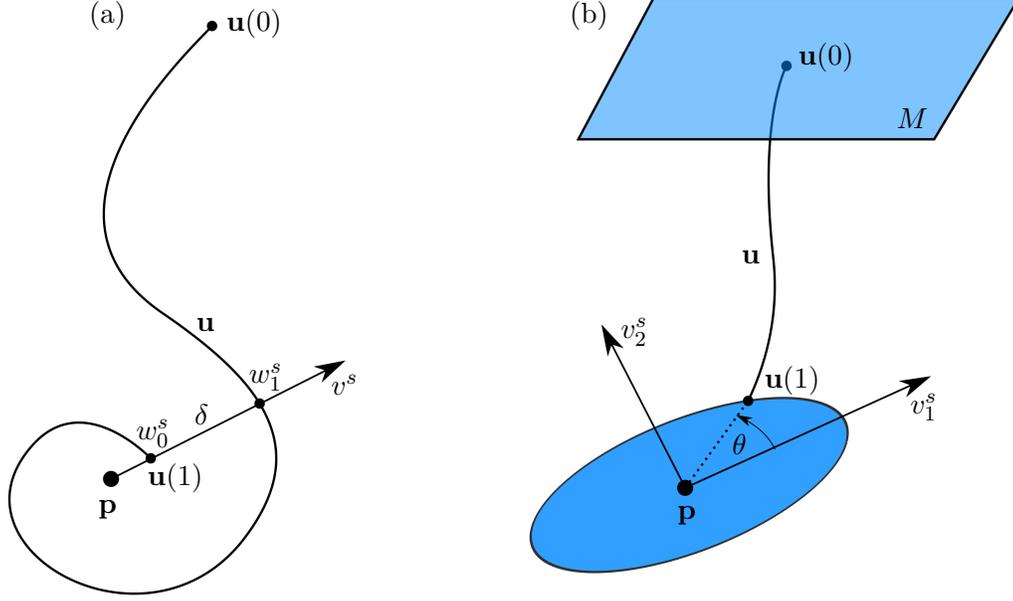


Figura 2.2: Bosquejo de un segmento de órbita terminando cerca de \mathbf{p} . En el panel (a) los valores propios de \mathbf{p} son complejos conjugados, mientras que en el panel (b) sus valores propios son reales y distintos.

lo que agrega el parámetro L a (2.6), pero también agrega una condición de integración. Así, la obtención de la órbita inicial con $\delta = \delta_0 \in [0, 1)$ fijo se realiza integrando la ecuación diferencial de (2.6), considerando las n condiciones de borde impuestas por (2.8) y 1 condición de integración impuesta por (2.9); y se dejan libres los parámetros $L, T > 0$. Luego de tener una órbita inicial con un largo $L = L^*$ deseado, se procede a dejar L fijo y se consideran los parámetros $\delta \in [0, 1)$ y $T > 0$ libres para obtener una familia de órbitas parametrizadas por (ε, T) , que generan una aproximación de $W^s(\cdot)$.

En lugar de dejar T o L fijos para realizar la continuación es posible restringir el punto $\mathbf{u}(0)$ a una subvariedad de codimensión 1, $M = \{\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n : G(\mathbf{u}) = 0\}$, con el fin de aproximar $W^s(\mathbf{p}) \cap M$, la intersección de la variedad estable de \mathbf{p} con M . Para esto, se debe considerar otra condición de borde, además de (2.8), dada por

$$G(\mathbf{u}(0)) - \alpha \in \mathbb{R},$$

lo que nos redefine g en la forma:

$$g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(1), \mu) = \begin{pmatrix} \mathbf{p} + \varepsilon v^s - \mathbf{u}(1) \\ G(\mathbf{u}(0)) - \alpha \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{n_b} = \mathbb{R}^{n+1}.$$

Con esto se agrega una condición de borde y un parámetro libre extra. Aquí pierde relevancia la longitud de la curva calculada, por lo que se puede dejar de considerar (2.9) como condición de integración y así se pueden dejar libres los parámetros α y T en la primera integración con $\delta = \delta_0 \in [0, 1)$ fijo, y detener la integración cuando $\alpha = 0$. De este modo se encuentra un punto en la intersección de $W^s(\mathbf{p})$ con M , y se procede a dejar fijo el parámetro α , para dejar libres los parámetros δ y T , con el objetivo de obtener la familia de órbitas parametrizadas por (δ, T) , que aproximan $W^s(\mathbf{p}) \cap M$, como se muestra en la figura 2.2(b).

Por otro lado, si λ_1^s y λ_2^s son reales y distintos, se consideran las condiciones de borde impuestas por

$$g(\mathbf{u}(0), \mathbf{u}(1), \mu) = \mathbf{p} + \varepsilon \left(\cos(\theta) \frac{v_1^s}{|\lambda_1^s|} + \sin(\theta) \frac{v_2^s}{|\lambda_2^s|} \right) - \mathbf{u}(1) \in \mathbb{R}^{n_b} = \mathbb{R}^n, \quad \theta \in [0, 2\pi), \quad (2.10)$$

donde v_1^s y v_2^s son los vectores propios unitarios asociados a λ_1^s y λ_2^s , respectivamente. Aquí el parámetro $\theta \in [0, 2\pi)$ define un dominio fundamental que parametriza la familia de órbitas $\{\mathbf{u}_\theta(t) : t \in [0, 1]\}_\theta$ que aproximan $W^s(p)$ mediante una elipse en $W^s(p)$, como lo muestra la figura 2.2(b).

La consideración de una elipse en el caso de que los valores propios sean reales y distintos nos ayudará en los cálculos, pues permite ajustar la aproximación a las diferentes tasas de crecimiento de las órbitas en vecindades de \mathbf{p} . Es relevante destacar que es preferible utilizar las condiciones de borde impuestas por (2.8) en vez de las impuestas por (2.10) cuando los valores propios son complejos conjugados pues es difícil considerar una elipse en $E^s(\mathbf{p})$ a la cual el flujo sea transversal en todos sus puntos, en una vecindad de \mathbf{p} .

En AUTO, la estrategia para el cálculo de la familia de órbitas que aproximan $W^s(p)$ en el caso que $\lambda_1^s, \lambda_2^s \in \mathbb{R}$, es análoga al caso en que los valores propios de \mathbf{p} son complejos conjugados, con la diferencia de que ahora para determinar la órbita inicial se debe simplemente integrar la ecuación diferencial de (2.6), sujeta a las condiciones de borde impuestas por (2.10) y no se debe monitorear un retorno a un subespacio dado, como en el caso complejo. Por otro lado, las estrategias para establecer condiciones sobre $\mathbf{u}(0)$ son exactamente iguales a las descritas.

Para la aproximación de la variedad inestable se puede considerar el mismo algoritmo bajo un cambio en la orientación del tiempo, es decir, cambiar la orientación de las órbitas calculadas. Para más detalles, ver [67].

2.1.2.2. Tolerancias

Las rutinas implementadas en AUTO requieren considerar algunos criterios de convergencia y de número de iteraciones permitidas para los distintos métodos. En primer lugar, el *criterio de convergencia relativa* para los parámetros de ecuaciones y para los componentes de la solución con el método Newton/Chord [75] es de 10^{-7} . El criterio de convergencia relativa de longitud de arco para la detección de soluciones especiales es de 10^{-3} .

Por otro lado, el número máximo de iteraciones permitidas mediante el método de Muller [76] es de 8 cuando se trata de la búsqueda de soluciones especiales precisas como bifurcaciones. Además, después de tres iteraciones por el método de Newton [77], el jacobiano se congela, es decir, AUTO usa el método de Newton completo para las primeras tres iteraciones y el método Chord [78] desde la iteración cuatro a la siete. Después de esta última iteración, el paso se ajusta con la mitad de tamaño y este algoritmo se repite hasta alcanzar convergencia o hasta alcanzar el tamaño de paso mínimo dado.

2.2. Dinámica en ecuaciones de reacción-difusión

De acuerdo a las *leyes de Fick* [1, 79], el flujo de material, \mathbf{J} , que puede ser células, densidades de población, entre otros, es proporcional al gradiente de la concentración del material, es decir,

$$\mathbf{J} = -D\nabla u, \quad (2.11)$$

donde $u(\mathbf{x}, t)$ es la concentración del material, D su difusividad y el signo menos indica que la difusión transporta materia desde altas a bajas concentraciones.

Sea S una superficie arbitraria encerrando un volumen V . La ecuación general de conservación indica que la tasa de cambio de la cantidad de material en V es igual a la tasa en que fluye el material a través de S hacia V más el material creado en V , es decir,

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(\mathbf{x}, t) dv = - \int_S \mathbf{J} \cdot d\mathbf{S} + \int_V F dv, \quad (2.12)$$

donde F representa la fuente de material, la cual puede ser función de \mathbf{x} , u y t . Aplicando el teorema de la divergencia [80] en la integral de superficie de (2.12), y asumiendo que u es una función continua, entonces se tiene la ecuación

$$\int_V \left[\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} - F \right] dv = 0,$$

la cual es válida para todo volumen V , luego el integrando debe ser igual a cero:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} = F. \quad (2.13)$$

Por último, utilizando (2.11) en (2.13) se tiene

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (D \nabla u) = F.$$

Aquí es importante considerar que, genéricamente, D puede depender de la variable espacial x , del tiempo t y/o de la concentración de material u . Por otro lado, si suponemos que el medio y la difusividad del material son homogéneos a través del tiempo, entonces D se hace constante, con lo que obtenemos la ecuación

$$\frac{\partial u}{\partial t} = F + D \Delta u, \quad (2.14)$$

donde

$$\Delta = \sum_{i=1}^n \frac{\partial^2}{\partial x_i^2}.$$

Además de la deducción mostrada aquí para la ecuación (2.14), es posible llegar a ella de otra forma, al asumir que el movimiento de una partícula está dado por una caminata aleatoria, donde D se puede interpretar como una medida de cuán eficientemente las partículas se dispersan desde altas a bajas densidades. Para más detalles sobre la deducción de la ecuación (2.14), ver [1, 79].

Generalizando esta deducción al caso en que u sea un campo vectorial \mathbf{u} , se tienen ecuaciones diferenciales de la forma

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} = F(\mathbf{u}; \mu) + D \Delta \mathbf{u}, \quad (2.15)$$

las que se conocen como sistemas de reacción-difusión. En el sistema (2.15), F es un campo vectorial como en (2.1), D es una matriz diagonal de constantes de difusión, y $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\mathbf{x}, t)$ varía tanto en la variable espacial $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n) \in \Omega \subset \mathbb{R}^n$ como en la variable temporal $t \in \mathbb{R}^+$. En este tipo de sistemas, una *solución estacionaria* \mathbf{u}^* es aquella que satisface (2.15) y no varía con el tiempo, es decir, satisface (2.15) con $\partial \mathbf{u}^* / \partial t = 0$ para todo $(x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}^+$. Es relevante el estudio de este tipo de soluciones pues ellas representan estados que persisten en el espacio, sin presentar variaciones en el tiempo. Por otro lado, en el caso particular de tener solo una dimensión espacial al fijar $n = 1$, se pueden buscar otros tipos de soluciones $\mathbf{u} = \mathbf{u}(x, t)$ con $x \in \mathbb{R}$. Por ejemplo, las *ondas viajeras* son soluciones de (2.15) de la forma $\mathbf{u}(x, t) = \mathbf{U}(\xi)$ con $\xi = x + ct$, donde c es la velocidad de propagación de la onda;

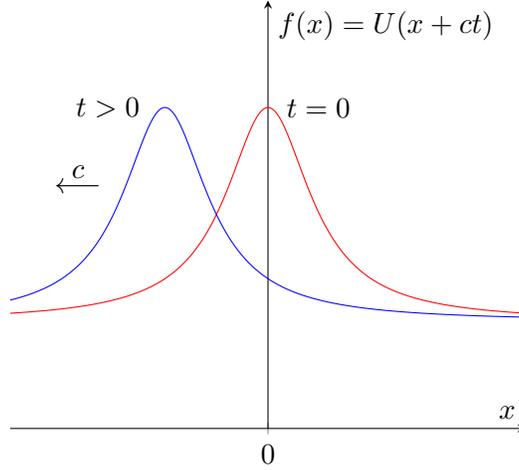


Figura 2.3: Perfil espacial de una solución de tipo onda viajera con $c > 0$.

que viajan en el espacio preservando su forma. En la figura 2.3 se puede observar cómo se preserva el perfil de una solución de tipo onda viajera, cuando esta viaja hacia la izquierda con velocidad $c > 0$, a medida que t aumenta. Sustituyendo $\mathbf{U}(\xi)$ con $\xi = x + ct$ en (2.15) se obtiene una ecuación diferencial ordinaria de segundo orden en $\mathbf{U}(\xi)$:

$$c \frac{d\mathbf{U}}{d\xi} = F(\mathbf{U}; \mu) + D \frac{d^2\mathbf{U}}{d\xi^2}, \quad (2.16)$$

que es equivalente al sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden:

$$\begin{cases} \frac{d\mathbf{U}}{d\xi} = \mathbf{V}, \\ \frac{d\mathbf{V}}{d\xi} = cD^{-1}\mathbf{V} - D^{-1}F(\mathbf{U}; \mu), \end{cases} \quad (2.17)$$

que tiene la forma general (2.1).

Existen tres tipos de soluciones de tipo onda viajera de interés que se presentan a menudo en diversos modelos biológicos [1, 40]. Estos son: *frentes de onda*, para los que se cumple

$$\begin{cases} \lim_{t \rightarrow -\infty} \mathbf{u}(x, t) = \mathbf{U}_0, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{u}(x, t) = \mathbf{U}_1, \end{cases} \quad \forall x \in \mathbb{R} \text{ en (2.15)} \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} \lim_{\xi \rightarrow -\infty} (\mathbf{U}(\xi), \mathbf{V}(\xi)) = (\mathbf{U}_0, 0), \\ \lim_{\xi \rightarrow +\infty} (\mathbf{U}(\xi), \mathbf{V}(\xi)) = (\mathbf{U}_1, 0), \end{cases} \quad \text{en (2.17),}$$

con $\mathbf{U}_0 \neq \mathbf{U}_1$, es decir, los frentes de onda son órbitas heteroclínicas desde un equilibrio $(\mathbf{U}_0, 0)$ hasta otro equilibrio $(\mathbf{U}_1, 0)$ en (2.17); *pulsos de onda*, para los que se satisface

$$\lim_{t \rightarrow \pm\infty} \mathbf{u}(x, t) = \mathbf{U}_0 \quad \forall x \in \mathbb{R} \text{ en (2.15)} \quad \Leftrightarrow \quad \lim_{\xi \rightarrow \pm\infty} (\mathbf{U}(\xi), \mathbf{V}(\xi)) = (\mathbf{U}_0, 0) \text{ en (2.17),}$$

es decir, los pulsos de onda son órbitas homoclínicas que conectan un equilibrio $(\mathbf{U}_0, 0)$ consigo mismo en el largo plazo; y *trenes de onda*, para los que existe $T > 0$ tales que

$$\begin{aligned} \mathbf{u} \left(x + \alpha T, t + \frac{(1 - \alpha)T}{c} \right) &= \mathbf{u}(x, t) \quad \forall (x, t, \alpha) \in \mathbb{R}^2 \times [0, 1] \text{ en (2.15)} \\ &\Leftrightarrow (\mathbf{U}(\xi + T), \mathbf{V}(\xi + T)) = (\mathbf{U}(\xi), \mathbf{V}(\xi)) \quad \forall \xi \in \mathbb{R} \text{ en (2.17),} \end{aligned}$$

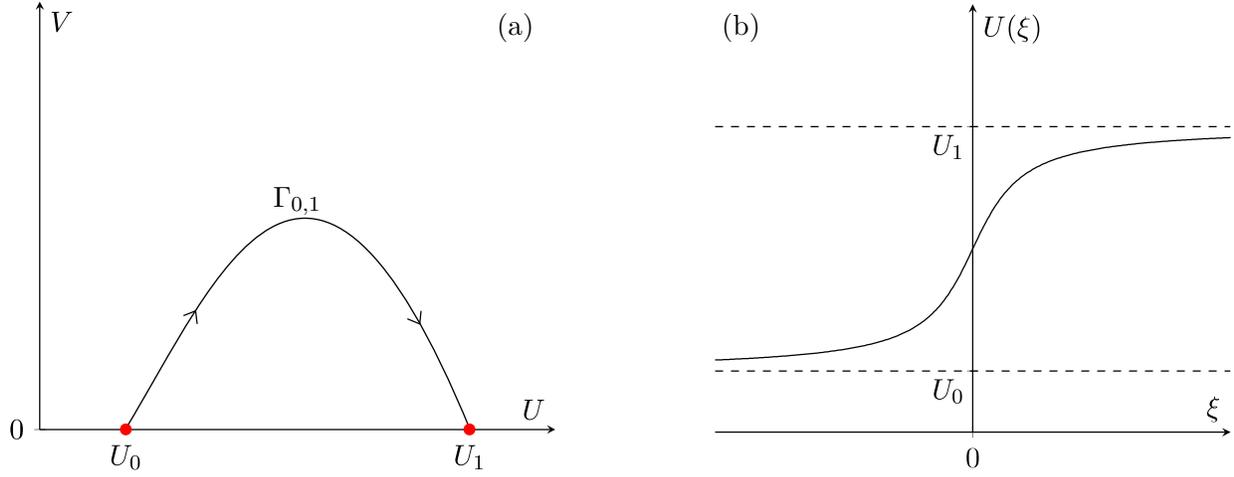


Figura 2.4: Perfil de un frente de onda. En el panel (a) se muestra una órbita heteroclínica $\Gamma_{0,1}$ desde el equilibrio $(U_0, 0)$ hasta el equilibrio $(U_1, 0)$, en el plano $U - V$, mientras que el panel (b) muestra la serie de tiempo de $U = U(\xi)$ asociada a $\Gamma_{0,1}$.

es decir, los trenes de onda son órbitas periódicas de (2.17) que representan soluciones periódicas, tanto en tiempo como en espacio, de (2.15). Este tipo de soluciones deben ser encontradas y analizadas para poder caracterizar la dinámica espacio-temporal de (2.15) [1, 7, 40, 42, 81]. En las figuras 2.4, 2.5 y 2.6 se muestran los distintos perfiles que lleva una función escalar $U : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, solución de (2.16) y la forma de la solución (U, V) en el espacio de fase de (2.17), cuando se presenta un frente, pulso o tren de onda, respectivamente.

En la figura 2.4, notemos que a medida que la onda viaja con velocidad $c > 0$ ocurre una transición en (2.15), desde el estado estacionario $u = U_0$ hacia $u = U_1$ para $t > 0$. Por otra parte, en la figura 2.5, notemos que a medida que la onda viaja con velocidad $c > 0$, ocurre una transición desde el estado estacionario $u = U_0$ hacia sí mismo para $t > 0$. Por último, en la figura 2.6, notemos que la onda oscila mientras se mueve con velocidad $c > 0$.

Es importante notar que al realizar la transformación

$$(c, \xi) \rightarrow (-c, -\xi),$$

se obtiene otra onda viajera moviéndose en dirección opuesta a la misma velocidad por lo que el estudio de ondas viajeras con $c > 0$ nos entregará los mismos resultados que en el caso $c < 0$. Así, sin pérdida de generalidad, asumiremos que $c > 0$.

2.2.1. Patrones de inestabilidad de Turing

La difusión es usualmente vista como un proceso *estabilizador* en el cual, si la distribución inicial de poblaciones en el espacio es heterogénea, al pasar el tiempo, se volverá homogénea [40]. Por otro lado Turing [44] descubrió que, bajo ciertas condiciones, es posible que se formen patrones de distribución heterogénea en el espacio debido a la adición de difusión espacial en un sistema [82]. Este cambio de estabilidad puede ocurrir en sistemas de la forma (2.15) cuando el dominio espacial está acotado. Concretamente, suponemos que en (2.15) se tiene

$$\mathbf{u} = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad \mathbf{F}(\mathbf{u}; \mu) = \begin{pmatrix} f(u, v; \mu) \\ g(u, v; \mu) \end{pmatrix}, \quad D = \begin{pmatrix} D_1 & 0 \\ 0 & D_2 \end{pmatrix},$$

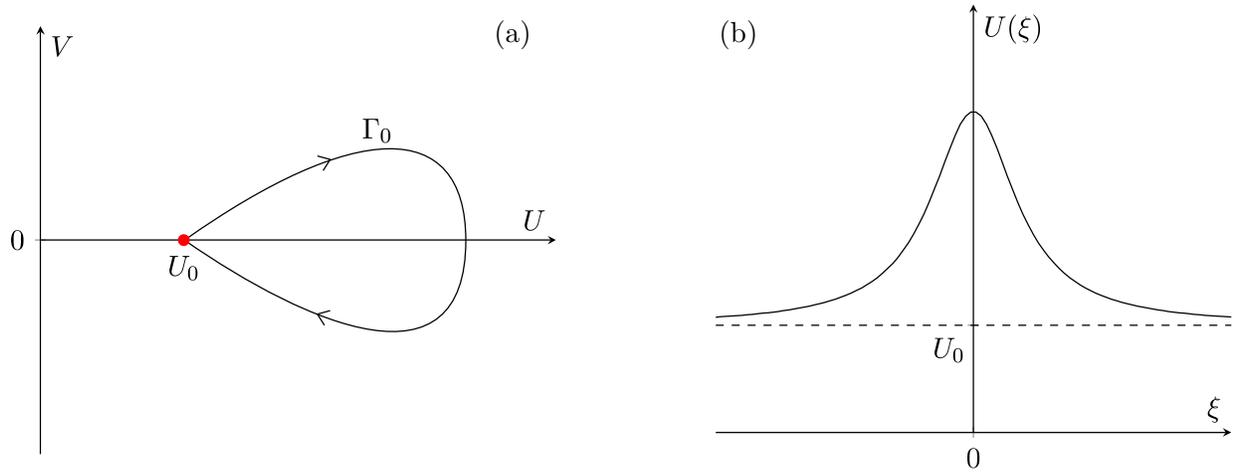


Figura 2.5: Perfil de un pulso de onda. En el panel (a) se muestra una órbita homoclínica Γ_0 que conecta el equilibrio $(U_0, 0)$ consigo mismo en el largo plazo, mientras que en el panel (b) se muestra la serie de tiempo de $U = U(\xi)$ asociada a Γ_0 .

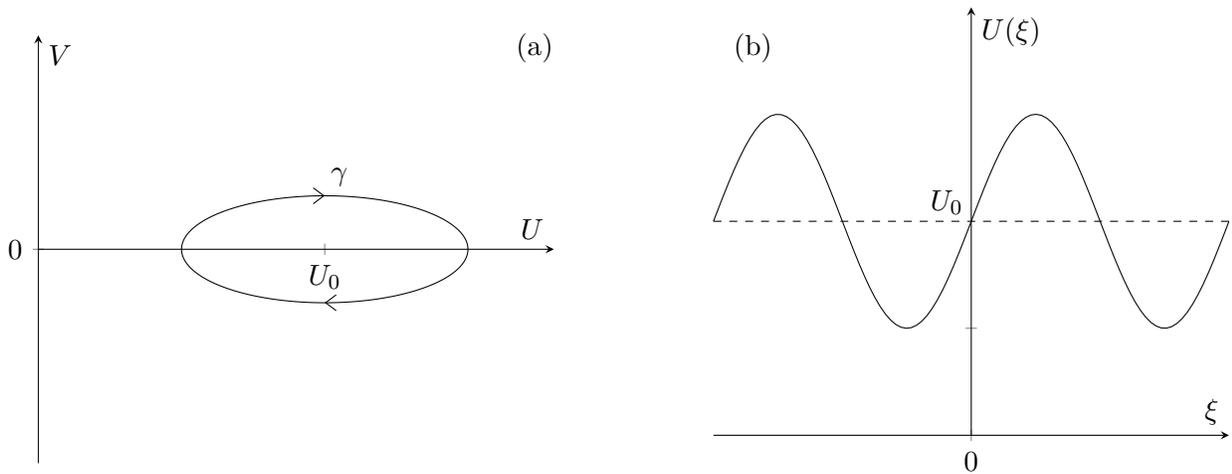


Figura 2.6: Perfil de un tren de onda. En el panel (a) se muestra una órbita periódica γ en torno al equilibrio $(U_0, 0)$ en el plano $U - V$, mientras que el panel (b) muestra la serie de tiempo de $U = U(\xi)$ asociada a γ .

con lo que (2.15) toma la forma:

$$\begin{cases} u_t = f(u, v; \mu) + D_1 u_{xx} & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ v_t = g(u, v; \mu) + D_2 v_{xx} & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(0, t) = u_x(1, t) = v_x(0, t) = v_x(1, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+, \end{cases} \quad (2.18)$$

donde D_1 y D_2 son los coeficientes de difusión de las variables u y v respectivamente, y las condiciones de borde de tipo Neumann homogéneas [83] se entienden como la representación matemática de que no hay flujo de u ni de v hacia fuera ni hacia dentro del dominio. Para que exista un patrón de inestabilidad de Turing en estos sistemas se requiere que exista un equilibrio espacialmente homogéneo estable en ausencia de difusión, es decir, cuando $D_1 = D_2 = 0$, que se hace inestable cuando $D_1, D_2 > 0$. Sea \mathbf{p} un punto de equilibrio espacialmente homogéneo de (2.18). Se denota por A la matriz jacobiana de (2.18) evaluada en \mathbf{p} , en ausencia de difusión, es decir:

$$A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \Big|_{\mathbf{p}},$$

donde $f_u = \partial f / \partial u$, $f_v = \partial f / \partial v$, $g_u = \partial g / \partial u$ y $g_v = \partial g / \partial v$. Entonces existen 4 condiciones suficientes para la existencia de un patrón de inestabilidad de Turing [40, 82] que vienen dadas por:

$$\text{tr}(A) < 0, \quad (2.19)$$

$$\det(A) > 0, \quad (2.20)$$

$$D_2 f_u + D_1 g_v > 0, \quad (2.21)$$

$$(D_2 f_u + D_1 g_v)^2 > 4D_1 D_2 \det(A), \quad (2.22)$$

donde todas las derivadas están evaluadas en \mathbf{p} . Si se cumplen las hipótesis (2.19) y (2.20), entonces se tiene que \mathbf{p} es un equilibrio estable en ausencia de difusión [7]. El rol de las condiciones (2.21) y (2.22) se explicará a continuación. Para asegurar la inestabilidad de \mathbf{p} cuando agregamos difusión, entonces se linealizan las ecuaciones del sistema (2.18), obteniendo, en forma vectorial

$$\mathbf{u}_t = A(\mathbf{u} - \mathbf{p}) + D\mathbf{u}_{xx}. \quad (2.23)$$

Para resolver este sistema de ecuaciones sujeto a las condiciones de borde de tipo Neumann homogéneas, definimos $\mathbf{G} = \mathbf{G}(x)$ como la solución al problema espacial

$$\begin{cases} \frac{d^2 \mathbf{G}}{dx^2}(x) + (k\pi)^2 \mathbf{G}(x) = 0 & \text{para } x \in (0, 1), \\ \frac{d\mathbf{G}}{dx}(0) = \frac{d\mathbf{G}}{dx}(1) = 0, \end{cases} \quad (2.24)$$

donde k es el *modo de onda* asociado al *número de onda* $k\pi$, que es la frecuencia espacial de una solución periódica de (2.24), $\mathbf{G} \propto (\cos(k\pi x), \cos(k\pi x))^T$, que satisface las condiciones de borde impuestas. Dado que la solución a (2.24) depende de k , entonces llamaremos $\mathbf{G}_k(x)$ a la función propia asociada al número de onda $k\pi$. Como (2.23) es un problema lineal y queremos analizar la dinámica cerca de \mathbf{p} , buscamos entonces soluciones de la forma

$$\mathbf{u}(x, t) = \mathbf{p} + \sum_k c_k e^{\lambda_k t} \mathbf{G}_k(x). \quad (2.25)$$

Sustituyendo (2.25) en (2.23) se obtiene, para cada k

$$\begin{aligned}\lambda_k \mathbf{G}_k(x) &= A \mathbf{G}_k(x) + D \frac{d^2 \mathbf{G}_k}{dx^2}(x) \\ &= A \mathbf{G}_k(x) - D(k\pi)^2 \mathbf{G}_k(x) \\ \Leftrightarrow (\lambda_k I - A + D(k\pi)^2) \mathbf{G}_k(x) &= 0,\end{aligned}$$

donde I es la matriz identidad, de orden 2×2 . Dado que no deseamos que $\mathbf{G}_k(x) \equiv 0$, entonces λ_k debe ser un valor propio de la matriz $A - Dk^2$, por lo tanto, λ_k es la solución a la ecuación característica

$$\begin{aligned}\lambda_k^2 + ((k\pi)^2(D_1 + D_2) - \text{tr}(A))\lambda_k - h_k &= 0, \\ h_k &= D_1 D_2 (k\pi)^4 - (D_2 f_u + D_1 g_v)(k\pi)^2 + \det(A),\end{aligned}$$

la cual es una ecuación cuadrática en λ_k , que posee dos soluciones (contando multiplicidad) dadas por:

$$\lambda_k^\pm = \frac{-[(k\pi)^2(D_1 + D_2) - \text{tr}(A)] \pm \sqrt{[(k\pi)^2(D_1 + D_2) - \text{tr}(A)]^2 - 4h_k}}{2}. \quad (2.26)$$

Dado que requerimos que el equilibrio \mathbf{p} se haga inestable con la adición de difusión espacial, entonces requerimos que exista k tal que al menos una de las soluciones $\lambda_k^\pm > 0$ para algún k pues, de ese modo, al ver la forma de la solución (2.25), se ve que habrá una exponencial creciente con el tiempo. Notamos entonces que

$$\lambda_k := \lambda_k^+ > 0 \quad \Leftrightarrow \quad h_k < 0,$$

definimos $\mu_k = (k\pi)^2$, y observamos que

$$h_k = D_1 D_2 \mu_k^2 - (D_2 f_u + D_1 g_v) \mu_k + \det(A)$$

es una parábola convexa en μ_k con discriminante

$$D_{h_k} = (D_2 f_u + D_1 g_v)^2 - 4D_1 D_2 \det(A).$$

Notemos que si $D_{h_k} < 0$, entonces la ecuación $h_k = 0$ no posee soluciones reales, por lo tanto $h_k > 0$ para todo $k \in \mathbb{R}$ y así, cada uno de los λ_k^\pm será menor a cero, por lo que no existirá patrón de inestabilidad y solo se tendrá la existencia del equilibrio estacionario. Por otro lado, si $D_{h_k} = 0$, entonces la ecuación $h_k = 0$ tiene una única solución real (dos soluciones iguales) por lo que, dado el análisis realizado hasta ahora, no existe patrón de inestabilidad, pero estamos ubicados en el punto donde ocurre la bifurcación de Turing. Por último, si $D_{h_k} > 0$, entonces la ecuación

$$h_k = 0$$

tiene dos raíces reales distintas y su vértice se encuentra en el punto

$$\mu_k = \frac{D_2 f_u + D_1 g_v}{2D_1 D_2} > 0.$$

Esto implica que existe $k \in \mathbb{R}^+$ tal que $h_k < 0$, lo que hace aparecer dos números de onda inestables asociados al equilibrio estacionario, similar a lo que ocurre en una bifurcación pitchfork [84]. Así para el mismo k se tiene que:

$$\lambda_k := \frac{-b_k + \sqrt{b_k^2 - 4h_k}}{2} > 0,$$

donde

$$b_k = (D_1 + D_2)\mu_k - \text{tr}A.$$

Más aún, si existe $k \in \mathbb{N}$ tal que $h_k > 0$, entonces existe un patrón de inestabilidad de Turing que cumple las condiciones de borde de tipo Neumann homogéneas [40, 82]. Por último, es posible encontrar este patrón al integrar una condición inicial $(u(x, 0), v(x, 0))$ que cumpla

$$\begin{pmatrix} u(x, 0) \\ v(x, 0) \end{pmatrix} - \mathbf{p} = \varepsilon \begin{pmatrix} \cos(k\pi x) \\ \cos(k\pi x) \end{pmatrix},$$

con $\varepsilon > 0$ lo suficientemente pequeño [40].

2.2.2. Integración numérica de ecuaciones de reacción-difusión

Dado que la geometría espacial a la que nos veremos enfrentados en el presente trabajo es unidimensional, se utilizará, por su simplicidad y precisión, el método de diferencias finitas con una discretización espacial equiespaciada para aproximar derivadas espaciales, y obtener un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias a ser integrado temporalmente [85]. Los detalles se dan a continuación.

Por simplicidad, mostraremos inicialmente el esquema numérico de integración de una sola ecuación de reacción-difusión y posteriormente veremos cómo resolver numéricamente un sistema de dos ecuaciones de reacción-difusión. Consideramos la ecuación diferencial parcial dada por

$$\begin{cases} u_t = f(u) + Du_{xx} & \text{para } (x, t) \in (a, b) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(a, t) = u_x(b, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+, \end{cases} \quad (2.27)$$

y se construye una malla equiespaciada con el fin de discretizar el dominio espacial

$$a = x_0 < x_1 < \dots < x_n = b,$$

tal que

$$h_x = x_{i+1} - x_i \quad \forall i = 0, \dots, n-1.$$

Utilizando la notación $u_i = u(x_i, t)$, se considera la discretización en diferencias finitas de orden 2 para la segunda derivada [83]:

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_i, t) \approx \frac{u_{i-1} - 2u_i + u_{i+1}}{h_x^2}, \quad i = 1, \dots, n-1. \quad (2.28)$$

Por otro lado se debe considerar que en el borde espacial se tienen condiciones de tipo Neumann homogéneas. Utilizando la aproximación de segundo orden de la primera derivada:

$$\frac{\partial u}{\partial x}(x_i, t) \approx \frac{u_{i+1} - u_{i-1}}{2h_x}, \quad (2.29)$$

si se considera el nodo auxiliar $x_{-1} = x_0 - h_x$, entonces en x_0 se tiene:

$$\frac{\partial u}{\partial x}(x_0, t) \approx \frac{u_1 - u_{-1}}{2h_x} = 0 \quad \Leftrightarrow \quad u_{-1} = u_1.$$

Así se tiene que la segunda derivada en x_0 cumple que

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_0, t) \approx \frac{u_{-1} - 2u_0 + u_1}{h_x^2} = \frac{-2u_0 + 2u_1}{h_x^2}.$$

donde se utiliza una malla de 2000 puntos para discretizar el intervalo $[0, 1]$, es decir, se considera que $h_x = 0.0005$). Para más detalles sobre la deducción de la matriz (2.33), ver [87].

Una vez que hemos detallado el algoritmo utilizado para el caso de una ecuación diferencial parcial, extenderemos el método al caso en que tengamos un sistema de dos ecuaciones. Para esto consideramos el sistema de dos ecuaciones diferenciales parciales dado por

$$\begin{cases} u_t = f(u, v) + D_1 u_{xx} & \text{para } (x, t) \in (a, b) \times \mathbb{R}^+, \\ v_t = g(u, v) + D_2 v_{xx} & \text{para } (x, t) \in (a, b) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(a, t) = u_x(b, t) = v_x(a, t) = v_x(b, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+, \end{cases} \quad (2.34)$$

que es un sistema de la forma (2.15), con $\mathbf{u} = (u, v)^T$, $F(\mathbf{u}; \mu) = (f(u, v), g(u, v))^T$, $\Delta = \partial^2 / \partial x^2$ y

$$D = \begin{pmatrix} D_1 & 0 \\ 0 & D_2 \end{pmatrix}.$$

Siguiendo el procedimiento anterior para aproximar las segundas derivadas en cada punto e imponer las condiciones de borde, utilizando la misma discretización espacial y denotando por

$$\hat{\mathbf{u}} = (u_0, u_1, \dots, u_n, v_0, v_1, \dots, v_n)^T,$$

se tiene que la discretización de la segunda derivada de \mathbf{u} viene dada por

$$\frac{\partial^2 \hat{\mathbf{u}}}{\partial x^2} \approx B \hat{\mathbf{u}},$$

donde la matriz B de orden $2(n+1) \times 2(n+1)$ viene dada por

$$B = \begin{pmatrix} A & 0 \\ 0 & A \end{pmatrix},$$

donde A es la matriz de orden $(n+1) \times (n+1)$ dada por (2.30) y, en caso de que se requiera imponer condiciones de borde de tipo periódicas, la matriz A vendrá dada por (2.33). Con esto entonces tenemos que el sistema (2.34) discretizado viene dado por:

$$\frac{\partial \hat{\mathbf{u}}}{\partial t} = F(\hat{\mathbf{u}}; \mu) + \hat{D} B \hat{\mathbf{u}}, \quad (2.35)$$

donde

$$\hat{D} = \begin{pmatrix} D_1 I & 0 \\ 0 & D_2 I \end{pmatrix},$$

$$F(\hat{\mathbf{u}}; \mu) = (f(u_0, v_0; \mu), f(u_1, v_1; \mu), \dots, f(u_n, v_n; \mu), g(u_0, v_0; \mu), g(u_1, v_1; \mu), \dots, g(u_n, v_n; \mu))^T,$$

siendo I la matriz identidad de orden $(n+1) \times (n+1)$. Notemos que el sistema (2.35) tiene la misma forma del sistema (2.31) y por tanto se pueden utilizar los mismos algoritmos de integración numérica en este caso.

donde

$$D_{u,v}F(\hat{\mathbf{u}}^*) = \begin{pmatrix} Q_{11} & Q_{12} \\ Q_{21} & Q_{22} \end{pmatrix},$$

$$Q_{11} = \begin{pmatrix} f_u(u_0, v_0) & & & & \\ & f_u(u_1, v_1) & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & f_u(u_{n-1}, v_{n-1}) & \\ & & & & f_u(u_n, v_n) \end{pmatrix},$$

$$Q_{12} = \begin{pmatrix} f_v(u_0, v_0) & & & & \\ & f_v(u_1, v_1) & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & f_v(u_{n-1}, v_{n-1}) & \\ & & & & f_v(u_n, v_n) \end{pmatrix},$$

$$Q_{21} = \begin{pmatrix} g_u(u_0, v_0) & & & & \\ & g_u(u_1, v_1) & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & g_u(u_{n-1}, v_{n-1}) & \\ & & & & g_u(u_n, v_n) \end{pmatrix},$$

$$Q_{22} = \begin{pmatrix} g_v(u_0, v_0) & & & & \\ & g_v(u_1, v_1) & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & g_v(u_{n-1}, v_{n-1}) & \\ & & & & g_v(u_n, v_n) \end{pmatrix}.$$

El mismo algoritmo se puede utilizar para analizar la estabilidad de una solución de tipo onda viajera pues en la ecuación

$$u_t = f(u) + Du_{xx}$$

se aplica el cambio de variable dado por

$$(\xi, t) = (x + ct, t),$$

obteniendo la ecuación

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -c \frac{\partial u}{\partial \xi} + f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2}, \quad (2.37)$$

donde se puede notar que la solución de onda viajera buscada $U(\xi)$, que satisface (2.16), es una solución estacionaria de (2.37), por lo que se puede utilizar el mismo algoritmo descrito, para analizar la estabilidad de soluciones de tipo onda viajera que satisfagan condiciones de borde de tipo Neumann homogéneas o periódicas, es decir, discretizar la solución y evaluarla en la matriz jacobiana del sistema discretizado espacialmente [89] donde, utilizando en ξ una discretización análoga a la usada con la variable x , se pueden emplear las siguientes aproximaciones para \tilde{u}_ξ , la derivada de la discretización de u en la variable ξ :

$$\tilde{u}_\xi \approx C\tilde{u},$$

Capítulo 3

Análisis de ondas viajeras

Recordemos que el modelo a estudiar introducido en el capítulo 1 viene dado por:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} + u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv; \\ v_t = D_2 v_{xx} + \beta uv - \gamma v(u + v). \end{cases} \quad (3.1)$$

En este capítulo estudiaremos las soluciones de tipo onda viajera de (3.1) y para cumplir tal objetivo, realizamos un reescalamiento temporal y una reparametrización dados, respectivamente, por:

$$t \rightarrow D_2 t, \quad (d, s, b, g, a, m) = \left(\frac{D_1}{D_2}, \frac{1}{D_2}, s\beta, s\gamma, s\alpha, m \right) \in \mathbb{R}_+^5 \times]0, 1[. \quad (3.2)$$

Así el sistema (3.1) se puede reescribir en forma equivalente [7] como:

$$\begin{cases} u_t = d u_{xx} + s u(u - m)(1 - u)(u + v) - a uv; \\ v_t = v_{xx} + b uv - g v(u + v), \end{cases} \quad (3.3)$$

que tiene la forma de (2.15). En varios resultados dados a continuación se deberán dar valores a los parámetros del sistema. Dado que se desea estudiar la influencia de la difusión espacial en el modelo (3.1), entonces dejaremos libre el valor de parámetro $d = D_1/D_2$ que representa la relación entre tasas de difusión de presas y depredadores, respectivamente. Se considerará en este estudio que $s = 1/D_2 = 100$ bajo el supuesto de que la tasa de difusión de depredadores es pequeña. Bajo este supuesto, los valores de parámetros a, b y g son obtenidos al realizar la reparametrización (3.2) a los parámetros dados en la tabla 1.1, obteniendo los valores mostrados en la tabla 3.1. El parámetro m , que corresponde al umbral Allee de presas en ausencia de depredadores y de difusión espacial, también se dejará libre en el estudio de (3.3).

Notemos que el movimiento espacial de poblaciones suele manifestarse mediante agrupaciones y diseminaciones en “oleadas”. Se ha encontrado evidencia de este tipo de comportamiento en varios modelos utilizados para modelar brotes de plagas, concentración química, colonización del espacio por una población, dispersión espacial de epidemias, etc. [1]. Por esta razón resulta apropiado realizar un análisis de soluciones de tipo *onda viajera* a (3.3).

Consideramos entonces la nueva variable independiente $z := x + ct$, donde $c > 0$ es la velocidad de la onda y buscamos soluciones de la forma $U(z) = u(x, t)$, $V(z) = v(x, t)$. Dado que las variables U

Tabla 3.1: Valores de parámetros en estudio, resultantes de la reparametrización de los valores de parámetros extraídos de [24].

Parámetro	Valor
a	24
b	19
g	1
s	100

y V dependen solo de una variable, utilizamos la notación usual $U' = dU/dz$ y $V' = dV/dz$ para las derivadas ordinarias de estas funciones respecto a z . Con esto se tiene:

$$\begin{aligned} u_t &= cU', & u_{xx} &= U'', \\ v_t &= cV', & v_{xx} &= V''. \end{aligned}$$

Reemplazando estas nuevas variables en (3.3) y utilizando las variables auxiliares

$$W = U', \quad R = V',$$

que representan las velocidades de cambio de las poblaciones de presas y depredadores, respectivamente, se obtiene el sistema de 4 ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden dado por:

$$X : \begin{cases} U' = W, \\ V' = R, \\ W' = \frac{c}{d}W - \frac{sU(U-m)(1-U)(U+V)-aUV}{d}, \\ R' = cR - [bUV - gV(U+V)]. \end{cases} \quad (3.4)$$

El espacio de fase biológicamente relevante de (3.4), es el conjunto de puntos $(U, V, W, R) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 \times \mathbb{R}^2$, que es un espacio de 4 dimensiones. El cerebro humano es eficiente captando la profundidad en imágenes planas de objetos 3-dimensionales pero esta habilidad no es tan efectiva en dimensiones mayores [65]. Dado que el sistema (3.4) tiene cuatro variables entonces, para visualizar gráficamente soluciones y propiedades del sistema, habrá que proyectar objetos. La proyección de objetos puede llevar a problemas en su interpretación. Dado que las conexiones homoclínicas y heteroclínicas son intersecciones de variedades invariantes en 4 dimensiones, entonces al proyectar se podrían visualizar falsas intersecciones que es necesario diferenciar de las intersecciones reales. Se hace relevante entonces, justificar las observaciones con la teoría de sistemas dinámicos y ecuaciones diferenciales. En las siguientes secciones se hace un análisis detallado de (3.4).

3.1. Puntos de equilibrio y su estabilidad

El sistema (3.4), posee a lo más 5 puntos de equilibrio:

$$\begin{aligned} p_0 &:= (0, 0, 0, 0), \\ p_m &:= (m, 0, 0, 0), \\ p_1 &:= (1, 0, 0, 0), \\ p_s &:= (p_s^u, p_s^v, 0, 0), \\ p &:= (p^u, p^v, 0, 0), \end{aligned}$$

donde

$$p_s^u = \frac{bs(1+m) + \sqrt{bs\Delta}}{2bs}, \quad p^u = \frac{bs(1+m) - \sqrt{bs\Delta}}{2bs},$$

$$p_s^v = \frac{(b-g)(bs(1+m) + \sqrt{bs\Delta})}{2bsg} = \frac{(b-g)}{g} p_s^u, \quad p^v = \frac{(b-g)(bs(1+m) - \sqrt{bs\Delta})}{2bsg} = \frac{(b-g)}{g} p^u,$$

con $\Delta = -4a(b-g) + bs(m-1)^2$. Cabe destacar que el subíndice de p_s no hace referencia al parámetro s , sino que es utilizado solo para diferenciar los puntos de equilibrio.

Notemos que para asegurar la existencia de p y p_s se requiere que $\Delta \geq 0$. Además, dado que las primeras dos coordenadas de los equilibrios representan densidades de población de presas y depredadores, respectivamente, entonces para que p y p_s sean biológicamente relevantes se debe tener que $p_s^u, p_s^v, p^u, p^v \geq 0$. Para tener más claridad en las restricciones que esto impone sobre los parámetros, establecemos un pequeño resultado que nos proporcionará una idea sobre la estabilidad de p_0 , p_m y p_1 y una guía para analizar las condiciones indicadas:

Lema 3.1.1. Sean

$$\Delta_m^1 := c^2 + 4(g-b)m, \quad \Delta_m^2 := c^2 - 4d(1-m)m^2s,$$

entonces, en el sistema (3.4) se cumple:

1. Para cualquier valor de parámetros, p_0 es un equilibrio no-hiperbólico inestable, con $\dim(W^u(p_0)) = 2$ y $\dim(W^c(p_0)) = 2$.
2. Si $b < g$, entonces p_m es una silla hiperbólica, con $\dim(W^s(p_m)) = 1$ y $\dim(W^u(p_m)) = 3$.
3. Si $b > g$, entonces p_m es un repulsor hiperbólico. Más aún, si $\Delta_m^1 > 0$ y $\Delta_m^2 > 0$, entonces p_m es un nodo repulsor hiperbólico.
4. Si $b < g$, entonces p_1 es una silla hiperbólica con $\dim(W^s(p_1)) = 2$ y $\dim(W^u(p_1)) = 2$.
5. Si $b > g$, entonces p_1 es una silla hiperbólica con $\dim(W^s(p_1)) = 1$ y $\dim(W^u(p_1)) = 3$.

Demostración. La matriz jacobiana de X evaluada en los puntos p_0 , p_m y p_1 viene dada, respectivamente, por:

$$DX(p_0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & \frac{c}{d} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & c \end{pmatrix},$$

$$DX(p_m) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ -\frac{(1-m)m^2s}{d} & \frac{am}{d} & \frac{c}{d} & 0 \\ 0 & (g-b)m & 0 & c \end{pmatrix},$$

$$DX(p_1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ \frac{(1-m)s}{d} & \frac{a}{d} & \frac{c}{d} & 0 \\ 0 & g-b & 0 & c \end{pmatrix}.$$

Denotando por λ_j^i el j -ésimo valor propio del equilibrio p_i , entonces se tiene que

$$\begin{cases} \lambda_{1,2}^0 = 0, \\ \lambda_3^0 = \frac{c}{d} > 0, \\ \lambda_4^0 = c > 0. \end{cases} \quad \begin{cases} \lambda_{1,2}^m = \frac{c \pm \sqrt{\Delta_m^1}}{2}, \\ \lambda_{3,4}^m = \frac{c \pm \sqrt{\Delta_m^2}}{2d}, \end{cases} \quad \begin{cases} \lambda_{1,2}^1 = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4(g-b)}}{2}, \\ \lambda_{3,4}^1 = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4d(1-m)s}}{2d}. \end{cases}$$

Dado que p_0 tiene dos valores propios nulos y dos valores propios inestables, entonces p_0 es un equilibrio no-hiperbólico inestable, lo que prueba 1. Para probar 2, notemos que como $0 < m < 1$, entonces $\Delta_m^2 = c^2 - 4d(1-m)m^2s < c^2$. Si $b < g$, entonces $\Delta_m^1 = c^2 + 4(g-b)m > c^2$. Así se tiene que

$$\lambda_1^m = \frac{c + \sqrt{\Delta_m^1}}{2} > 0,$$

$$\lambda_2^m = \frac{c - \sqrt{\Delta_m^1}}{2} < 0,$$

$$\lambda_{3,4}^m > 0,$$

lo que implica el resultado 2, por el teorema de Hartman-Grobman. Por otro lado notemos que si $b > g$, entonces $\Delta_m^1 < c^2$, teniendo que $\lambda_2^m > 0$. Además, si $\Delta_m^1, \Delta_m^2 > 0$, entonces todos los valores propios de p_m serán reales positivos, lo que concluye el resultado 3. De forma análoga se puede realizar un análisis de signos de los valores propios de p_1 para concluir con las propiedades 4 y 5. \square

Notemos que el lema 3.1.1 nos indica, en particular, que existe un cambio en la dimensión de las variedades invariantes de los puntos p_m y p_1 cuando $b = g$, pero ninguno de estos equilibrios desaparece cuando $b > g$ o $b < g$. Procedemos entonces a establecer qué indican las condiciones requeridas para que p y p_s existan y sean biológicamente relevantes. Así establecemos el siguiente resultado:

Teorema 3.1.2. *Para el sistema (3.4), se tiene:*

1. *Si $b > g$ y $\Delta > 0$, entonces los equilibrios p y p_s son distintos y pertenecen al conjunto*

$$\Omega = \{(U, V, 0, 0) \in \mathbb{R}^4 : U, V > 0\}.$$

2. *Si $b = g$ entonces $\Delta > 0$ y hay un colapso de equilibrios en dos bifurcaciones transcíticas distintas en que $p_s = p_1$ y $p = p_m$.*
3. *Si $\Delta = 0$, entonces los equilibrios p_s y p colapsan en una bifurcación Fold.*

Demostración. Comencemos por probar 1. Es inmediato ver que si $\Delta > 0$ entonces los puntos p y p_s existen y son distintos. Para ver que p y p_s pertenecen a Ω notemos que si $b > g$ y $\Delta > 0$ entonces

$$\begin{aligned} bsm &> -a(b-g) \\ \Leftrightarrow 2bsm &> -4a(b-g) - 2bsm \\ \Leftrightarrow bs(m^2 + 2m + 1) &> -4a(b-g) + bs(m^2 - 2m + 1) \\ \Leftrightarrow b^2s^2(1+m)^2 &> bs\Delta \\ \Leftrightarrow bs(1+m) &> \sqrt{bs\Delta} \\ \Leftrightarrow p_s^u &> p^u > 0. \end{aligned}$$

Dado que $p_s^v = (b - g)p_s^u/g$ y $p^v = (b - g)p^u/g$, entonces se concluye el resultado.

Para probar 2 notemos que si $b = g$, entonces

$$\Delta = bs(m - 1)^2 > 0.$$

Por otro lado, notemos que si $b = g$, entonces $p_s^v = p^v = 0$, mientras que

$$\begin{aligned} & \frac{bs(1 + m) \pm \sqrt{b^2s^2(m - 1)^2}}{2bs} \\ &= \frac{bs(1 + m) \pm bs(1 - m)}{2bs} \\ &= \frac{1 + m \pm (1 - m)}{2}, \end{aligned}$$

lo que implica que

$$\begin{aligned} p_s^u &= 1, \\ p^u &= m. \end{aligned}$$

Lo que implica que $p_s = p_1$ y $p = p_m$. Notemos que ninguno de estos pares de puntos dejan de existir si se cambia la condición $b = g$ por $b > g$ o $b < g$ (en este último caso los equilibrios p y p_s siguen existiendo pero son biológicamente irrelevantes debido a que $p_s^v, p^v < 0$). El cambio en la dimensión de las variedades estables e inestables de los puntos de equilibrio cuando $b = g$, se da como consecuencia de lo establecido en el lema 3.1.1. Este cambio de dimensión de las variedades indica que existe un cambio de estabilidad en los puntos de equilibrio, lo que implica la existencia de una bifurcación transcítica.

Por último, para probar 3, notemos que si $\Delta = 0$, entonces $p_s^u = p^u$ y $p_s^v = p^v$, por lo que $p_s = p$. La diferencia con la condición anterior es que en este caso si $\Delta < 0$ entonces los puntos p y p_s no existen y si $\Delta > 0$ ambos existen y son distintos, lo que ocurre, genéricamente, en una bifurcación Fold. \square

En este punto no se darán detalles sobre las dimensiones de las variedades estables e inestables de los puntos p y p_s pues su análisis es algebraicamente más complicado. Por ejemplo, el polinomio característico de $DX(p)$ viene dado por

$$p(\lambda) = a_4\lambda^4 + a_3\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0,$$

donde

$$a_4 = 1,$$

$$a_3 = -c \left(1 + \frac{1}{d} \right),$$

$$\begin{aligned} a_2 = & \frac{dg \left(\sqrt{bs\Delta} + g(m + 1)s \right) + (m^2 + 1) s\sqrt{bs\Delta} + 2c^2gs - b(m + 1)s \left(dg + (m - 1)^2s \right)}{2dgs} \\ & + \frac{a(b - g) \left\{ -2b\sqrt{bs\Delta} - g\sqrt{bs\Delta} + 4b^2(m + 1)s + bg(m + 1)s \right\} - bdg^2\sqrt{bs\Delta}}{2b^2dgs}, \end{aligned}$$

$$a_1 = \frac{c \left\{ b \left[-b \left((m^2 + 1) s\sqrt{bs\Delta} + g\sqrt{bs\Delta} + g^2(m + 1)s \right) + g^2\sqrt{bs\Delta} + b^2(m + 1)s \left(g + (m - 1)^2s \right) \right] \right\}}{2b^2dgs}$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{c \left\{ a(g-b) \left[-2b\sqrt{bs\Delta} - g\sqrt{bs\Delta} + 4b^2(m+1)s + bg(m+1)s \right] \right\}}{2b^2dgs}, \\
a_0 = & \frac{(g-b) \left\{ -4a^2(b-g)^2 + bs \left[(m^3+1)\sqrt{bs\Delta} + b(-m^4+m^3+m-1)s \right] \right\}}{2bdgs} \\
& + \frac{(g-b) \left(a(b-g) \left(b(m(5m+2)+5)s - 3(m+1)\sqrt{bs\Delta} \right) \right)}{2dg},
\end{aligned}$$

la cual es una expresión algebraica complicada de analizar y resolver. Por esta razón, se dejará el análisis de los puntos de equilibrio p y p_s para la sección 3.3. En lo que sigue, notemos que el lema 3.1.1 nos indicó que p_0 es un equilibrio no-hiperbólico inestable. De acuerdo a lo visto en la sección 2.1.1, existe una variedad central local tangente a $E^c(p_0)$ en p_0 , donde

$$E^c(p_0) = \{(U, V, W, R) \in \mathbb{R}^4 : W = R = 0\}.$$

Para analizar esta variedad central, en la siguiente sección restringiremos el sistema a planos invariantes que nos permitan conocer la dinámica en vecindades de p_0 y de otros equilibrios que estén en dichos planos.

3.2. Planos invariantes

El sistema (3.4) posee dos planos invariantes de dimensión 2:

$$\Pi_1 = \{(U, V, W, R) \in \mathbb{R}^4 : U = W = 0\},$$

$$\Pi_2 = \{(U, V, W, R) \in \mathbb{R}^4 : V = R = 0\},$$

que, biológicamente, se pueden entender como los espacios en que presas o depredadores están extintos, respectivamente.

Podemos notar que $p_0 \in \Pi_1 \cap \Pi_2$. Procedemos entonces a analizar la dinámica en estos planos invariantes para estudiar lo que ocurre en vecindades de p_0 y otros puntos de equilibrio que estén presentes en cada plano.

3.2.1. Análisis en Π_1

En el plano Π_1 se cumple que $U = W = 0$ por lo que (3.4), restringido a Π_1 , viene dado por

$$X_V : \begin{cases} V' = R, \\ R' = cR + gV^2. \end{cases} \quad (3.5)$$

El único equilibrio en este sistema es $\mathbf{0} = (0, 0)$, para el cual se tiene:

$$DX_V(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & c \end{pmatrix}.$$

Los valores propios de esta matriz son $\lambda_1 = 0$ y $\lambda_2 = c > 0$, lo que implica que el origen es un equilibrio no-hiperbólico de este sistema. Sus vectores propios asociados son $v_1 = (1, 0)^T$ y $v_2 =$

$(1, c)^T$, respectivamente. El teorema de la variedad central indica que existe una variedad central local unidimensional invariante $W_{\text{loc}}^c(\mathbf{0})$, que es tangente a v_1 en el origen. Esto implica que $W_{\text{loc}}^c(\mathbf{0})$ puede ser representada localmente como el gráfico de una función $R = R(V)$ que cumple $R(0) = R'(0) = 0$. Haciendo una expansión de esta función en serie de Taylor se tiene que

$$R(V) = \sum_{k=2}^r a_k V^k + \mathcal{O}(V^{r+1}),$$

donde $a_k \in \mathbb{R}$ para todo k y $\mathcal{O}(V^{r+1})$ son términos de orden superior de la serie de Taylor en V , a partir del grado $r + 1$. Estos coeficientes son determinados con la segunda ecuación que debe satisfacer R en (3.5):

$$\begin{aligned} R' &= cR + gV^2 \\ \Leftrightarrow \left(\sum_{k=2}^r a_k V^k + \mathcal{O}(V^{r+1}) \right)' &= c \left(\sum_{k=2}^r a_k V^k + \mathcal{O}(V^{r+1}) \right) + gV^2, \end{aligned}$$

la cual es una ecuación de tipo polinomial en que los coeficientes de cada potencia de V deben coincidir. De esta forma, la variedad central viene determinada localmente por la función

$$R(V) = -\frac{g}{c}V^2 + 2\frac{g^2}{c^3}V^3 - 10\frac{g^3}{c^5}V^4 + \mathcal{O}(V^5). \quad (3.6)$$

Si se restringe (3.5) a la variedad central se tiene la ecuación

$$V' = R = -\frac{g}{c}V^2 + 2\frac{g^2}{c^3}V^3 - 10\frac{g^3}{c^5}V^4 + \mathcal{O}(V^5),$$

lo que permite afirmar que, para $V > 0$ lo suficientemente pequeño, $V' < 0$, por lo que el origen es localmente atractor en esta variedad. La figura 3.1 presenta la gráfica de la función $R(V)$ que determina la variedad central del origen; y $W^u(\mathbf{0})$, tangente a v_2 en $\mathbf{0}$. Las flechas mostradas indican la dirección del flujo en las curvas graficadas y γ es una órbita del sistema, calculada en forma numérica. Cabe destacar que las órbitas relevantes de este sistema, en vecindades de $\mathbf{0}$, son aquellas con una condición inicial arriba de $W^c(\mathbf{0})$ pues si una órbita comienza por arriba de dicha curva, entonces en su punto inicial (V_0, R_0) la órbita cumplirá que $R_0 > R(V_0)$, lo que implica, en el sistema (3.5), que

$$\begin{aligned} R'_0 &= cR_0 + gV_0^2 \\ &> c \left[-\frac{g}{c}V_0^2 + 2\frac{g^2}{c^3}V_0^3 - 10\frac{g^3}{c^5}V_0^4 + \mathcal{O}(V_0^5) \right] + gV_0^2 \\ &= 2\frac{g^2}{c^2}V_0^3 - 10\frac{g^3}{c^4}V_0^4 + \mathcal{O}(V_0^5). \end{aligned}$$

Así, para $V_0 > 0$ lo suficientemente pequeño, se tendrá $R'_0 > 0$, por lo tanto la coordenada R comenzará a aumentar y, apenas se vuelva positiva, la coordenada V comenzará a crecer, impidiendo que esta se vuelva negativa y pierda interpretación biológica. Por otro lado, si una órbita comienza por debajo de la variedad central, esta cumplirá que $R < 0$ en cada uno de sus puntos y, por lo tanto, existirá un tiempo $t_0 < +\infty$ en que $V(t_0) < 0$, lo que no tiene sentido biológico. Así, las órbitas que comienzan debajo de la variedad central no son biológicamente relevantes. La figura 3.2 muestra las variedades $W^u(\mathbf{0})$ y $W^c(\mathbf{0})$ junto a tres órbitas γ_1 , γ_2 y γ_3 con condiciones iniciales por encima de $W^u(\mathbf{0})$; por abajo de $W^u(\mathbf{0})$ y por arriba de $W^c(\mathbf{0})$; y por abajo de $W^c(\mathbf{0})$, respectivamente. Estas órbitas fueron calculadas numéricamente y permiten corroborar la idea de que las únicas órbitas relevantes de (3.5) son aquellas que tienen una condición inicial por arriba de $W^c(\mathbf{0})$ con $V \geq 0$.

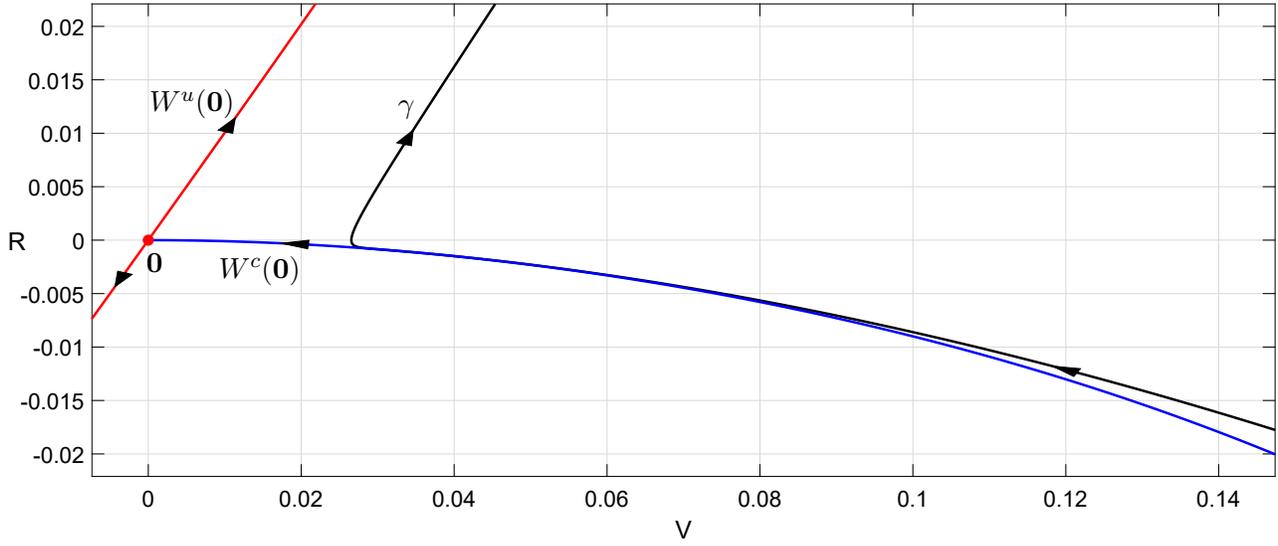


Figura 3.1: Diagrama de fase de (3.5) en una vecindad de $\mathbf{0}$ en el plano VR , con $c = g = 1$. $W^u(\mathbf{0})$ es la variedad inestable de $\mathbf{0}$, mientras que $W^c(\mathbf{0})$ es su variedad central. γ es la gráfica de una solución de (3.5) con una condición inicial por arriba de $W^c(\mathbf{0})$.

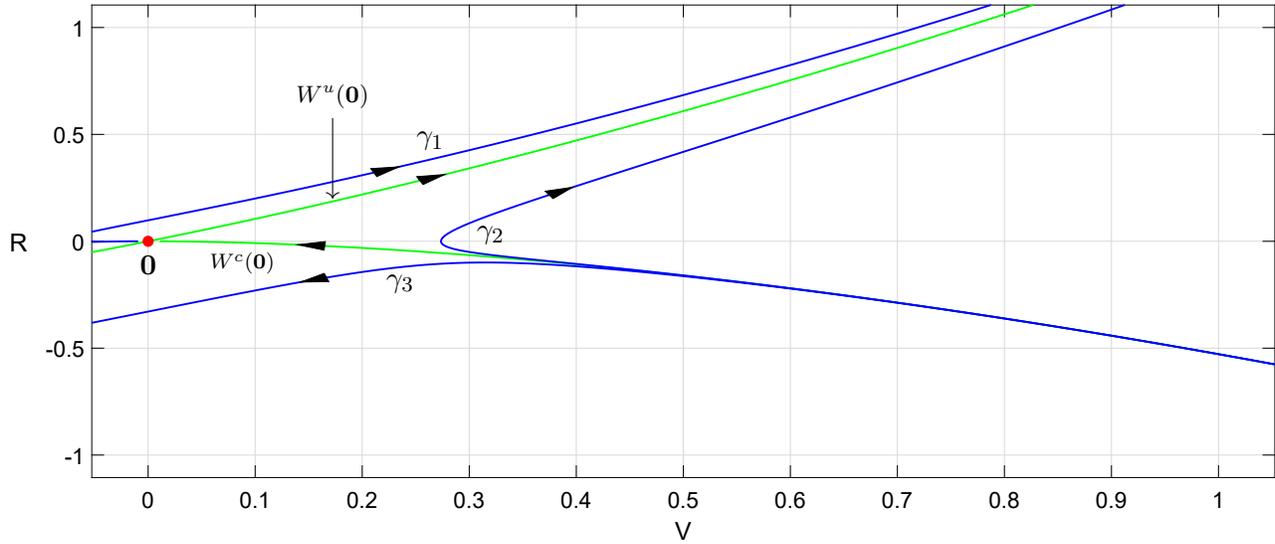


Figura 3.2: Diagrama de fase de (3.5) en una vecindad de $\mathbf{0}$ el plano VR , con $c = g = 1$. γ_1 es la gráfica de una solución de (3.5) con una condición inicial por arriba de $W^u(\mathbf{0})$, mientras que γ_2 es una solución de (3.5) con una condición inicial por arriba de $W^c(\mathbf{0})$ y por abajo de $W^c(\mathbf{0})$. Por último, γ_3 es la gráfica de una solución de (3.5) con una condición inicial por abajo de $W^c(\mathbf{0})$.

3.2.2. Análisis en Π_2

En el plano Π_2 se cumple que $V = R = 0$ por lo que (3.4), restringido a Π_2 , viene dado por

$$X_U : \begin{cases} U' = W, \\ W' = \frac{c}{d}W - \frac{sU^2(U-m)(1-U)}{d}. \end{cases} \quad (3.7)$$

Este sistema posee tres equilibrios: $\mathbf{0} = (0, 0)$, $(m, 0)$ y $(1, 0)$, que corresponden a las restricciones de p_0 , p_m y p_1 a Π_2 , respectivamente. Para estos equilibrios se tienen los siguientes resultados:

Lema 3.2.1. *Para todo $(a, b, c, g, s, m) \in (\mathbb{R}^+)^5 \times (0, 1)$ se cumple que*

1. $(m, 0)$ es un repulsor hiperbólico.
2. $(1, 0)$ es una silla hiperbólica.

Demostración. El diferencial de X_U viene dado por

$$DX_U(U, W) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{s}{d}[4U^3 - 3(m+1)U^2 + 2mU] & \frac{c}{d} \end{pmatrix}.$$

Así se tiene que DX_U en $(m, 0)$ y $(1, 0)$ viene dado, respectivamente, por

$$DX_U(m, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{s}{d}m^2(m-1) & \frac{c}{d} \end{pmatrix}, \quad DX_U(1, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{s}{d}(1-m) & \frac{c}{d} \end{pmatrix},$$

de donde se tiene que los valores propios asociados a $(m, 0)$ y $(1, 0)$ son, respectivamente:

$$\lambda_{\pm}^m = \frac{c \pm \sqrt{c^2 - 4sdm^2(1-m)}}{2d},$$

$$\lambda_{\pm}^1 = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4sd(1-m)}}{2d}.$$

Dado que $0 < m < 1$, entonces se tiene que

$$c^2 - 4sdm^2(1-m) < c^2,$$

por lo tanto $\lambda_{\pm}^m > 0$, lo que prueba 1. Por otro lado, notemos que $c^2 + 4sd(1-m) > c^2$, por lo tanto

$$\lambda_+^1 = \frac{c + \sqrt{c^2 + 4sd(1-m)}}{2d} > 0,$$

$$\lambda_-^1 = \frac{c - \sqrt{c^2 + 4sd(1-m)}}{2d} < 0,$$

por lo tanto $(1, 0)$ tiene una dirección repulsora y una atractora, lo que prueba 2. \square

Lema 3.2.2. *Para todo $(a, b, c, g, s, m) \in (\mathbb{R}^+)^5 \times (0, 1)$, $\mathbf{0}$ es una silla no-hiperbólica con una variedad central unidimensional dada localmente por*

$$W(U) = -\frac{ms}{c}U^2 + \frac{s(c^2(1+m) + 2dm^2s)}{c^3}U^3 - \frac{c^4s + 5c^2dms^2(1+m) + 10d^2m^3s^3}{c^5}U^4 + \mathcal{O}(U^5).$$

Demostración. Notemos que

$$DX_U(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & \frac{c}{d} \end{pmatrix},$$

por lo tanto los valores propios de esta matriz vienen dados por

$$\begin{cases} \lambda_1^0 = 0, \\ \lambda_2^0 = \frac{c}{d} > 0, \end{cases}$$

Dado que $\lambda_1^0 = 0$, se tiene que el origen es un equilibrio no-hiperbólico.

Los vectores propios de $DX_U(\mathbf{0})$ asociados a λ_1^0 y λ_2^0 son $v_1^0 = (1, 0)^T$ y $v_2^0 = (c, d)^T$, respectivamente. Para mostrar que el origen es un punto de tipo silla es importante estudiar la variedad central local tangente a v_1^0 en $\mathbf{0}$. De manera análoga a la utilizada anteriormente, se tiene que esta variedad viene determinada, localmente, por la función

$$W(U) = -\frac{ms}{c}U^2 + \frac{s(c^2(1+m) + 2dm^2s)}{c^3}U^3 - \frac{c^4s + 5c^2dms^2(1+m) + 10d^2m^3s^3}{c^5}U^4 + \mathcal{O}(U^5). \quad (3.8)$$

Es importante notar que si se restringe (3.7) a la variedad central se tiene la ecuación:

$$U' = W = -\frac{ms}{c}U^2 + \frac{s(c^2(1+m) + 2dm^2s)}{c^3}U^3 - \frac{c^4s + 5c^2dms^2(1+m) + 10d^2m^3s^3}{c^5}U^4 + \mathcal{O}(U^5),$$

lo que permite afirmar que, para $U > 0$ lo suficientemente pequeño se tiene $U' < 0$, por lo que localmente en esta variedad, el origen es atractor, lo que implica que $\mathbf{0}$ tiene una componente atractora y una repulsora, lo que concluye la demostración del lema. \square

La figura 3.3 presenta la gráfica de la función $W(U)$ que determina la variedad central del origen; y $W^u(\mathbf{0})$, tangente a v_2^0 en $\mathbf{0}$. Las flechas indican la dirección del flujo en cada una de estos espacios y la curva γ es una órbita del sistema, calculada en forma numérica. Análogo al caso anterior, si una órbita tiene una condición inicial por debajo de la variedad central, entonces esta cumplirá que $W < 0$ en cada uno de sus puntos y, por lo tanto, existirá un tiempo $t_0 < +\infty$ en que $U(t_0) < 0$, lo que no tiene sentido biológico. Así, las órbitas que comiencen por debajo de la variedad central no son biológicamente relevantes. Por otro lado, contrario al caso anterior, las órbitas que tengan una condición inicial por arriba de $W^c(\mathbf{0})$, no necesariamente tienen sentido biológico. A continuación se dará una idea al respecto, con un análisis no solo en vecindades de $\mathbf{0}$, sino que a una vecindad que incluya a los tres equilibrios $\mathbf{0}$, $(m, 0)$ y $(1, 0)$.

Para completar el análisis en el plano Π_2 , la figura 3.4 muestra las variedades invariantes de los equilibrios $\mathbf{0}$ y $(1, 0)$, además de las órbitas γ_1 y γ_2 calculadas numéricamente, que se pueden ver en el retrato de fase de (3.7) en el plano UW , cuando $(c, d, m, s) = (1, 2.4, 0.5, 100)$. Allí se puede observar que en este plano existe una conexión heteroclínica (frente de onda) desde $(m, 0)$ a $\mathbf{0}$. Esto implica que si la condición inicial del sistema no tiene depredadores y solo tiene presas, es posible que las presas se extingan en todo el espacio, a medida que avanza el tiempo. Por otro lado, $W^u(m, 0)$ se encuentra conectada con $W^s(1, 0)$, pero esta conexión pasa por el conjunto de puntos en que $U < 0$, el cual no tiene interpretación biológica, por lo que se hace irrelevante. Además, la órbita γ_1 nos da una idea del comportamiento de las soluciones que comienzan a la izquierda del equilibrio $(1, 0)$, pero que no se encuentran en $W^c(\mathbf{0})$: por continuidad, cada una de esas órbitas seguirá un camino similar al de la

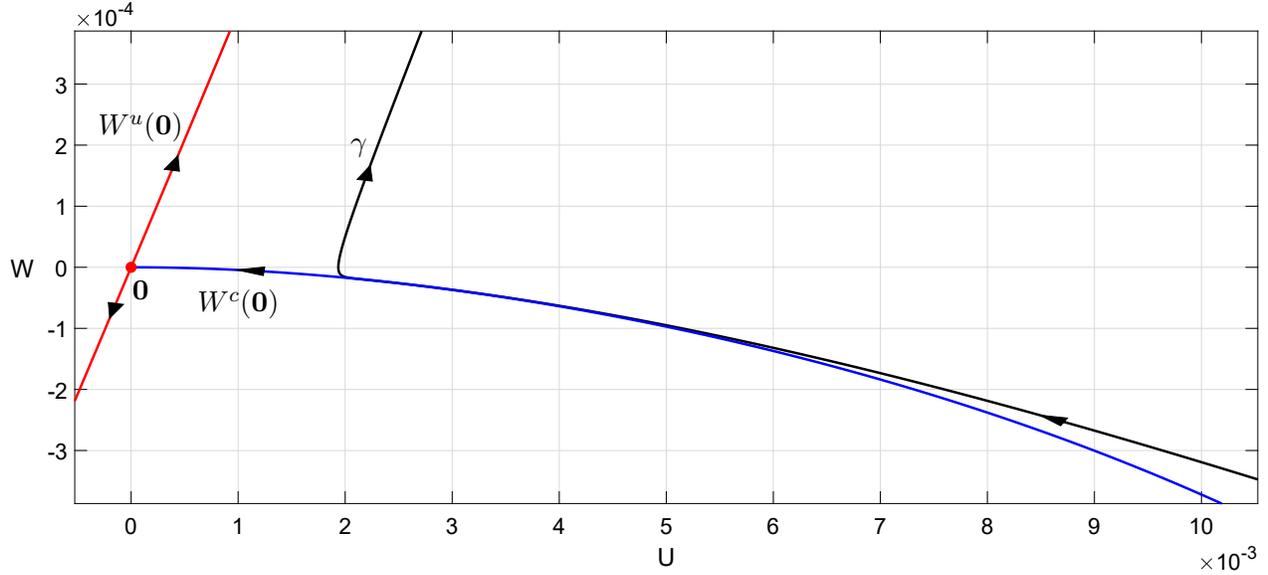


Figura 3.3: Diagrama de fase de (3.7) en una vecindad del origen en el plano UW con $(c, d, m, s) = (1, 2.4, 0.0463358, 100)$. $W^u(\mathbf{0})$ es la variedad inestable de $\mathbf{0}$, mientras que $W^c(\mathbf{0})$ es su variedad central. γ es una solución de (3.7) con una condición inicial por encima de $W^c(\mathbf{0})$.

curva γ_1 y, por lo tanto, todas esas órbitas pasarán por el conjunto de puntos en que $U < 0$, perdiendo interpretación biológica. Similarmente, la órbita γ_2 nos da una idea del comportamiento de las soluciones con condición inicial por abajo del equilibrio $(1, 0)$: por continuidad, cada una de esas órbitas seguirá un camino similar al de la curva γ_2 y, por lo tanto, todas esas órbitas pasarán por el conjunto de puntos en que $U < 0$, perdiendo interpretación biológica. Así, la única órbita relevante que comienza por abajo de $W^s(1, 0)$ en este plano, es el frente de onda entre $(m, 0)$ y $\mathbf{0}$. Por otro lado, según lo enunciado en los lemas 3.2.1 y 3.2.2, los equilibrios $\mathbf{0}$, $(m, 0)$ y $(1, 0)$ no cambian su estabilidad (son siempre hiperbólicos). Además, la intersección de las variedades invariantes $W^c(\mathbf{0})$ y $W^u(m, 0)$ que dan lugar a los frentes de onda, son transversales, por lo que este análisis es genérico en una vecindad de los valores de parámetros considerados.

Dado que p_0 tiene dos valores propios nulos según lo visto en el lema 3.1.1, entonces $W^c(p_0)$ es una superficie de dos dimensiones cuyas intersecciones con Π_1 y Π_2 coinciden con las variedades centrales dadas localmente por las gráficas de (3.6) y (3.8), respectivamente. Además, las direcciones atractoras y repulsoras de los puntos $(0, 0)$, $(m, 0)$ y $(1, 0)$, en los planos invariantes, coinciden con las restricciones de direcciones atractoras y repulsoras de p_0 , p_m y p_1 en \mathbb{R}^4 , a los planos invariantes respectivos. Así, el estudio de la dinámica en los planos invariantes nos proporciona información acerca de la dinámica local, en vecindades de cada equilibrio, del sistema (3.4) en \mathbb{R}^4 . La figura 3.5 muestra un diagrama de la dinámica en vecindades de cada equilibrio en los planos Π_1 y Π_2 para cualquier valor de parámetros. Los puntos en Π_1 y Π_2 no son etiquetados para no atosigar el espacio en ciertas regiones del diagrama, aunque los puntos coinciden con los analizados previamente sobre dichos planos. Los puntos p y p_s se muestran sobre el plano

$$\Pi_3 := \{(U, V, W, R) \in \mathbb{R}^4 : W = R = 0\},$$

y las flechas que salen de los puntos $(U, W) = (m, 0)$ y $(U, W) = (1, 0)$ hacia fuera de Π_2 representan la dirección del flujo hacia fuera de dicho plano, dominada por los valores propios mostrados en el lema 3.1.1.

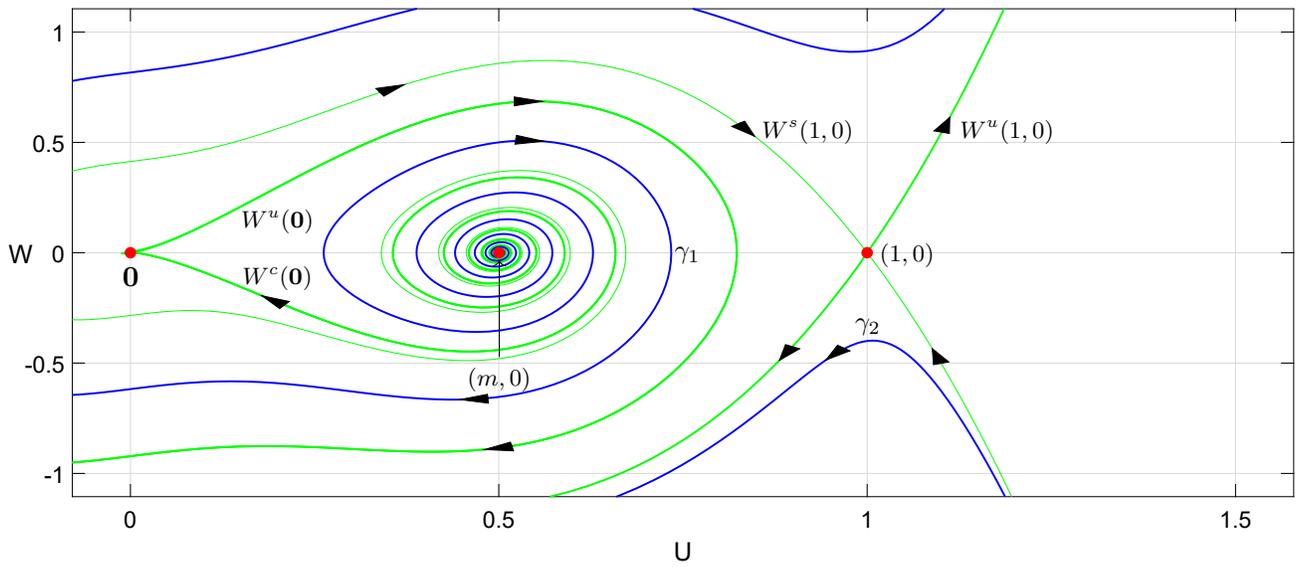


Figura 3.4: Retrato de fase de (3.7) en el plano UW , cuando $(c, d, m, s) = (1, 2.4, 0.5, 100)$.

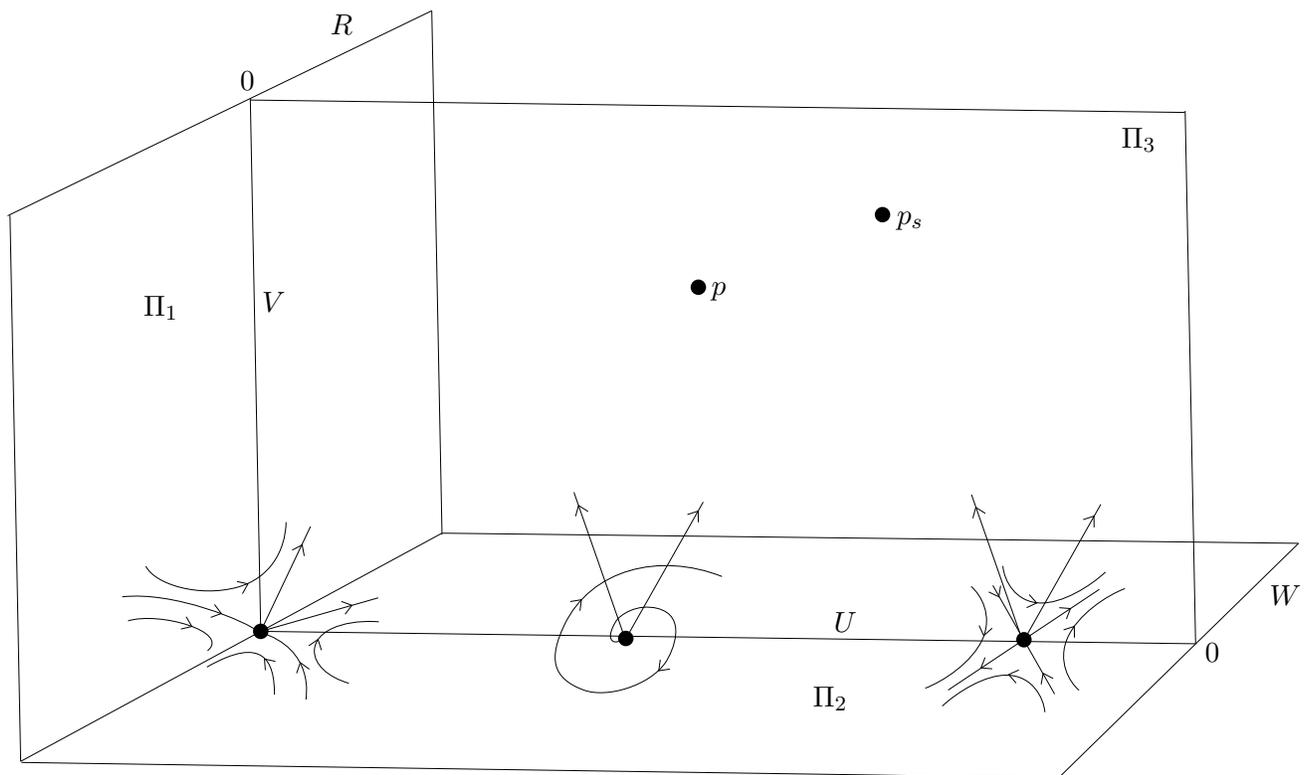


Figura 3.5: Diagrama de la dinámica en vecindades de cada punto de equilibrio en los planos Π_1 y Π_2 .

3.3. Análisis de bifurcación

Los resultados anteriores dan una idea de lo que pasa en los planos invariantes Π_1 y Π_2 , en que una de las poblaciones se encuentra extinta. Además, el teorema 3.1.2 nos indica condiciones para la existencia de los equilibrios p y p_s , para que estos sean distintos, y condiciones para que se ubiquen en Ω , donde existe coexistencia de especies. Para dar una idea un poco más clara de lo que ocurre en vecindades de los equilibrios p y p_s , que conllevan un gran interés biológico, se realiza un diagrama de bifurcación en AUTO con los parámetros d y m libres, fijando los parámetros a, b, g, s en los valores mostrados en la tabla 3.1, en que se cumple que $b > g$; además del parámetro $c = 1$, que se escoge como un parámetro inicial para estudiar las soluciones del sistema (3.4). Es importante notar que c no es un parámetro propio del modelo, sino que está asociado a las soluciones en estudio.

Con los valores de parámetros en consideración se puede formular un resultado que se tiene como consecuencia del reemplazo de los valores de parámetros en consideración, en el teorema 3.1.2:

Corolario 3.3.1. :

1. Si $0 < m < 0.0463367$, entonces los equilibrios p y p_s son distintos y pertenecen al conjunto Ω .
2. Si $m = 0.0463367$, entonces los equilibrios p y p_s colapsan en una bifurcación Fold. □

La figura 3.6 muestra el diagrama de bifurcación que incluye bifurcaciones tanto locales como globales de p y p_s , en el espacio de parámetros $(m, d) \in [0.0463355, 0.0463369] \times [0, 3]$. En este diagrama, los subíndices p y s de los nombres de las curvas, hacen referencia al punto que pasa por dicha bifurcación (p y p_s , respectivamente). En particular, H_p^- representa una curva de bifurcación de Hopf supercrítica, que intersecta a la curva de bifurcación Fold, F, en una bifurcación Zero-Hopf, ZH, de codimensión dos. La curva H_p^- termina en una vecindad del punto ZH, en que ocurre una bifurcación de Hopf generalizada GH, de codimensión dos, no mostrada en el diagrama. Por otro lado, H_p^+ es una curva de bifurcación de Hopf subcrítica, que comienza en este punto de bifurcación GH y termina en el extremo izquierdo del diagrama. Las curvas PD y NS representan bifurcaciones de duplicación de período y Neimark-Sacker, respectivamente, por las que pasa el ciclo γ , bifurcado desde p cuando el punto (m, d) cruza la curva H_p^- . El punto de bifurcación R_2 representa una resonancia fuerte de codimensión dos, en que los 2 valores propios complejos conjugados que tiene el punto fijo asociado a Γ en la aplicación de Poincaré en la curva de bifurcación NS, se hacen iguales a -1. Por su parte, la curva h_s representa una curva de bifurcación homoclínica por la que pasa p_s , y las curvas h_p^- y h_p^+ son curvas de bifurcación homoclínica de Shilnikov silla-foco, y S_n representa un punto en que ocurre una bifurcación homoclínica de Shilnikov silla-nodo neutra, de codimensión dos. Los dos puntos marcados en el diagrama, que corresponden a los puntos finales de las curvas h_p^+ y h_s , representan puntos en que el error numérico impidió realizar continuación de dichas curvas de bifurcación en AUTO. Posteriormente se volverá a destacar este punto, dando una posible explicación al respecto.

Cabe destacar que las únicas curvas del diagrama 3.6 que se podrían encontrar analíticamente, son las curvas F, H_p^+ y H_p^- , además del punto ZH, de codimensión 2, pues se pueden obtener al estudiar propiedades locales del sistema (3.4). La determinación de todas las otras curvas de bifurcación requiere de aproximaciones numéricas, pues corresponden a fenómenos globales o a fenómenos que ocurren en la aplicación de retorno de Poincaré, que no es conocida en forma explícita.

Por otro lado, en la curva de bifurcación NS ocurren otras resonancias fuertes, R_1 y R_3 , no mostradas en el diagrama 3.6; en que los valores propios complejos conjugados de norma 1 que tiene el punto fijo asociado a Γ en la aplicación de retorno de Poincaré, se hacen iguales a 1 y $\pm i$, respectivamente. Esto

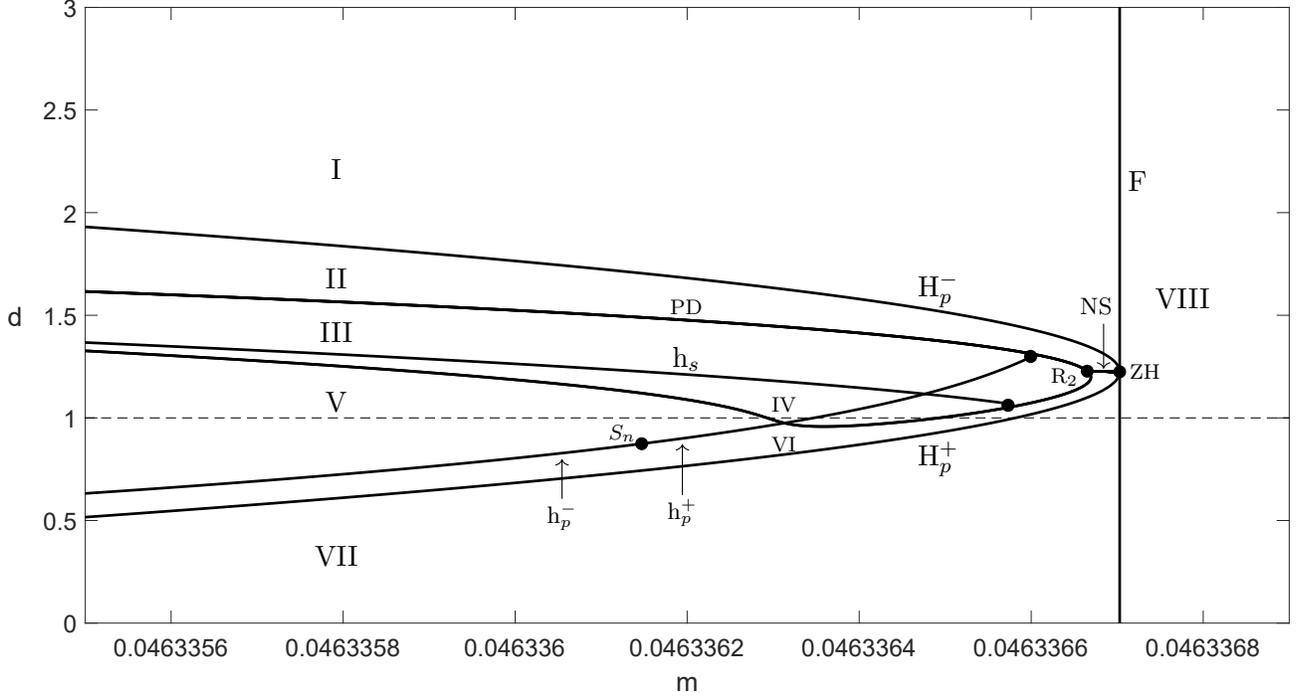


Figura 3.6: Diagrama de bifurcación en el espacio de puntos $(m, d) \in [0.0463355, 0.0463369] \times [0, 3]$. La línea discontinua corresponde a la recta $d = 1$, en que $D_1 = D_2$.

indica que para cualquier punto (m, d) , en vecindades de la curva de bifurcación NS, podría existir caos en el retrato de fase de (3.4).

Las curvas de bifurcación del diagrama 3.6, dividen una parte del espacio de parámetros en las regiones abiertas I-VIII mostradas. La región VIII se encuentra acotada a su izquierda por la curva F, mientras que la región I está acotada a su derecha por la curva F e inferiormente por la curva H_p^- . Por su parte, la región II se encuentra acotada por las curvas H_p^- , NS, PD, mientras que la región III se encuentra acotada por las curvas PD, h_p^+ y h_s . Por otro lado, la región IV se encuentra acotada por las curvas h_s , h_p^+ y PD, mientras que la región V se encuentra acotada por las curvas PD, h_p^- y h_p^+ . Por su parte, la región VI se encuentra acotada entre las curvas h_p^- , h_p^+ , PD, NS, H_p^+ y, por último, la región VII se encuentra acotada superiormente por la curva H_p^+ y a su derecha por la curva F. Si bien la recta $d = 1$ no la estamos utilizando para separar regiones, es importante diferenciar los fenómenos que ocurren arriba y abajo de ella porque recordemos que si $d > 1$, entonces las presas tienen una tasa de difusión más alta que los depredadores, mientras que si $d < 1$, entonces las presas tienen una tasa de difusión más baja que los depredadores. Los detalles de qué ocurre en algunas de estas regiones y curvas de bifurcación se da a continuación.

En particular, de acuerdo a los objetivos planteados, un fenómeno de interés en este trabajo son las bifurcaciones homoclínicas que tienen lugar en las curvas h_s , h_p^- y h_p^+ , pues las conexiones homoclínicas representan pulsos de onda que conllevan coexistencia de especies en el largo plazo. En particular, la figura 3.7(a) muestra una proyección, sobre el espacio UVW , de la órbita homoclínica a p_s , denominada Γ_s , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.2080156) \in h_s$. Por su parte, la figura 3.7(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_s . Aquí se puede ver que la forma con que viaja la onda en el espacio, siempre tiene una relación favorable entre cantidad de presas y cantidad de depredadores, es decir, hay

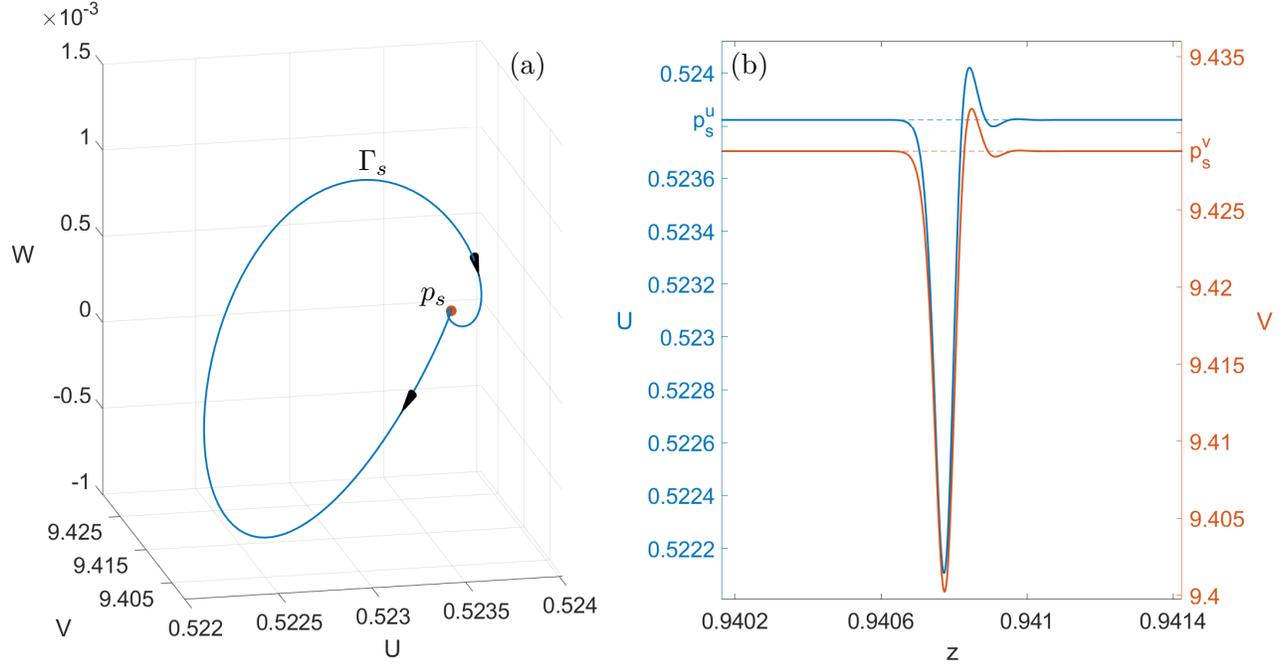


Figura 3.7: En el panel (a) se muestra Γ_s , órbita homoclínica a p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$, mientras que en el panel (b) se muestran las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_s , en azul y rojo, respectivamente.

más depredadores donde hay más presas, como es de esperar.

Teorema 3.3.2. *La órbita homoclínica Γ_s , que conecta p_s consigo mismo en el largo plazo, es una órbita homoclínica foco-foco de Shilnikov en cada uno de los valores de parámetros de la curva h_s .*

Demostración. En cada punto $(m, d) \in h_s$ se cumple que p_s es hiperbólico y $\dim(W^u(p_s)) = 2$. Así, el punto p_s tiene 2 valores propios estables, $\lambda_1^s(m, d)$ y $\lambda_2^s(m, d)$; y dos valores propios inestables, $\lambda_1^u(m, d)$ y $\lambda_2^u(m, d)$. La configuración que tienen estos valores propios en función del punto $(m, d) \in h_s$ se muestra en la figura 3.8. Allí se puede notar que, para todos los puntos $(m, d) \in h_s$, todos los valores propios de p_s tienen parte real no-nula y son complejos-conjugados, por lo que p_s es un equilibrio hiperbólico foco-foco que cumple, además, con $\sigma_2 = 2\text{Re}(\lambda_{1,2}^s(m, d)) + 2\text{Re}(\lambda_{3,4}^s(m, d)) > 0$. \square

Según lo visto en la sección 2.1.1.2, el teorema 3.3.2 nos indica que el sistema (3.4) presenta caos homoclínico de Shilnikov cuando $(m, d) \in h_s$. Esto indica que, en vecindades de la órbita homoclínica Γ_s , existe una cantidad infinita de órbitas periódicas de tipo silla que producen una alta sensibilidad a condiciones iniciales en vecindades de la órbita homoclínica formada. Además, como $\sigma_2 > 0$, entonces no existen órbitas periódicas estables en vecindades de Γ_s , por lo que cualquier condición inicial en una vecindad de Γ_s podría comportarse de manera errática todo el tiempo, lo que haría impredecible la dinámica de poblaciones en el espacio, a medida que avanza el tiempo.

Por otro lado, notemos que las curvas de bifurcación h_p^- y h_p^+ colapsan en el punto S_n , que representa una bifurcación de codimensión 2. El análisis respecto a la curva de bifurcación $h_p = h_p^- \cup S_n \cup h_p^+$, se puede resumir en el siguiente resultado.

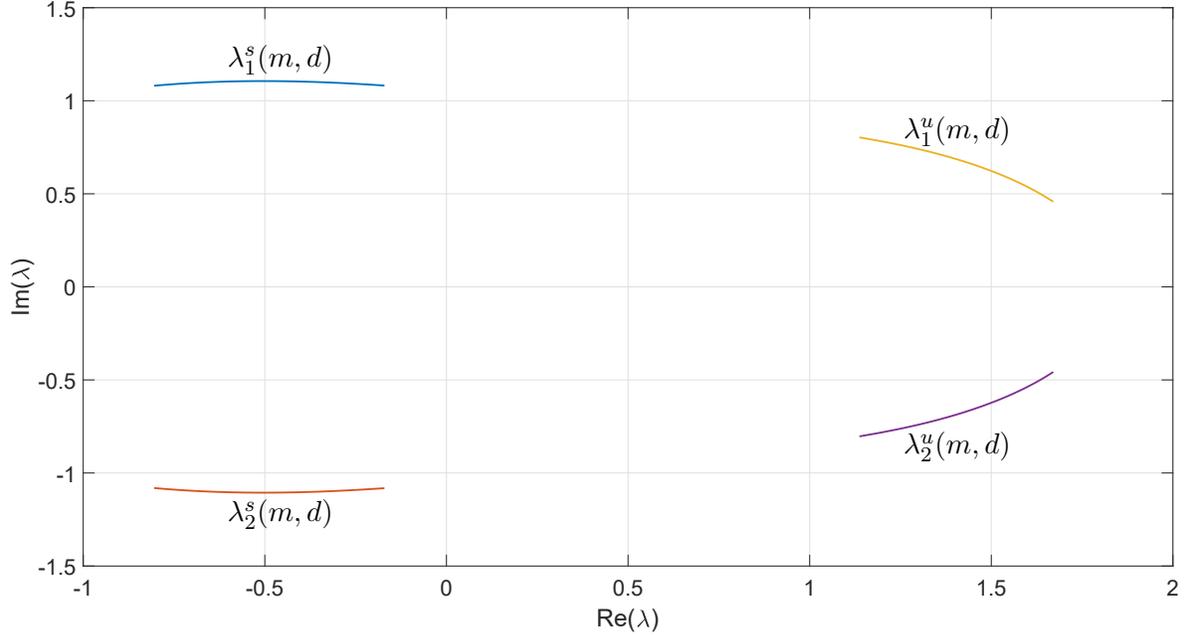


Figura 3.8: Valores propios de p_s , $\lambda_1^s(m, d)$, $\lambda_2^s(m, d)$, $\lambda_3^u(m, d)$ y $\lambda_4^u(m, d)$ en función del valor de $(m, d) \in h_s$.

Teorema 3.3.3. *La órbita homoclínica Γ_p , que conecta p consigo mismo en el largo plazo, es una órbita homoclínica silla-foco de Shilnikov en cada uno de los valores de parámetros $(m, d) \in h_p$. Más aún, si $(m, d) \in h_p^+$, entonces $\sigma > 0$; si $(m, d) \in h_p^-$, entonces $\sigma < 0$; y si $(m, d) = S_n$, entonces $\sigma = 0$.*

Demostración. Para cualquier punto $(m, d) \in h_p$, p tendrá un valor propio estable $\lambda_1(m, d)$, y tres valores propios inestables, $\lambda_2(m, d)$, $\lambda_3(m, d)$ y $\lambda_4(m, d)$. En particular, para los valores de parámetros $(m, d) = (0.0463358, 0.7255163) \in h_p^-$, se tiene que los valores propios de p vienen dados por

$$\lambda_1 = -0.7078352,$$

$$\lambda_2 = 1.3671400,$$

$$\lambda_3 = 0.8595120 + 2.8951799i,$$

$$\lambda_4 = 0.8595120 - 2.8951799i,$$

de donde se tiene que los valores propios principales inestables son λ_3 y λ_4 , y el valor propio principal estable es λ_1 . Para verificar el signo de σ , se considera una reversión de tiempo en (3.4), que no cambia el comportamiento del sistema sino que solo invierte la orientación de las órbitas. Con este cambio, se tendrá que estos valores propios solo cambian su signo, con lo que se tendrá

$$\lambda_1^* = 0.7078352,$$

$$\lambda_2^* = -1.3671400,$$

$$\lambda_3^* = -0.8595120 - 2.8951799i,$$

$$\lambda_4^* = -0.8595120 + 2.8951799i.$$

Así se puede ver que la cantidad silla $\sigma = \text{Re}(\lambda_{3,4}^*) + \lambda_1^*$ es negativa. La figura 3.9 muestra la configuración que tienen los valores propios de p en cada punto $(m, d) \in h_p$, luego de realizar la inversión de tiempo.

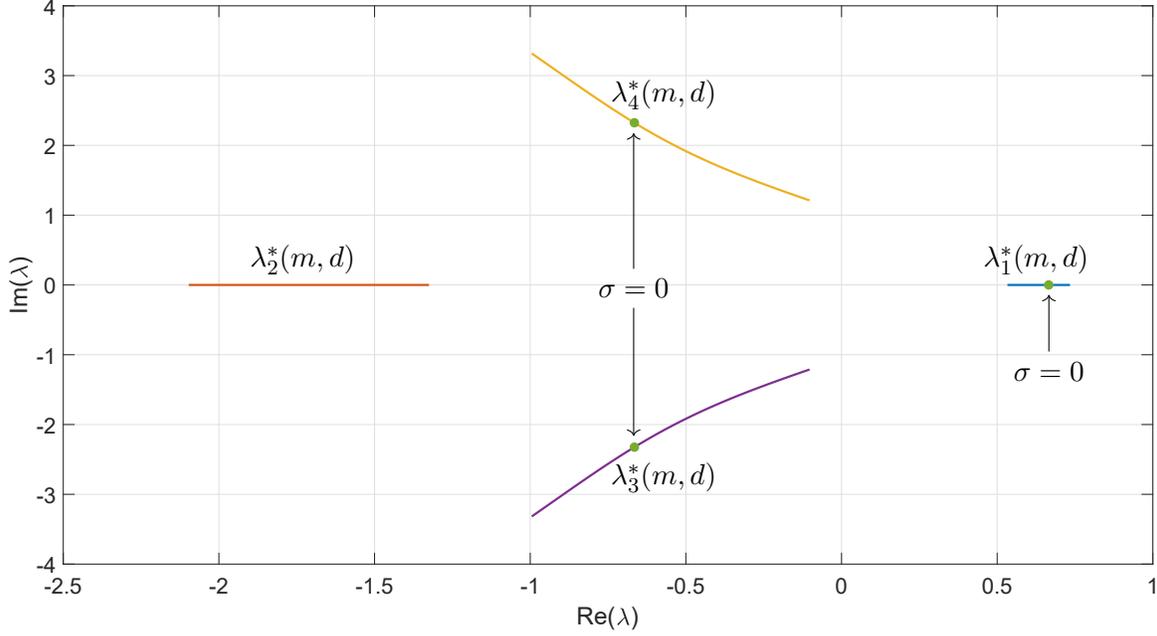


Figura 3.9: Valores propios de p al invertir la dirección del tiempo, $\lambda_1^*(m, d)$, $\lambda_2^*(m, d)$, $\lambda_3^*(m, d)$ y $\lambda_4^*(m, d)$, en función del valor de $(m, d) \in h_p$.

El punto marcado sobre cada una de las curvas $\lambda_1^*(m, d)$, $\lambda_3^*(m, d)$ y $\lambda_4^*(m, d)$, corresponde al valor que toman los valores propios cuando $(m, d) = S_n$, en que $\sigma = 0$. En la figura 3.9 se puede ver que los valores propios principales de p (luego del cambio en la orientación del tiempo), para todos los puntos $(m, d) \in h_p$, son $\lambda_1^*(m, d)$ y $\lambda_{3,4}^*(m, d)$, por lo que esta configuración nos permite calcular σ para todo $(m, d) \in h_p$, con la fórmula $\sigma(m, d) = \text{Re}(\lambda_{3,4}^*(m, d)) + \lambda_1^*(m, d)$.

En resumen, dado que $\sigma = 0$ solo para un valor $(m, d) \in h_p$ y σ es una función continua, entonces dado que vimos que para un punto en h_p^- se tiene que $\sigma < 0$, entonces para todo $(m, d) \in h_p^-$ se tiene que $\sigma < 0$, mientras que para todo $(m, d) \in h_p^+$ se tiene que $\sigma > 0$. En cualquiera de estos casos, la bifurcación homoclínica es de codimensión 1. Por último en la bifurcación silla-foco neutra, también conocida como *transición de Belyakov* [57], se tiene que $\sigma = 0$ y la bifurcación homoclínica es de codimensión 2. \square

El teorema 3.3.3 nos indica que si $(m, d) \in h_p^-$, entonces se bifurca una única órbita periódica Γ hacia un lado de h_p^- , que aparece cuando la órbita homoclínica se rompe. Por otro lado, cuando $(m, d) \in h_p^+$, se tiene que existe una cantidad infinita de órbitas periódicas de período arbitrariamente alto en vecindades de Γ_p , lo que nos indica la existencia de un comportamiento caótico en vecindades de dicha trayectoria, lo que implica que tendremos sensibilidad a las condiciones iniciales y comportamiento impredecible de las poblaciones en el espacio, a medida que pasa el tiempo.

Además de los resultados mostrados, notemos que h_s y h_p tienen una intersección no vacía, como se puede ver en el diagrama 3.6. En este punto existe una órbita homoclínica Γ_s , que conecta p_s consigo mismo en el largo plazo, y una órbita homoclínica Γ_p , que conecta p consigo mismo en el largo plazo. La figura 3.10(a) muestra una proyección de las dos órbitas homoclínicas al espacio UVW para el valor de parámetros $(m, d) \in h_s \cap h_p$. Por su parte, las figuras 3.10(b1) y 3.10(b2) muestran las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_s y Γ_p , respectivamente. En las series de tiempo mostradas se puede apreciar el perfil espacial que llevarán estas ondas, a medida que el tiempo avanza. Cada onda viajera

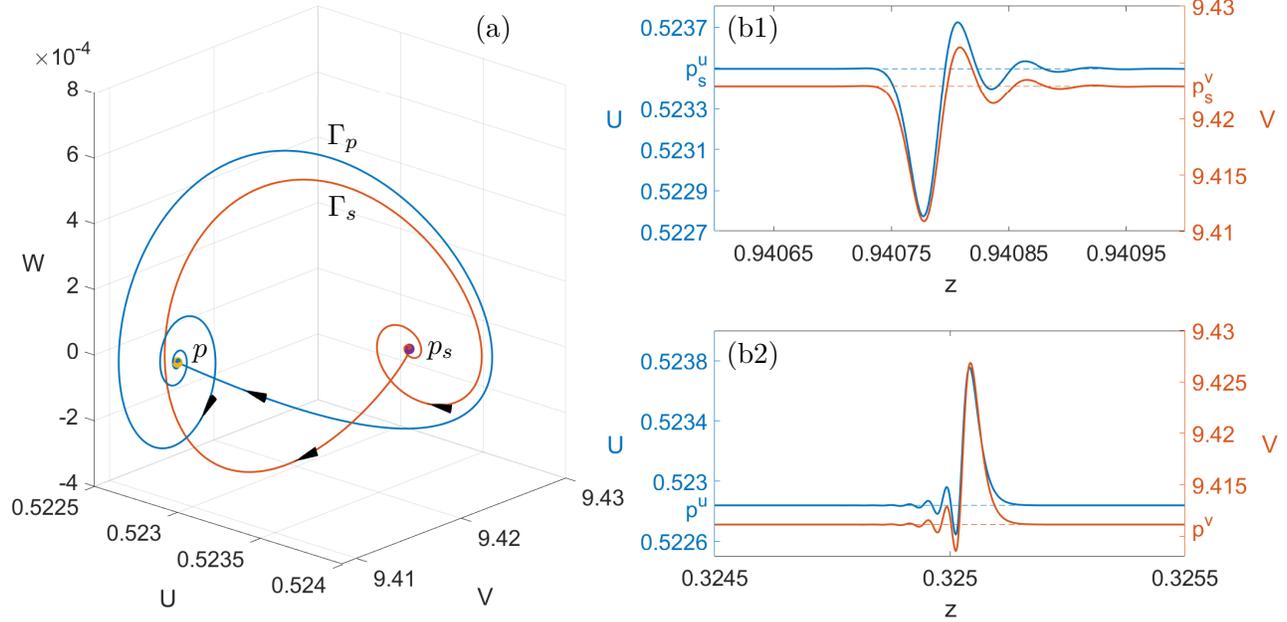


Figura 3.10: En el panel (a) se muestran Γ_s y Γ_p , órbitas homoclínicas a p_s y a p , respectivamente; existentes cuando $(m, d) = (0.046336476, 1.11668) \in h_s \cap h_p$. Por su parte, el panel (b1) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_s , mientras el panel (b2) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_p .

representa un pulso de onda distinto, en que existe una mayor cantidad de depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperar.

Es importante notar que cuando $(m, d) \in \text{VIII}$, no existen los equilibrios p ni p_s . Por otro lado, cuando el punto (m, d) cruza la curva F hacia la región I, aparecen los equilibrios hiperbólicos p y p_s y se cumple que $\dim(W^u(p)) = 1$ y $\dim(W^u(p_s)) = 2$. Cuando el punto (m, d) pasa a través de la curva H_p^- hacia la región II, se bifurca un ciclo límite Γ desde p , y se tiene que $\dim(W^u(p)) = 3$ y $\dim(W^u(p_s)) = 2$. Por otro lado, cuando el punto (m, d) cruza la curva PD hacia la región III, se bifurca un ciclo Γ^2 a partir de Γ , que da dos vueltas antes de cerrarse y tiene aproximadamente el doble de período. Por otro lado, cuando el punto (m, d) está en la región III acercándose a la curva h_s , Γ aumenta su período hasta que $(m, d) \in h_s$, en que Γ colapsa con p_s , formando la órbita homoclínica Γ_s , descrita en el teorema 3.3.2, que conecta p_s consigo mismo en el largo plazo.

Similarmente, para $(m, d) \in \text{VII}$, los equilibrios p y p_s son hiperbólicos con $\dim(W^u(p)) = 3$ y $\dim(W^u(p_s)) = 2$. Cuando (m, d) cruza la curva H_p^+ , se bifurca un ciclo límite Γ_2 desde p , distinto al ciclo Γ bifurcado desde p cuando (m, d) cruza la curva H_p^- . Al fijar un valor de m en dicha región, y hacer aumentar el valor de d , Γ_2 comienza a aumentar su período hasta colapsar con el punto p , transformándose en la órbita homoclínica Γ_p descrita en el teorema 3.3.3, cuando $(m, d) \in h_p$.

Cabe destacar que si el punto (m, d) cruza desde la región II a la región VI a través de la curva NS , se genera un toro invariante en vecindades del ciclo límite γ . Además, como existen resonancias fuertes en la curva NS , es posible tener sensibilidad a las condiciones iniciales en vecindades de γ , lo cual generará impredecibilidad de las poblaciones en el espacio, a medida que avanza el tiempo.

Es importante tener en cuenta que el diagrama 3.6 no se encuentra completo. Como se vio en el capítulo 2, en particular en la sección 2.1.1, en vecindades de los puntos de bifurcación S_n y R_2 existe una cantidad infinita de curvas de bifurcación que, de hecho, no se conocen con totalidad [7]. Por otro

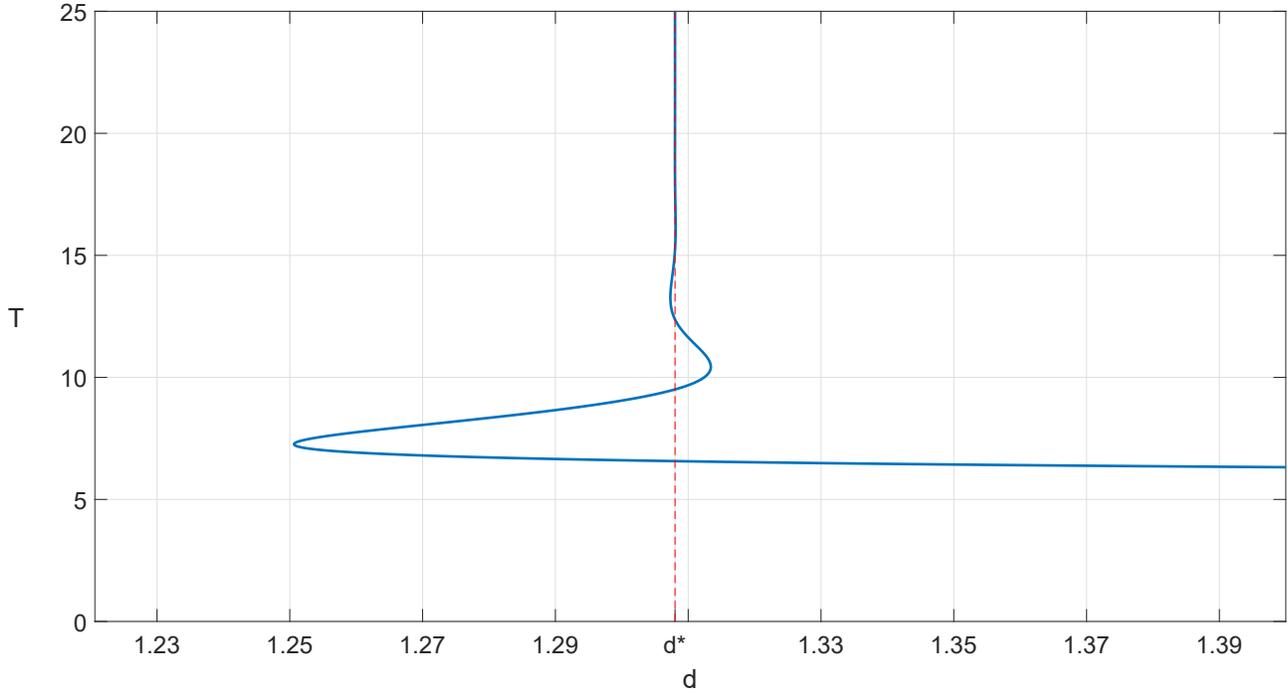


Figura 3.11: Período T de Γ , en función del parámetro d , con $m = 0.0463358$ fijo.

lado, el ciclo que se bifurca desde p cuando $(m, d) \in \text{VII}$ cruza la curva H_p^+ hacia la región VI, pasa también por bifurcaciones de duplicación de período que no son mostradas en el diagrama, pero que cruzan varias regiones del diagrama, por lo que no se tiene hiperbolicidad de todos los objetos existentes, cuando (m, d) pertenece a alguna de las regiones II-VI. Esto podría explicar el error numérico obtenido al intentar extender las curvas h_p y h_s más allá de sus extremos mostrados en el diagrama, pues existen curvas de bifurcación no mostradas, que pasan por dichos puntos.

3.3.1. Estudio de ciclos límite

Para estudiar el ciclo límite Γ bifurcado desde p , cuando (m, d) cruza la curva H_p^- , fijaremos el valor de $m = 0.0463358$. Esto lo haremos pues las curvas de bifurcación presentes en la recta definida por $m = 0.0463358$, son las mismas que para varios valores de m , en una vecindad de dicho valor, luego el análisis cualitativo será el mismo. Así, al fijar dicho valor de m , es posible analizar el período de Γ , a medida que variamos d . En la figura 3.11 se muestra la gráfica del período de Γ en función del valor de d . Allí se puede ver cómo aumenta el período del ciclo a medida que d oscila en torno al valor crítico $d^* \approx 1.3080156$ en que p_s pasa por la bifurcación homoclínica.

Este aumento de período del ciclo, al aproximarse a una bifurcación homoclínica, es genérico en el caso que esta sea del tipo silla-foco de Shilnikov, con $\sigma > 0$ [7]. Por otro lado, según lo explicado anteriormente, Γ debe transformarse en Γ_s a medida que (m, d) se acerca a h_p , la cual es una órbita homoclínica foco-foco de Shilnikov. Este caso fue estudiado en [90, 91], y se obtuvo la misma estructura oscilante del período en términos de un parámetro de bifurcación. Cabe destacar que, a medida que Γ aumenta su período, dicho ciclo pasa por una cantidad infinita de bifurcaciones de duplicación de período y silla-nodo a medida que $d \rightarrow d^*$ [90, 91].

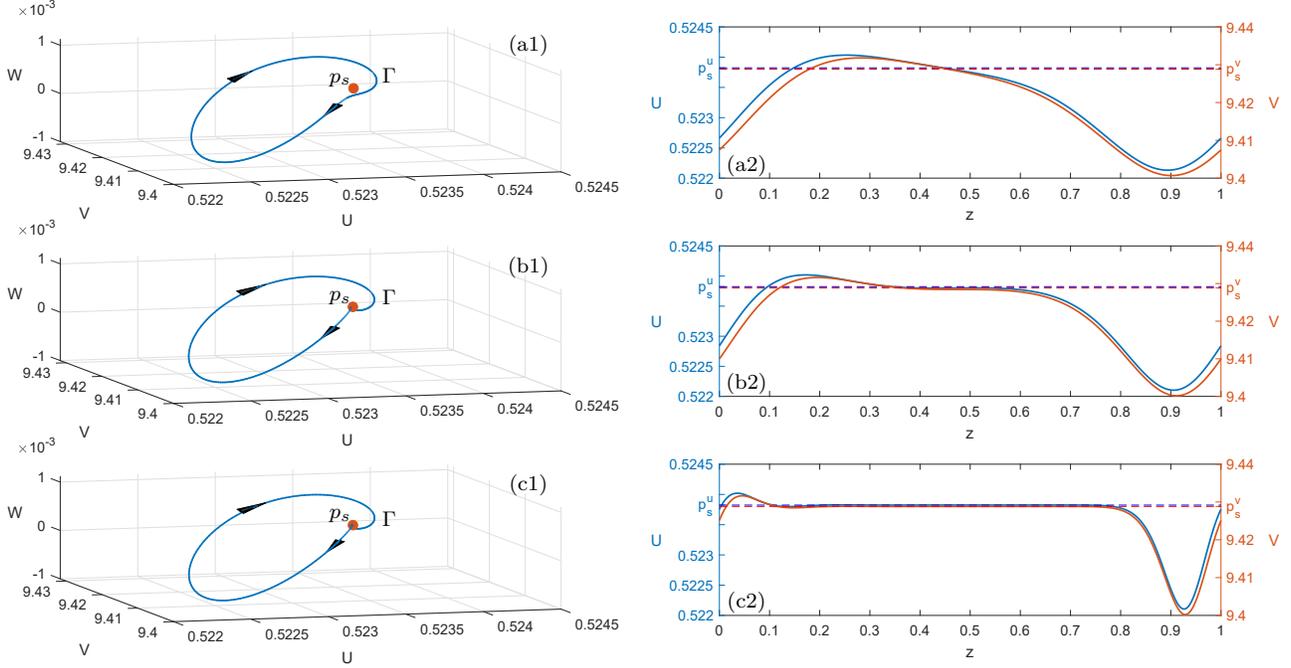


Figura 3.12: Ciclo Γ emergente desde la bifurcación de Hopf para distintos valores de d , con $m = 0.0463358$ fijo. En el panel (a1) Γ tiene período 8.2967 con $d = 1.2785$, mientras que en (b1) Γ tiene período 11.4382 con $d = 1.3107$. En el panel (c1) Γ tiene período 27.8801 con $d = 1.3080$. Por su parte, los paneles (a2), (b2) y (c2) muestran las series de tiempo de U y V para el ciclo Γ de los paneles (a1), (b1) y (c1), respectivamente.

Los paneles (a1), (b1) y (c1) de la figura 3.12, muestran una proyección de Γ al espacio UVW , para distintos valores de d , con $m = 0.0463358$ fijo. Por su parte, los paneles (a2), (b2) y (c2) de la figura 3.12, muestran las series de tiempo de U y V asociados a los ciclos Γ , de los paneles (a1), (b1) y (c1), respectivamente. Es relevante recordar que este tipo de soluciones representan trenes de onda que oscilan infinitamente en el espacio, a medida que el tiempo pasa. Como se ha visto hasta aquí, estas soluciones igualmente muestran una mayor cantidad de depredadores donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperar. Es importante notar que el mayor cambio del ciclo se da entre los paneles (a1) y (b1) de la figura 3.12, pues los paneles (b1) y (c1) de dicha figura son muy similares. Esto ocurre porque el ciclo comienza a aumentar su período desde el panel (a1) al panel (c1) y se comienza a parecer a Γ_s . El ciclo del panel (a1) tiene período $T = 8.2967$ y pasa cerca de p_s , sin tocarlo, y las series de tiempo mostradas en el panel (a2) no permanecen constante en ningún tramo. Por otro lado, el ciclo Γ del panel (b1) posee período $T = 11.4382$ y parece tocar a p_s (aunque no lo hace). Esto se puede contrastar con las series de tiempo del panel (b2), que indican que el ciclo pasa un momento cerca de ese punto, casi sin variación, antes de volver a presentar un cambio notorio. Por último, el ciclo Γ del panel (c1) tiene período $T = 27.8801$ y, aunque no presenta una gran diferencia con el ciclo anterior, sus series de tiempo mostradas en el panel (c) permanece (casi) constantes por un largo instante, antes de alejarse del punto p_s .

Como se mencionó anteriormente, Γ pasa por una bifurcación de duplicación de período cuando (m, d) cruza la curva PD, desde la región II hacia la región III. Esto produce la aparición de un punto de período 2 para la aplicación de Poincaré asociada a Γ , que corresponde a dos puntos fijos de la segunda iteración de la aplicación de Poincaré, los que vuelven a pasar por bifurcaciones de duplicación de período. Los paneles (a1), (b1) y (c1) de la figura 3.13, muestran proyecciones al espacio UVW de

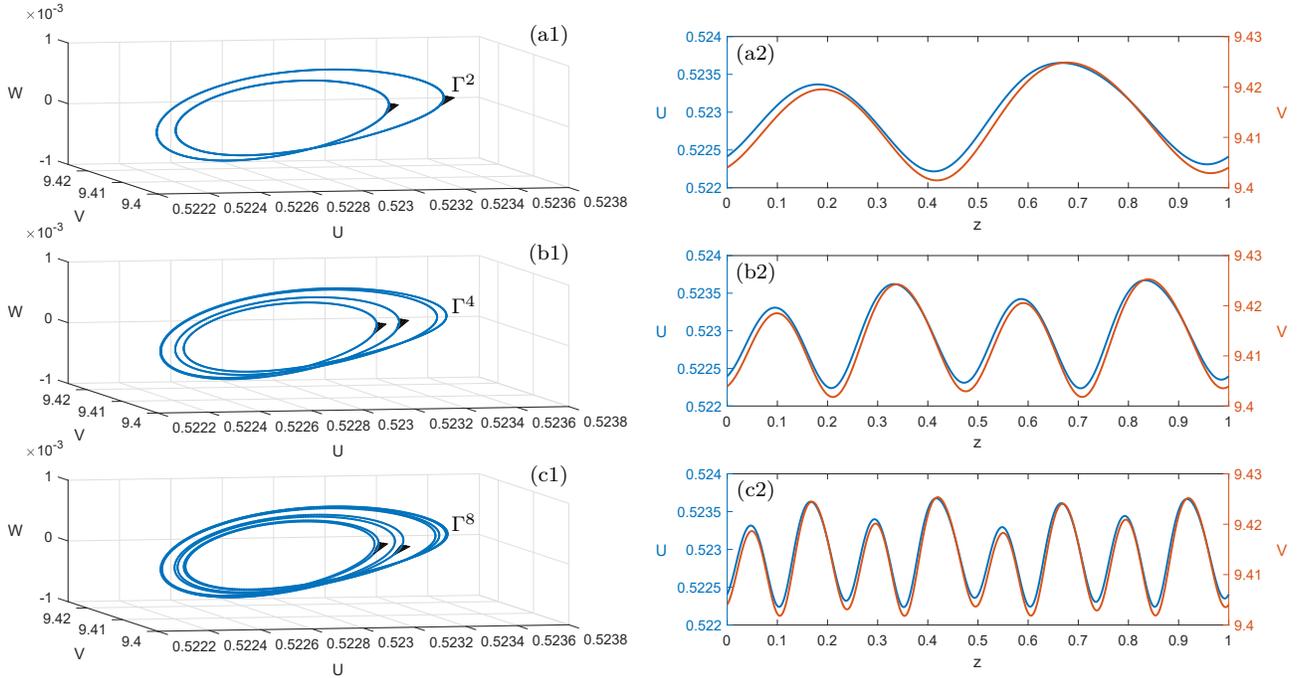


Figura 3.13: Ciclos emergentes a partir de sucesivas duplicaciones de período. En el panel (a1) se muestra Γ^2 , un ciclo de período 12.1829 existente cuando $(m, d) = (0.0463362, 1.469369)$; en el panel (b1) se muestra Γ^4 , un ciclo de período 24.3659 existente cuando $(m, d) = (0.0463362, 1.4607309)$; en el panel (c1) se muestra Γ^8 , un ciclo de período 48.7318 existente cuando $(m, d) = (0.0463362, 1.4590971)$. Por otro lado, los paneles (a2), (b2) y (c2) muestran las series de tiempo de U y V asociadas a los ciclos Γ^2 , Γ^4 y Γ^8 , respectivamente.

los ciclos Γ^2 , Γ^4 y Γ^8 , respectivamente, obtenidos luego de sucesivas duplicaciones de período de Γ . Por otro lado, los paneles (a2), (b2) y (c2) de la figura 3.13 muestran las series de tiempo de U y V asociadas a Γ^2 , Γ^4 y Γ^8 , respectivamente. Nuevamente notemos que estos son trenes de onda que oscilan infinitamente en el espacio, a medida que el tiempo avanza, presentando más depredadores donde hay más presas, como es de esperarse. Teóricamente, una de las consecuencias que se puede tener gracias al caos homoclínico de Shilnikov es una *cascada de duplicaciones de período* [61], lo que nos indica que, al continuar este procedimiento, es posible encontrar sucesivas duplicaciones de período de Γ , lo cual no ha sido verificado por limitaciones de tipo numéricas. En cualquier caso, esto no asegura que la familia de ciclos Γ^2 , Γ^4 y Γ^8 sea la que debe pasar por este fenómeno, pues recordemos que estos no son los únicos ciclos que existen al variar (m, d) y la cascada de duplicaciones de período podría experimentarlas cualquier ciclo que tenga el sistema (3.4).

Cabe destacar que cuando (m, d) cruza la curva de bifurcación PD, el ciclo Γ no desaparece, sino que continúa aumentando su período a medida que d disminuye, hasta que (m, d) llega a la curva h_s y se forma la órbita homoclínica Γ_s , mostrada en la figura 3.7.

Como se mencionó anteriormente, el diagrama de bifurcación mostrado en la figura 3.6 está incompleto. Los puntos de bifurcación de codimensión 2, S_n y R_2 , comprueban este hecho, pues el diagrama de bifurcación completo en vecindades de estas bifurcaciones es aún desconocido [7]. Además de los fenómenos mostrados hasta aquí, es importante destacar que algunos ciclos de períodos duplicados también pasan por un proceso en el que aumentan su período hasta colapsar con uno de los puntos de equilibrio p o p_s , formando bifurcaciones 2-homoclínicas. La figura 3.14(a) muestra la proyección de

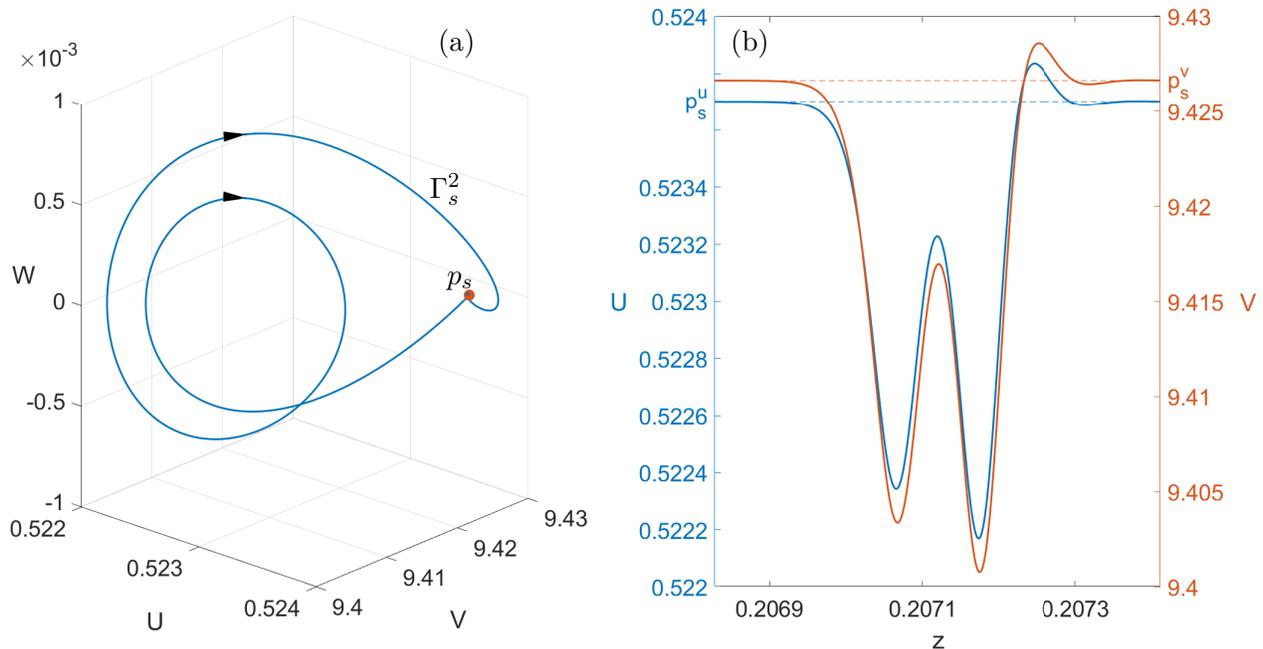


Figura 3.14: En el panel (a) se muestra Γ_s^2 , la órbita 2-homoclínica a p_s existente cuando $(m, d) = (0.04633361, 1.4297989)$, mientras que en el panel (b) se muestra la serie de tiempo de las variables U y V asociadas a Γ_s^2 .

una órbita 2-homoclínica al punto p_s , Γ_s^2 , en el espacio UVW . Por su parte, la figura 3.14(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_s^2 . Esta onda viajera también representa un pulso de onda que presenta dos movimientos de gran amplitud antes de volver a establecerse en el estado estacionario p_s , a medida que pasa el tiempo. Esta solución posee una mayor cantidad de depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperarse. Por otro lado, la figura 3.15(a) muestra la proyección de una órbita 2-homoclínica al punto p , Γ_p^2 , en el espacio UVW . Por su parte, la figura 3.15(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_p^2 . Nuevamente, esta onda viajera representa un pulso de onda que presenta dos movimientos de gran amplitud, antes de volver a establecerse en el estado estacionario p_s , a medida que pasa el tiempo. Igualmente, esta solución posee una mayor cantidad de depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperarse. Por último, la figura 3.16 muestra la proyección de una órbita 4-homoclínica al punto p , Γ_p^4 , en el espacio UVW . Por su parte, la figura 3.16(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_p^4 . Esta onda viajera representa un pulso de onda que presenta cuatro movimientos de gran amplitud, antes de volver a establecerse en el estado estacionario p_s , a medida que pasa el tiempo. Igualmente, esta solución posee una mayor cantidad de depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperarse.

3.3.2. Cambio en la velocidad de propagación de ondas viajeras

Es importante recordar que $c = 1$ fue un parámetro escogido inicialmente para estudiar el modelo pero no es un parámetro propio de (3.3). La figura 3.17 muestra la curva de bifurcación homoclínica en el plano $c - d$, calculada por continuación a partir de la homoclínica mostrada en la figura 3.7. Esto nos permite comprobar que esta conexión homoclínica a p_s se preserva incluso para velocidades de propagación menores a 1, siempre que se varíe el parámetro d en forma creciente respecto a c . Más

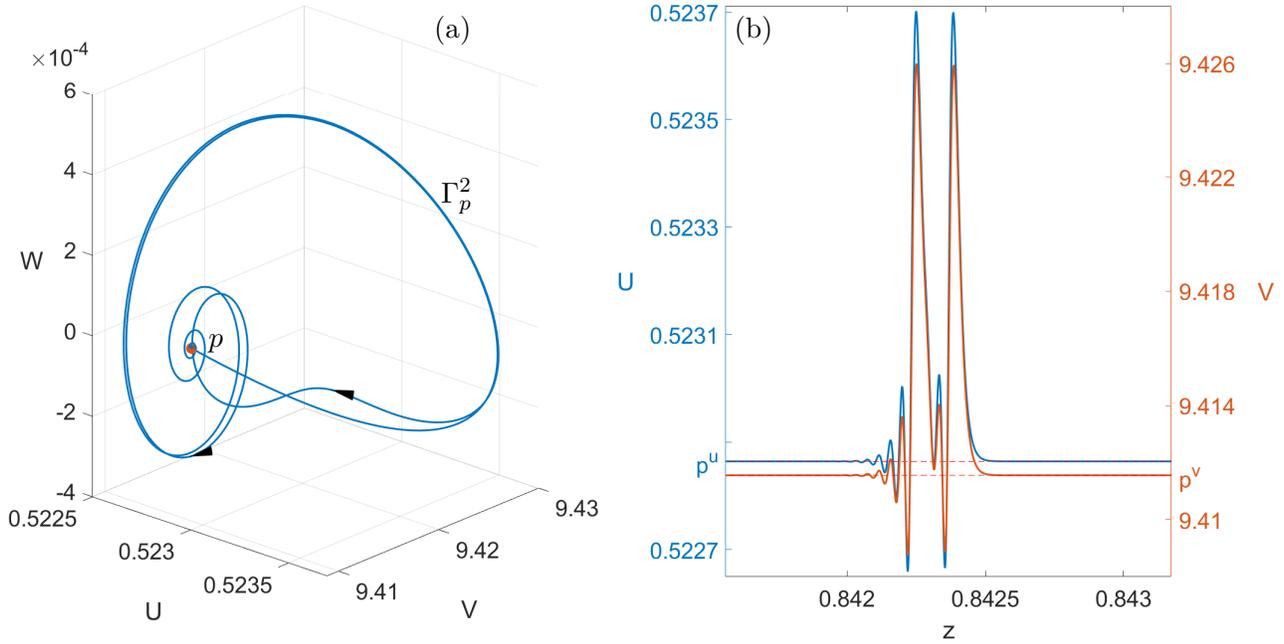


Figura 3.15: En el panel (a) se muestra Γ_p^2 , la órbita 2-homoclínica a p existente cuando $(m, d) = (0.0463361, 1.1533894)$, mientras que en el panel (b) se muestran las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_p^2 .

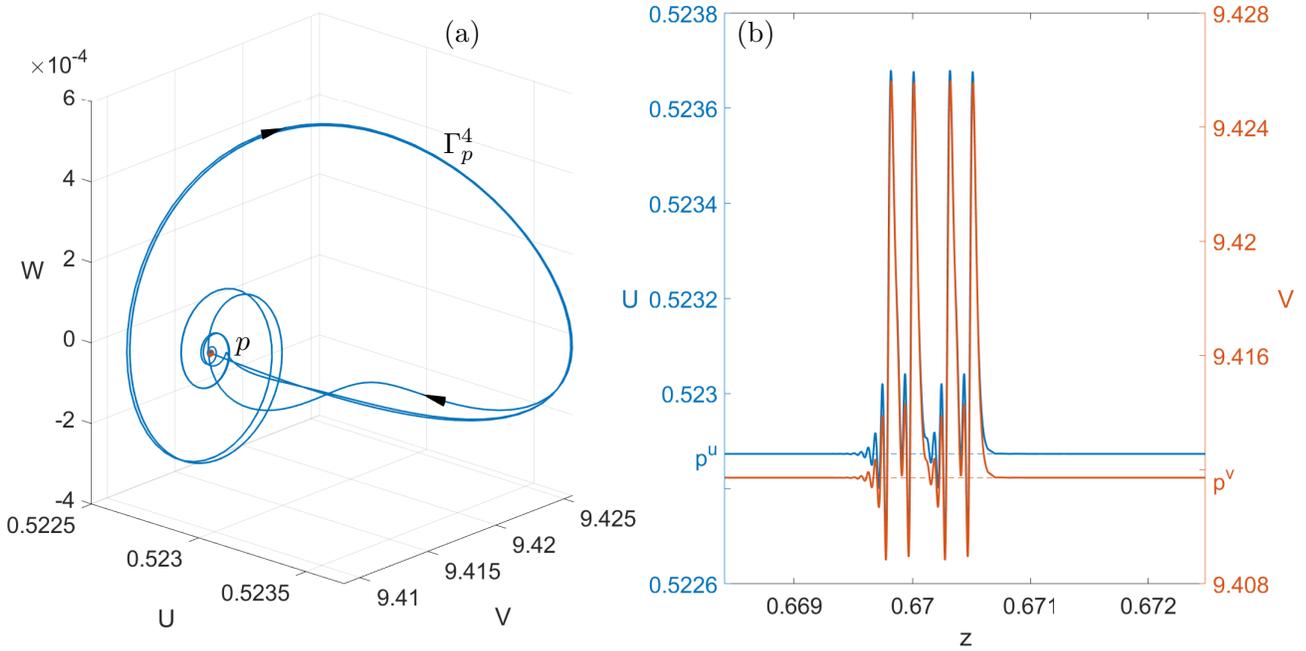


Figura 3.16: En el panel (a) se muestra Γ_p^4 , la órbita 4-homoclínica a p existente cuando $(m, d) = (0.0463365, 1.1683875)$, mientras que en el panel (b) se muestran las series de tiempo de U y V asociadas a Γ_p^4 .

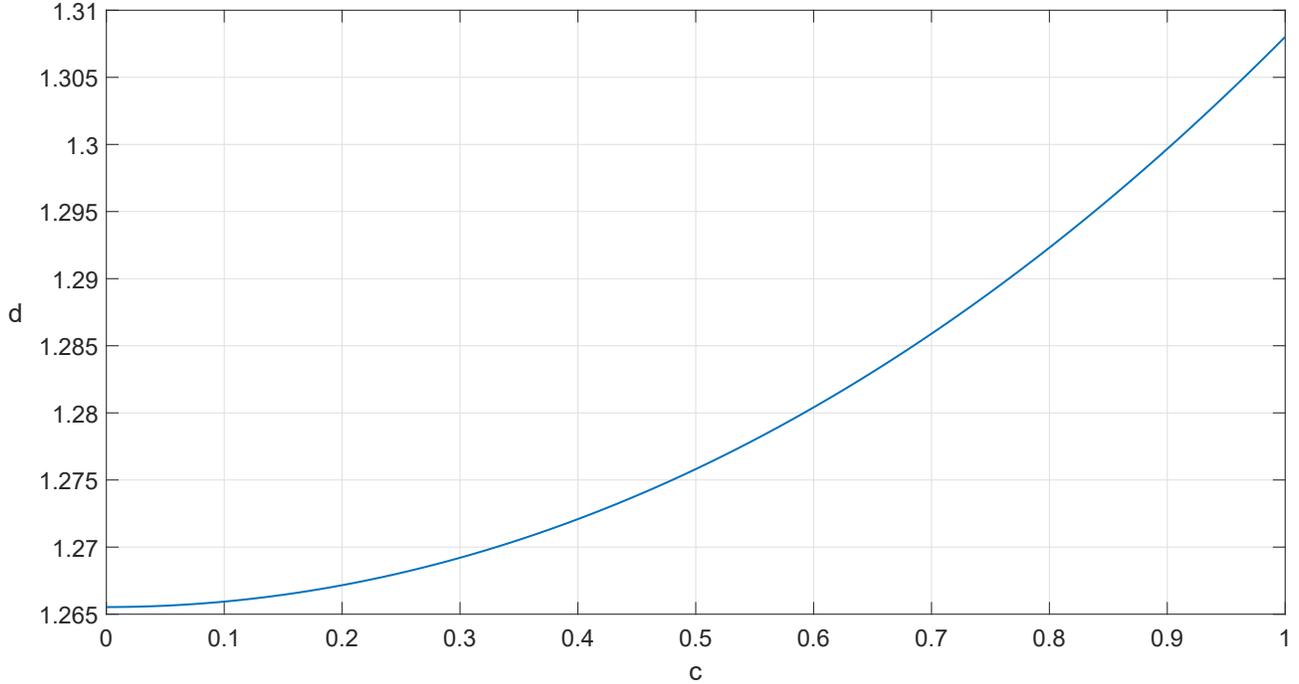


Figura 3.17: Curva de bifurcación homoclínica a p_s en el plano $c - d$, con $m = 0.0463358$ fijo.

formalmente, la dependencia entre c y d es, aproximadamente, de tipo cuadrática, descrita por la expresión $d \approx 0.0437881c^2 - 0.0016566c + 1.2656854$ para $0 \leq c \leq 1$, con un error cuadrático medio de $6.8 \cdot 10^{-5}$, para esta aproximación [92]. La figura 3.18 muestra Γ_s , la órbita homoclínica que conecta p_s consigo mismo en el largo plazo, cuando $c = 10^{-5}$ y $d = 1.2655322$.

Por otro lado, la figura 3.19 muestra la curva de bifurcación homoclínica a p , obtenida por continuación, a partir de la órbita homoclínica que conecta p consigo mismo cuando $m = 0.0463358$ en la curva h_p^- , mostrada en 3.6. En la figura 3.19 pareciera ser que el valor mínimo de c es 0, sin embargo, el mínimo valor de c al que llega la curva de bifurcación mostrada es 0.0016767 debido a que p es no-hiperbólico cuando $c = 0$, por lo que la órbita homoclínica a p tiene complicaciones para ser continuada numéricamente para $c \rightarrow 0$. En la figura 3.19 se puede notar que para $c \geq 0.1$, la relación entre c y d es casi lineal, descrita por la expresión $d \approx 0.2925828c + 0.4333269$, con un error cuadrático medio de 0.00521 mientras que, a medida que c disminuye por debajo de 0.1, d decrece abruptamente, perdiendo precisión numérica debido a la pérdida de hiperbolicidad de p . La figura 3.20 muestra Γ_p , la órbita homoclínica a p cuando $(c, d) = (0.0479321, 0.4449391)$, donde se ve que la órbita da una gran cantidad de vueltas de pequeña amplitud en $W_{loc}^u(p)$. En consecuencia, a medida que $c \rightarrow 0$, Γ_p da más vueltas y pasa más tiempo en $W_{loc}^u(p)$ mientras que, en el límite cuando $c = 0$, Γ_p está contenida en la variedad lenta, $W^c(p)$.

Dado que el análisis principal del modelo en estudio está en las constantes de difusión $D_1, D_2 > 0$ que están siendo manipuladas con el parámetro $d = D_1/D_2$ con $D_2 = 0.01$ fijo, entonces verificamos qué ocurre si D_2 aumenta. Al aumentar este valor de parámetro, disminuye el valor de $s = 1/D_2$. Si el aumento de D_2 es lo suficientemente pequeño, entonces la estructura topológica del diagrama 3.6 se preserva, es decir, no desaparecen las curvas de bifurcación mostradas y no aparecen ni desaparecen intersecciones entre ellas. Por otro lado, si hacemos un cambio mayor en el parámetro D_2 , por

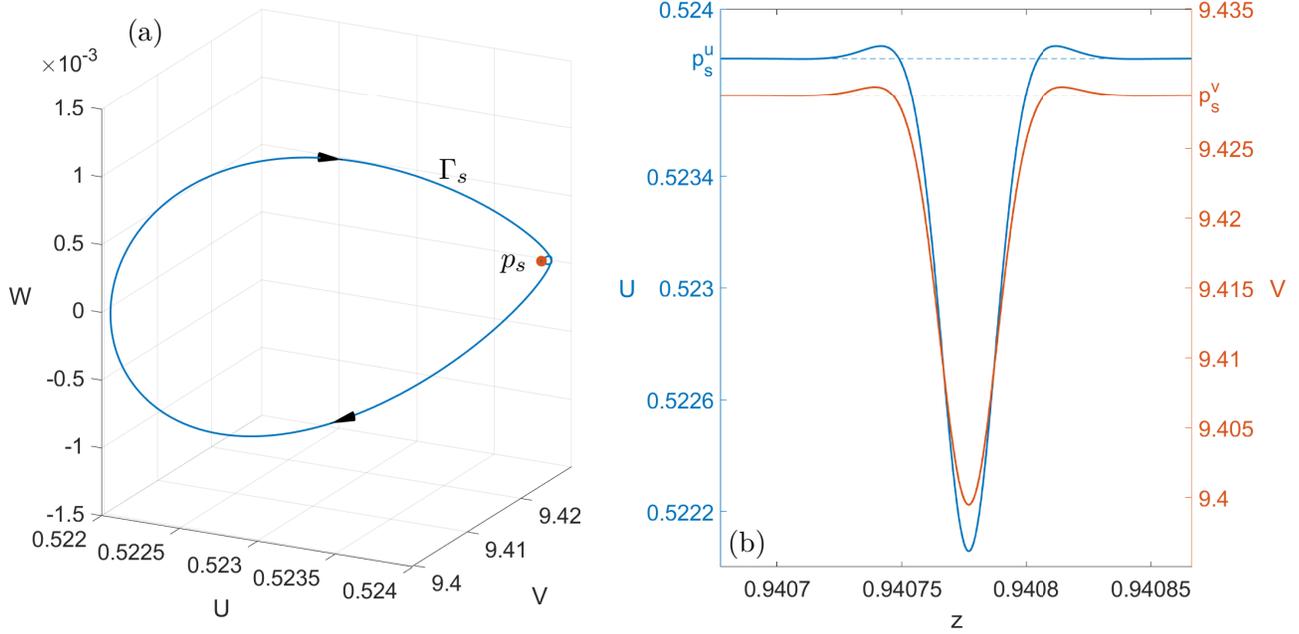


Figura 3.18: En el panel (a) se muestra Γ_s la órbita homoclínica a p_s cuando $(c, d) = (10^{-5}, 1.2655322)$, mientras que en el panel (b) se muestra la serie de tiempo de las variables U y V asociadas a Γ_s .

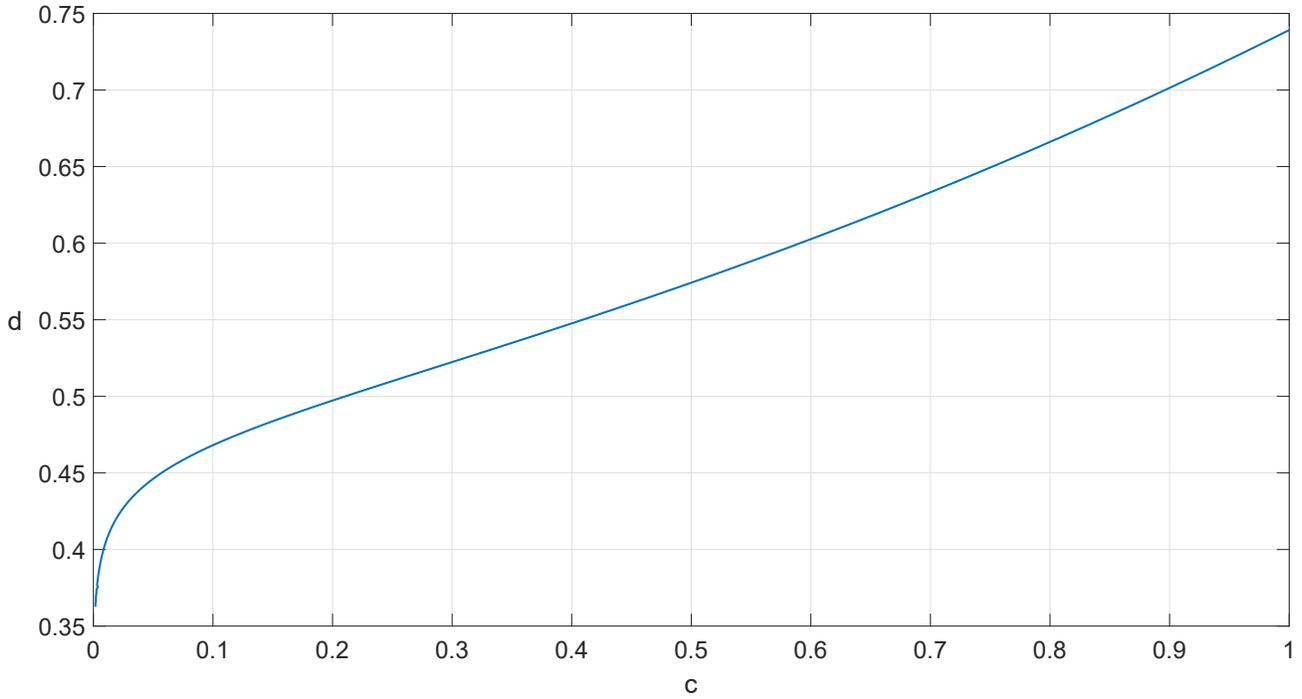


Figura 3.19: Curva de bifurcación homoclínica a p en el plano $c - d$, para $m = 0.0463358$ fijo.

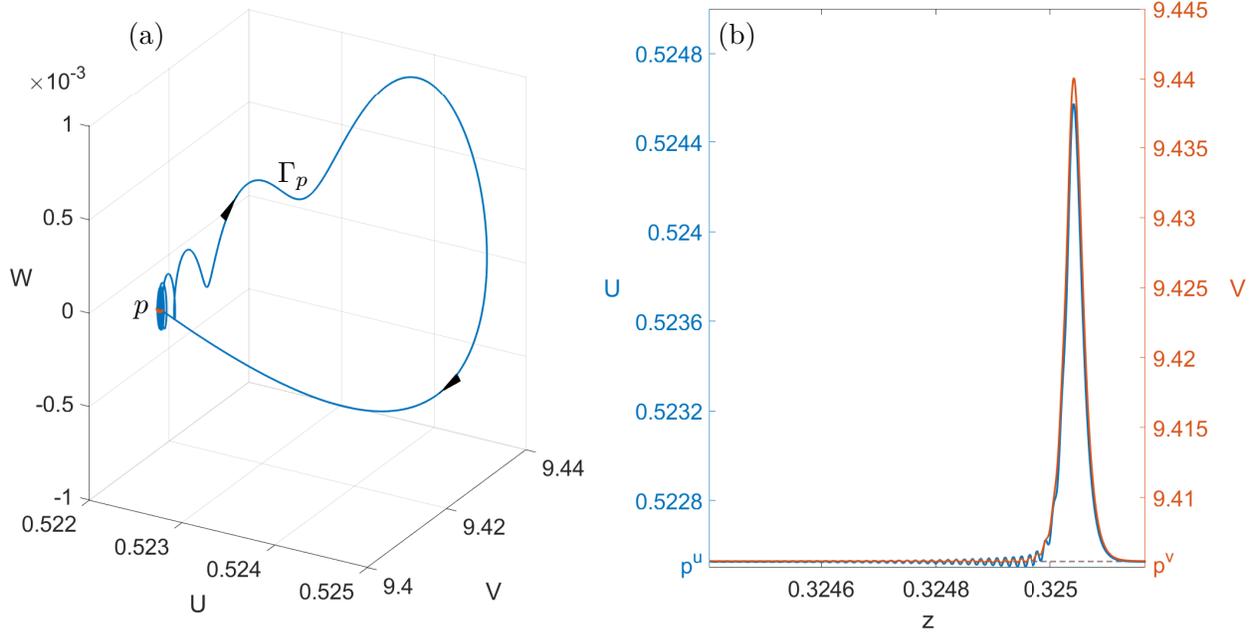


Figura 3.20: En el panel (a) se muestra Γ_p , la órbita homoclínica a p , cuando $(c, d) = (0.0479321, 0.4449391)$, mientras que en el panel (b) se muestra la serie de tiempo de las variables U y V asociadas a Γ_p .

ejemplo, fijamos $D_2 = 0.02$, entonces no tendremos la existencia de los puntos p_s y p , debido a que $\Delta = -4a(b - g) + b(m - 1)^2s$ se hace negativo para todo $0 < m < 1$. Por otro lado, al considerar la variación de d junto a otro parámetro del modelo distinto de m para hacer un diagrama de bifurcación, con $m = 0.0463358$ fijo, también se preserva la estructura topológica del diagrama 3.6. Por ejemplo, al dejar libres los parámetros a y d se genera el diagrama de bifurcación mostrado en la figura 3.21, donde se han preservado las etiquetas de las regiones y curvas para no agregar notación innecesaria. En este diagrama se puede apreciar que los cambios que pueden haber al cambiar el parámetro libre m por el parámetro a , no afectan a la estructura del diagrama mostrado en la figura 3.6 y, de hecho, su análisis sería realizado en forma análoga. En general, esta equivalencia en los diagramas de bifurcación (entendiendo esta equivalencia como que se preservan las curvas de bifurcación y no se generen ni desaparezcan intersecciones entre ellas) se tiene al cambiar el parámetro m por cualquier otro parámetro del conjunto $\{a, b, g, s\}$, que contiene el resto de parámetros cinéticos del modelo en estudio. Con esto en consideración, proseguiremos el análisis del sistema (3.4) en términos de las regiones y etiquetas dadas en el diagrama 3.6.

3.3.3. Conexiones heteroclínicas

Para completar el análisis de bifurcación realizado, haremos un estudio de las variedades invariantes asociadas a los puntos p y p_s en distintos puntos representativos del diagrama de bifurcación mostrado en la figura 3.6. Para esto continuamos con el vector de parámetros fijo

$$(a, b, c, g, s) = (24, 19, 1, 1, 100),$$

y consideramos en primer lugar valores $(m, d) = (0.0463358, 2.4)$ que pertenecen a la región I. En esta región se tiene que $\dim(W^u(p_s)) = 2$, $\dim(W^s(p_s)) = 2$, $\dim(W^u(p)) = 1$ y $\dim(W^s(p)) = 3$. La figura 3.22(a) muestra una aproximación de $W^u(p_s)$ proyectada en el espacio UVW , cuando consideramos los

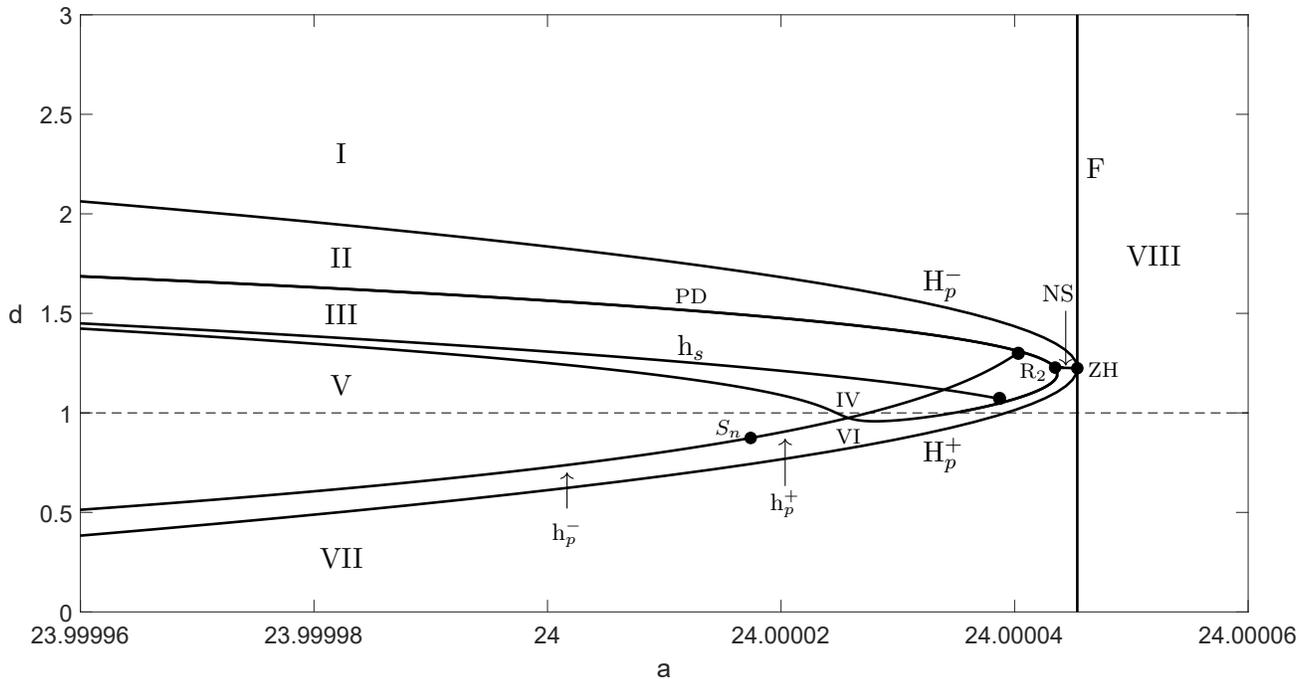


Figura 3.21: Diagrama de bifurcación en el espacio de puntos $(a, d) \in [23.99996, 24.00006] \times [0, 3]$.

valores de parámetros mencionados. Allí se puede observar que la variedad $W^u(p_s)$ contiene una órbita heteroclínica EtoE etiquetada como $\Gamma_{s,p}$, desde p_s hasta p . Por su parte, la figura 3.22(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a $\Gamma_{s,p}$. En esta figura se puede apreciar el perfil que lleva el frente de onda $\Gamma_{s,p}$, en el espacio, a medida que avanza el tiempo. Este perfil nos muestra que las poblaciones oscilan, mientras decaen exponencialmente hasta el estado estacionario p , con mayor población de depredadores donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperar. Notemos que $\Gamma_{s,p}$ corresponde a una intersección entre $W^u(p_s)$ y $W^s(p)$. Estas variedades se intersectan transversalmente en los valores de parámetros considerados, lo que implica que existe una sub-región abierta, en la región I del diagrama de bifurcación, en que esta conexión se preserva. Además, al igual que las conexiones Γ_s y Γ_p analizadas en la sección anterior, $\Gamma_{s,p}$ se preserva al variar los valores de parámetros c y d . La figura 3.23 muestra la curva de bifurcación heteroclínica desde p_s a p , donde se puede ver que, análogo a lo visto en la figura 3.19, para $c \geq 0.2$ la relación entre c y d es casi lineal, descrita por la expresión $d \approx 0.2074774c + 2.1957342$, con un error cuadrático medio de 0.00231 mientras que, a medida que c disminuye por debajo de 0.2, d decrece abruptamente, perdiendo precisión numérica debido a la pérdida de hiperbolicidad de p cuando $c \rightarrow 0$. La figura 3.24(a) muestra la proyección de $\Gamma_{s,p}$ sobre UVW cuando $(c, d) = (0.4372925, 2.2883206)$, donde se ve que la órbita da una gran cantidad de vueltas al acercarse a p . Por su parte, la figura 3.24(b) muestra las series de tiempo de U y V para la órbita $\Gamma_{s,p}$ asociada. Allí se puede ver que el frente de onda presenta oscilaciones, cuya amplitud en el espacio va disminuyendo a medida que pasa el tiempo, hasta establecerse en p . Dado que p se hace no hiperbólico a medida que $c \rightarrow 0$, este análisis es general para comportamientos oscilatorios que tiendan hacia p en el largo plazo, en el sentido de que las órbitas que tengan una conexión oscilatoria con p en el largo plazo, tenderán a aumentar su oscilación en vecindades de p cuando $c \rightarrow 0$, y no será posible continuarlas hasta $c = 0$. Esto ocurre porque los valores propios complejos conjugados de p , que producen el comportamiento oscilatorio en sus vecindades, se encuentran en el eje imaginario cuando $c = 0$.

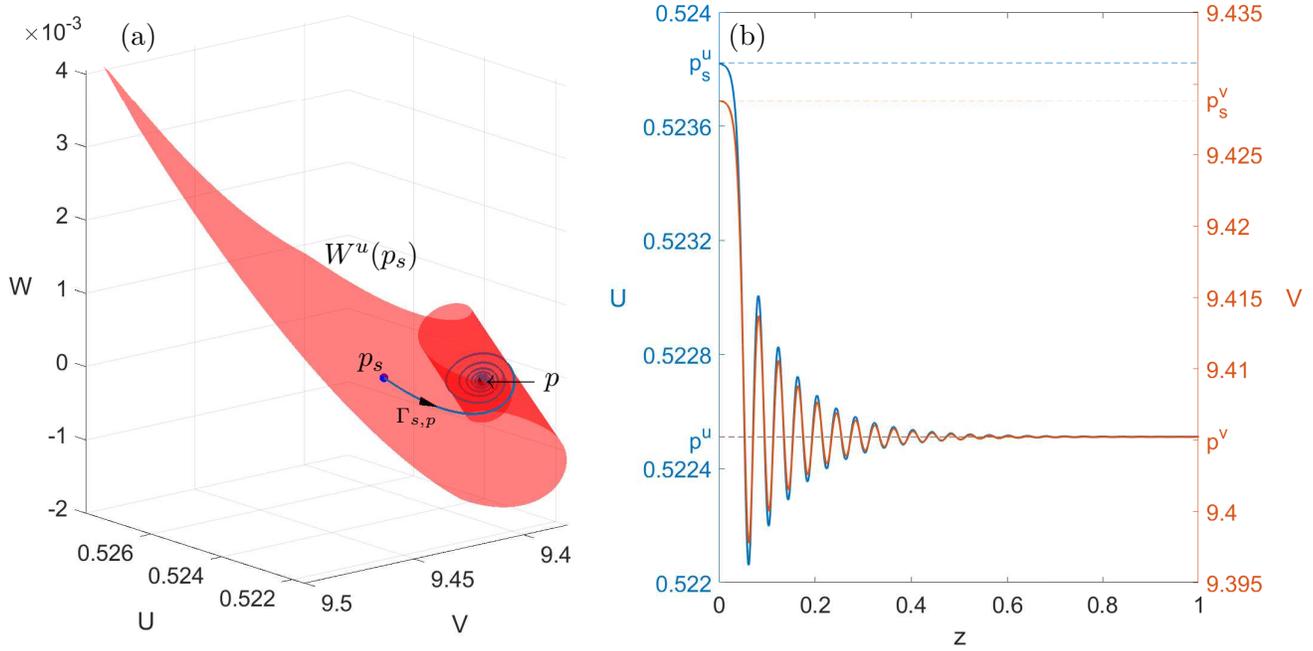


Figura 3.22: En el panel (a) se muestra $W^u(p_s)$ y la órbita heteroclínica EtoE $\Gamma_{s,p}$ desde p_s hasta p cuando $(m, d) = (0.0463358, 2.4)$, mientras que el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V asociada a $\Gamma_{s,p}$.

Por otro lado, volviendo al valor de $c = 1$ para continuar el estudio de las variedades invariantes, recordemos que cuando el punto (m, d) cruza la curva de bifurcación H^- desde la región I hacia la región II, aparece el ciclo límite γ , bifurcado desde p . Esto produce que la intersección entre $W^u(p_s)$ y $W^s(p)$ se rompa. En el proceso, $W^u(p_s)$ forma una conexión heteroclínica EtoP $\Gamma_{s,\gamma}$, desde p_s a γ . La figura 3.25(a) muestra una proyección de la aproximación de $W^u(p_s)$, sobre el espacio UVW , junto a γ y la conexión heteroclínica $\Gamma_{s,\gamma}$, cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.7)$. Por su parte, la figura 3.25(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a $\Gamma_{s,\gamma}$, donde se puede ver que inicialmente la onda viajera comienza en el estado estacionario p_s y, a medida que el tiempo pasa, las especies decaen un poco y comienzan a oscilar en el espacio, a medida que el tiempo avanza, siempre con más depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperar.

La conexión heteroclínica $\Gamma_{s,\gamma}$, en forma análoga a la conexión heteroclínica $\Gamma_{s,p}$, se preserva en una sub-región abierta de la región II hasta que desaparece cuando el punto (m, d) cruza la curva de bifurcación PD hacia la región III, donde ocurre un reordenamiento de variedades invariantes en que $W^u(p_s)$ deja de intersectar a la variedad estable de γ , mientras que se forma una intersección transversal entre $W^s(p_s)$ y $W^u(p)$, la cual se preserva en una sub-región abierta del diagrama, que comprende partes de las regiones III, IV y V. La figura 3.26(a) muestra una proyección de la aproximación de $W^s(p_s)$, sobre el espacio UVW , junto a la conexión heteroclínica EtoE $\Gamma_{p,s}$, desde p a p_s , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.4)$. Por su parte, la figura 3.26(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a $\Gamma_{p,s}$, donde se puede ver que inicialmente, el frente de onda viajera comienza en el estado estacionario p y, a medida que el tiempo pasa, las especies comienzan a oscilar con amplitud creciente inicialmente, hasta establecerse en el estado estacionario p_s , siempre preservando más depredadores, donde hay mayor cantidad de presas, como es de esperar.

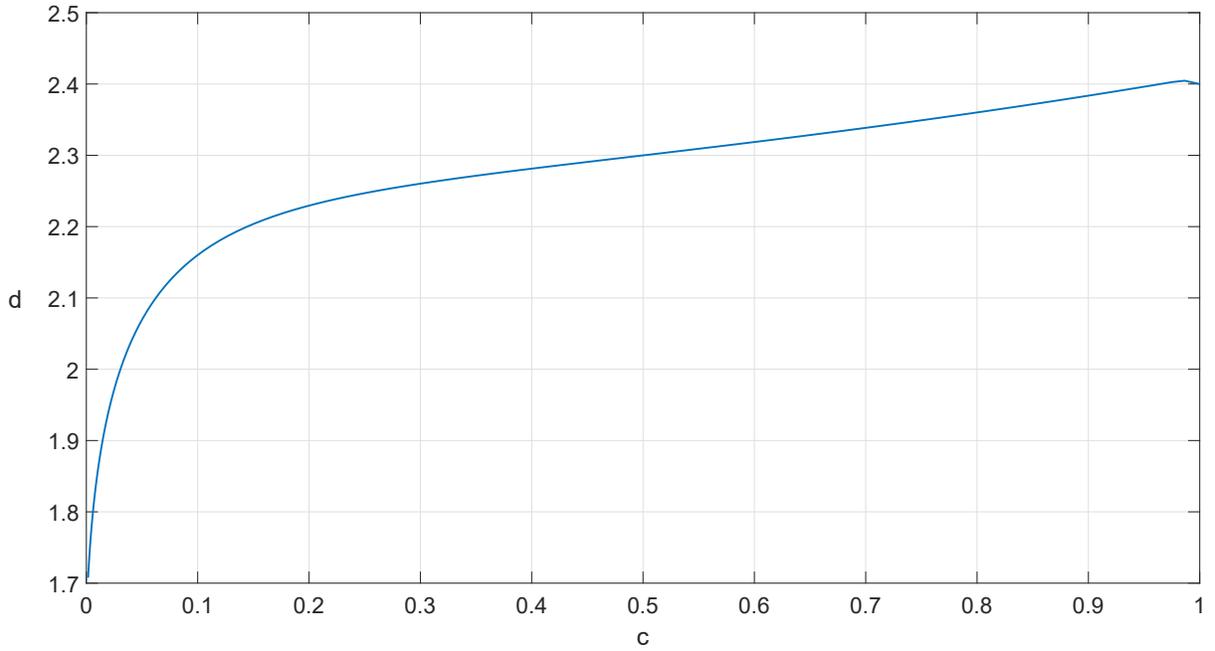


Figura 3.23: Curva de bifurcación heteroclínica desde p_s a p en el plano $c - d$, para $m = 0.0463358$ fijo.

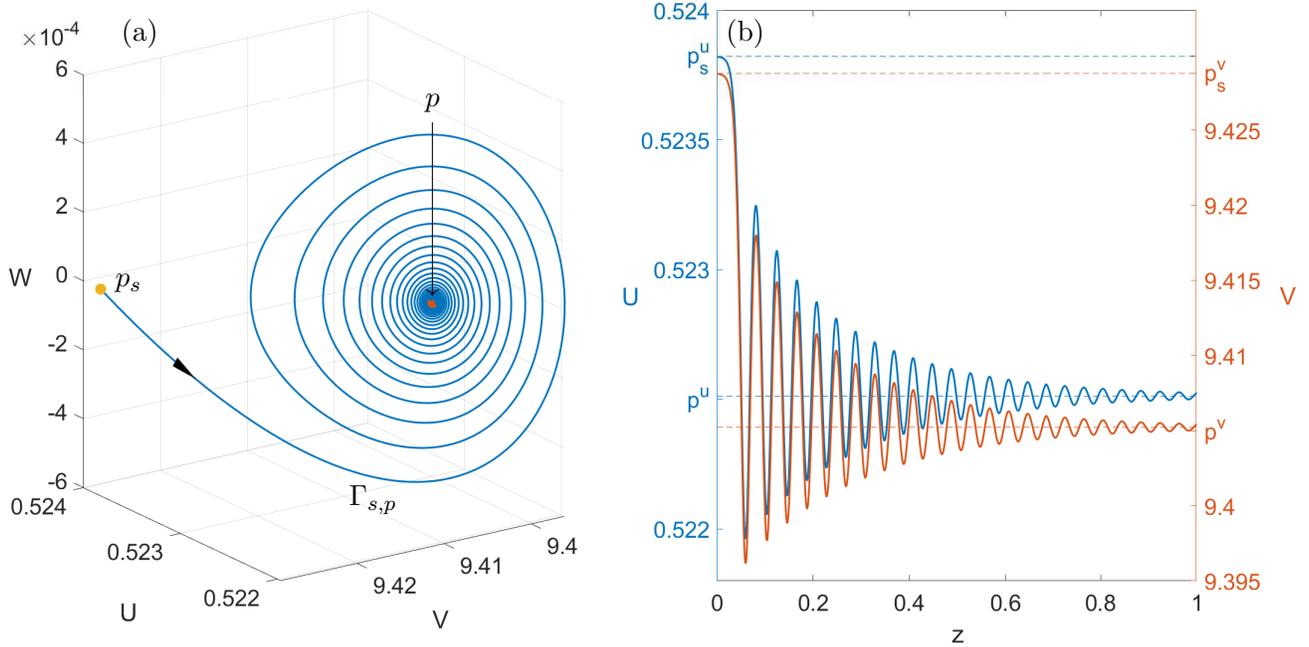


Figura 3.24: En el panel (a) se muestra $\Gamma_{s,p}$ cuando $(c, d) = (0.4372925, 2.2883206)$, mientras que el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V asociada a $\Gamma_{s,p}$.

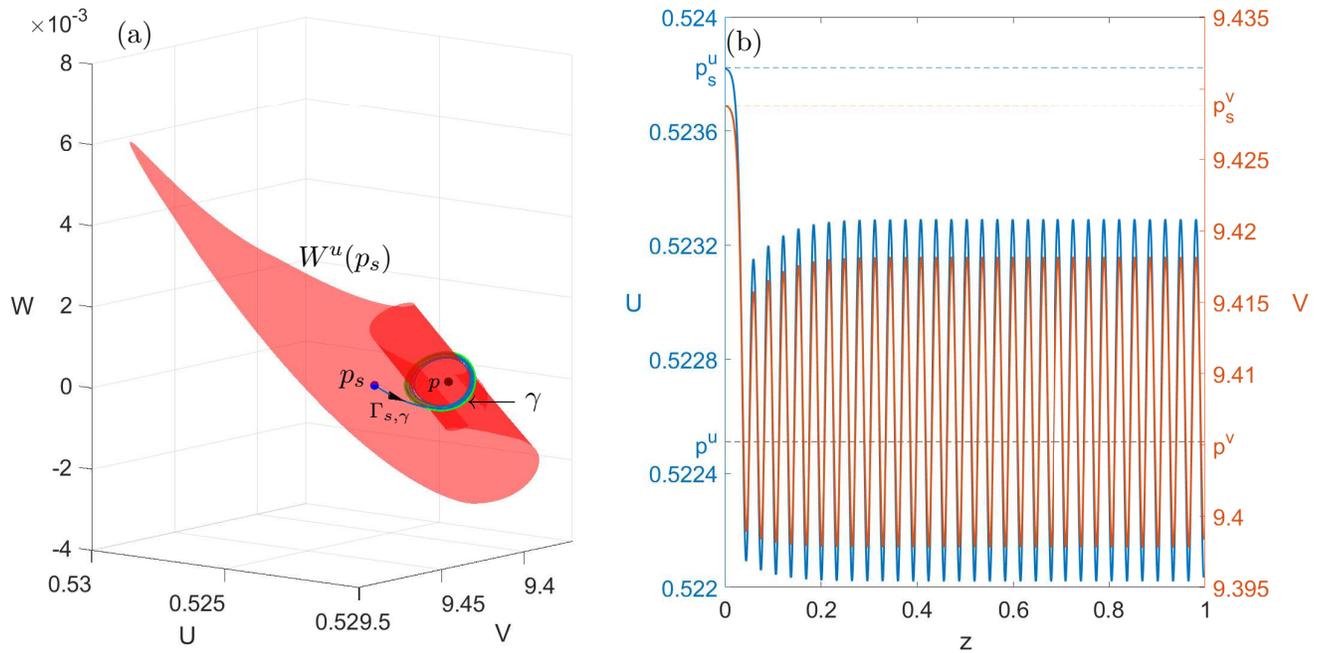


Figura 3.25: En el panel (a) se muestra $W^u(p_s)$ y la órbita heteroclínica EtoP, $\Gamma_{s,\gamma}$, que conecta p_s con el ciclo γ , representado en verde con línea gruesa; bifurcado desde p , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.7)$. Por otra parte, el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V , asociadas a $\Gamma_{s,\gamma}$.

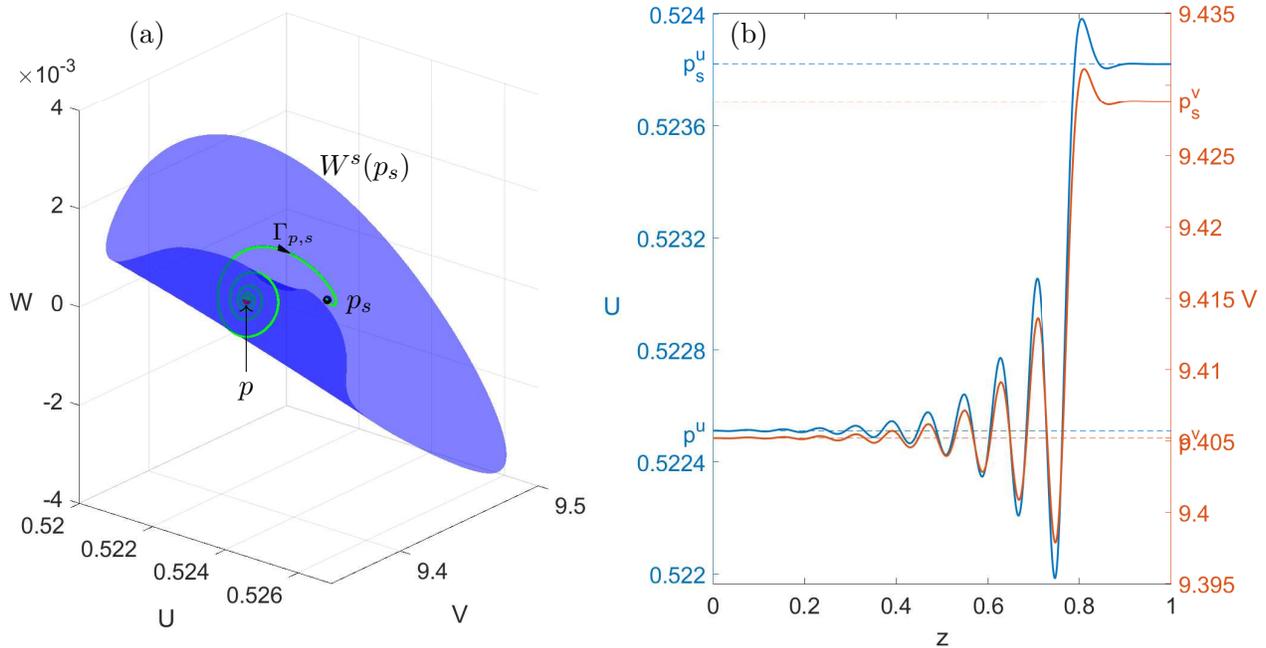


Figura 3.26: En el panel (a) se muestra $W^s(p_s)$ y la órbita heteroclínica EtoE, $\Gamma_{p,s}$, desde p hasta p_s , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.4)$. Por su parte, el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas a $\Gamma_{p,s}$.

3.3.4. Variedades invariantes cerca de la bifurcación homoclínica foco-foco

Un hecho relevante de la bifurcación homoclínica a p_s , es que dicha bifurcación presenta caos homoclínico de Shilnikov foco-foco, por lo que se realizará un análisis de las variedades invariantes de p_s con el objetivo de saber cómo interactúan dichas variedades, en vecindades de la curva de bifurcación h_s . Cabe destacar que el análisis realizado hasta ahora acerca de la bifurcación homoclínica de Shilnikov en el caso foco-foco, ha sido solo en forma teórica [90, 91], es decir, hasta ahora nunca se ha realizado un análisis de variedades invariantes en modelos particulares donde ocurre esta bifurcación.

Para introducir el cálculo de las variedades, definimos la hiper-esfera S_r , de centro p_s y radio r , por

$$S_r := \{(U, V, W, R) \in \mathbb{R}^4 : |(U, V, W, R) - p_s|^2 = r^2\},$$

donde $|\cdot|$ denota la distancia euclidiana usual en \mathbb{R}^4 .

Dado que la órbita homoclínica Γ_s existe, en particular, en $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$, entonces consideramos $m = 0.0463358$ fijo, en forma análoga a lo realizado hasta aquí, y comenzamos a disminuir el valor de d , desde $d = 1.35$, para analizar los cambios de las variedades a medida que el punto (m, d) atraviesa la curva de bifurcación h_s . Las figuras 3.27 y 3.28 muestran proyecciones de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ en el espacio UVW , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.35)$ y $(m, d) = (0.0463358, 1.27)$, respectivamente (antes y después de h_s , respectivamente). En las figuras 3.27 y 3.28, las curvas amarillas corresponden a la gráfica de la órbita heteroclínica $\Gamma_{p,s}$, desde p hasta p_s ; y las curvas negras corresponden a las intersecciones de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ con $S_{0.02}$. En las figuras 3.27 y 3.28, se puede ver que solo existe la órbita heteroclínica $\Gamma_{p,s}$, y podemos notar que las variedades invariantes de p_s no presentan grandes cambios a nivel visual, antes y después de la bifurcación homoclínica foco-foco. A pesar de esto, los escenarios que se pueden visualizar en el diagrama de fase de (3.4), antes y después de la bifurcación, son distintos. Por ejemplo, es importante destacar que, de acuerdo a lo mostrado en la figura 3.11, para $d = 1.35$ existe el ciclo γ , bifurcado desde p cuando (m, d) atraviesa la curva H^- hacia la región II del diagrama de bifurcación 3.6 mientras que, para $d = 1.27$ existen dos ciclos de períodos distintos en el espacio de fase de (3.4).

En las figuras 3.27 y 3.28, se puede notar un problema al visualizar solo una proyección de las variedades pues a simple vista parecen haber intersecciones entre $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$ en las dos figuras, siendo que no es así. Para lidiar con este problema, nos enfocaremos en la intersección transversal de estas variedades con S_r , con el objetivo de reducir la dimensión de los objetos a visualizar. La intersección de S_r con cada una de las variedades es una variedad de dimensión 1, es decir, una curva. Una ventaja de realizar este proceso es que calcular la distancia entre $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ sobre S_r , solo constará de calcular distancia entre curvas. Para esto se considerará que la distancia entre dos curvas será la distancia euclidiana mínima entre cada par de puntos de las curvas. Formalmente, para las curvas γ_1 y γ_2 sobre S_r , su distancia será calculada como

$$\hat{d}(\gamma_1, \gamma_2) = \inf_{t,s \in I \subset \mathbb{R}} |\gamma_1(t) - \gamma_2(s)|,$$

donde $|\cdot|$ denota la norma euclidiana usual en \mathbb{R}^4 . Notemos que \hat{d} no es una métrica, pero nos es útil en este contexto, pues si $\hat{d}(\gamma_1, \gamma_2) = 0$, entonces existe una intersección entre γ_1 y γ_2 .

Es importante notar que si $(m, d) \in h_s$, entonces se tiene que existe la órbita homoclínica Γ_s que conecta p_s consigo mismo en el largo plazo. Así, para $\gamma \in W^u(p_s)$, en una vecindad de Γ_s , existen instantes $0 < t_1 < t_2$ tales que γ interseca a S_r (para un radio r adecuado) en los instantes t_1 y t_2 . Llamaremos primera intersección al punto $Q_1^u := \gamma(t_1)$ y segunda intersección al punto $Q_2^u := \gamma(t_2)$. Por

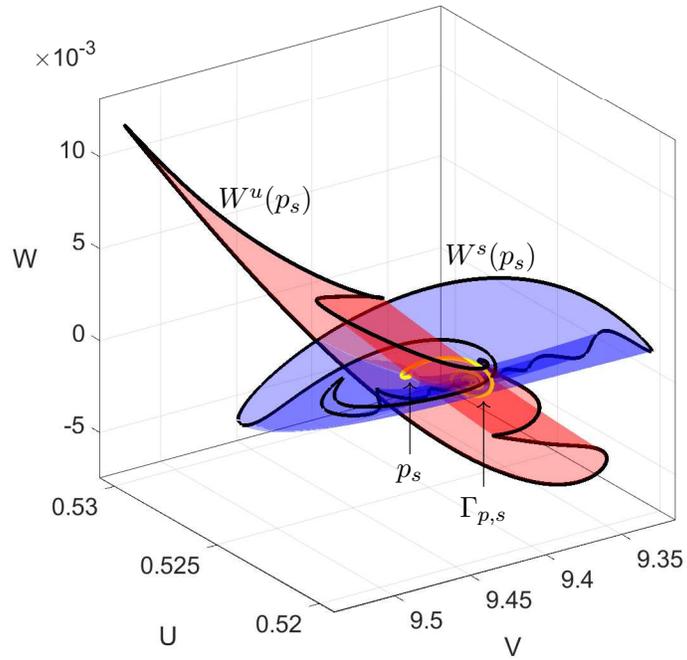


Figura 3.27: Variedades estable e inestable de p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.35)$. Las curvas negras representan la intersección de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ con $S_{0.02}$, y la curva amarilla es la gráfica de $\Gamma_{p,s}$.

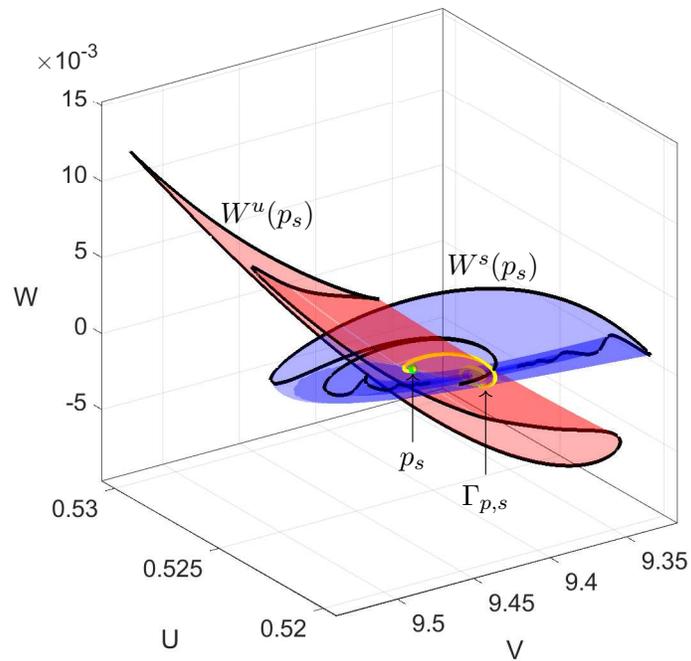


Figura 3.28: Variedades estable e inestable de p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.27)$. Las curvas negras representan la intersección de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ con $S_{0.02}$, y la curva amarilla es la gráfica de $\Gamma_{p,s}$.

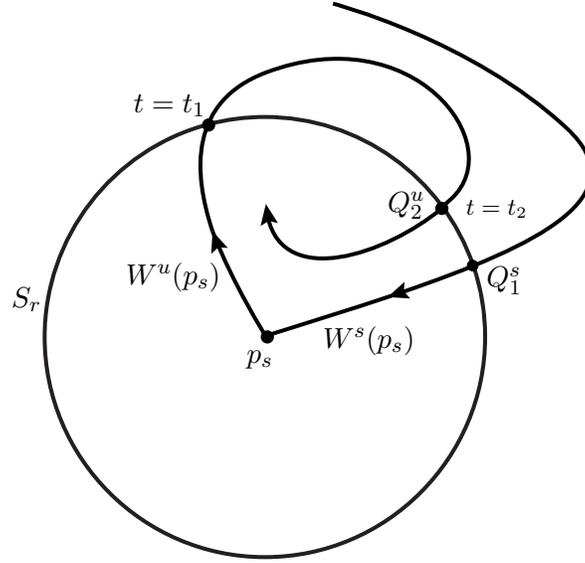


Figura 3.29: Bosquejo de las variedades estable e inestable unidimensionales del equilibrio p_s con un círculo centrado en p_s . En el punto Q_2^u se intersecta por segunda vez la variedad inestable de p_s con el círculo, mientras que en Q_1^s se intersecta por primera vez la variedad estable de p_s , con el círculo.

otro lado, para (m, d) cercanos a h_s (no sobre esta curva), por continuidad también es posible encontrar la curva γ y los instantes t_1, t_2 como antes. En forma análoga se puede realizar este razonamiento con $W^s(p_s)$, teniendo la definición análoga para los puntos Q_1^s y Q_2^s , como la primera y segunda intersección de alguna curva $\gamma \in W^s(p_s)$ con S_r , respectivamente, para $t < 0$. Así, S_r juega localmente el rol de sección transversal de Poincaré.

Así, para (m, d) cercano a h_s , utilizando la misma notación que en la sección 2.1.2, para encontrar la intersección de $W^s(p_s)$ con S_r , consideramos la condición de borde dada por

$$\|\mathbf{u}(0) - p_s\|^2 - r^2 - \alpha = 0.$$

Posteriormente, escogemos una condición inicial dentro del dominio fundamental utilizado para calcular $W^s(p_s)$, que tenga una órbita que abandone y vuelva a S_r . Esta condición inicial se integra hasta que $\alpha = 0$ por primera vez. De este modo, se obtiene la primera intersección de $W^s(p_s)$ con S_r . En forma análoga se obtiene la segunda intersección de $W^u(p_s)$ con S_r , cuando $\alpha = 0$ por segunda vez, al integrar una condición inicial en el dominio fundamental utilizado para calcular $W^u(p_s)$. La figura 3.29 muestra la idea que utilizamos para intersectar las variedades con la esfera en un caso planar. En dicha figura se puede ver que la distancia definida por \hat{d} , entre las variedades, será la distancia euclidiana entre Q_2^u y Q_1^s . Esto nos permite conocer qué tan cerca se encuentra $W^u(p_s)$ de $W^s(p_s)$. En nuestro caso, la intersección de las variedades invariantes con S_r serán curvas, en las cuales identificaremos sus puntos más cercanos y calcularemos su distancia euclidiana, que teóricamente se debe hacer cero cuando ocurra la intersección de las variedades y exista la órbita homoclínica.

La figura 3.30 muestra el gráfico de la distancia entre $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$ calculada sobre la hipersfera $S_{0.02}$, en función del parámetro d , cuando $m = 0.0463358$ está fijo. Notemos que la distancia entre $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$ sobre $S_{0.02}$, se minimiza aproximadamente para $(m, d) \in h_s$ y, aunque el valor de la distancia en dicho punto no es exactamente cero, es muy pequeño. Esto se debe al error numérico gene-

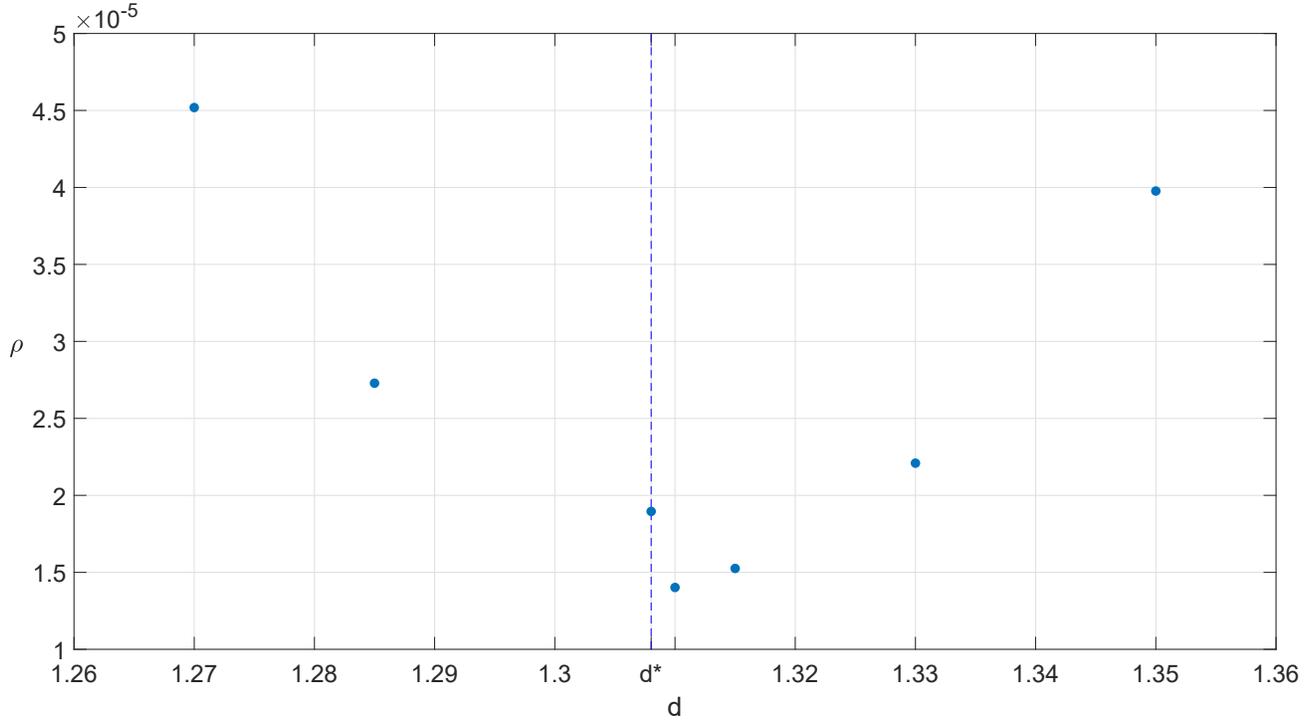


Figura 3.30: Distancia ρ , entre $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$, en función del parámetro d , con $m = 0.0463358$ fijo. En el gráfico $d = d^* = 1.3080156$ es el valor en que $(m, d) \in h_s$.

rado en la determinación del dominio fundamental de cada variedad, los algoritmos numéricos utilizados para su cálculo y la imprecisión de los valores numéricos que un computador no trabaja con exactitud. De todas formas de acuerdo al gráfico se espera que exista una órbita homoclínica en vecindades del punto $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$ por el estudio de variedades invariantes realizado en esta sección.

Para complementar la información mostrada, veremos cómo se ven las proyecciones de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ en el espacio UVW , cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$. La figura 3.31 muestra la proyección de $W^s(p_s)$ sobre este espacio, cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$, junto a tres órbitas heteroclínicas desde p a p_s , a las cuales llamaremos $\Gamma_{p,s}^1$, $\Gamma_{p,s}^2$ y $\Gamma_{p,s}^3$, que están contenidas en $W^s(p_s)$ y están graficadas en amarillo. Por otro lado, la figura 3.32 muestra la proyección de $W^u(p_s)$ sobre el espacio UVW , para el mismo valor de $(m, d) \in h_s$. Por último, la figura 3.33 muestra la proyección de las variedades $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$ sobre el espacio UVW , junto a la familia de órbitas heteroclínicas mostradas en la figura 3.31, y la órbita homoclínica Γ_s . En cada una de las figuras 3.31, 3.32 y 3.33, las curvas negras representan la intersección de $W^s(p_s)$ y $W^u(p_s)$, con $S_{0.03}$.

La órbita homoclínica y las órbitas heteroclínicas mostradas poseen, en este contexto, un carácter especial por su interpretación como pulso y frentes de onda viajera, respectivamente. La figura 3.34 muestra la serie de tiempo de la variable U asociada a la órbita homoclínica Γ_s y a las órbitas heteroclínicas $\Gamma_{p,s}^1$, $\Gamma_{p,s}^2$ y $\Gamma_{p,s}^3$. Allí se puede ver cada uno de los perfiles que llevan, espacialmente, el pulso de onda Γ_s ; y los trenes de onda $\Gamma_{p,s}^1$, $\Gamma_{p,s}^2$ y $\Gamma_{p,s}^3$, existentes cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$, a medida que pasa el tiempo. Cabe destacar que las órbitas heteroclínicas $\Gamma_{p,s}^1$, $\Gamma_{p,s}^2$ y $\Gamma_{p,s}^3$, son solo un subconjunto de todas las órbitas heteroclínicas contenidas en $W^s(p_s)$ cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$. La existencia de estos trenes de onda cuando $(m, d) \in h_s$ nos indica que existen cambios topológicos importantes en el retrato de fase de (3.4) cuando el punto (m, d) pasa por la curva h_s pues, de acuerdo

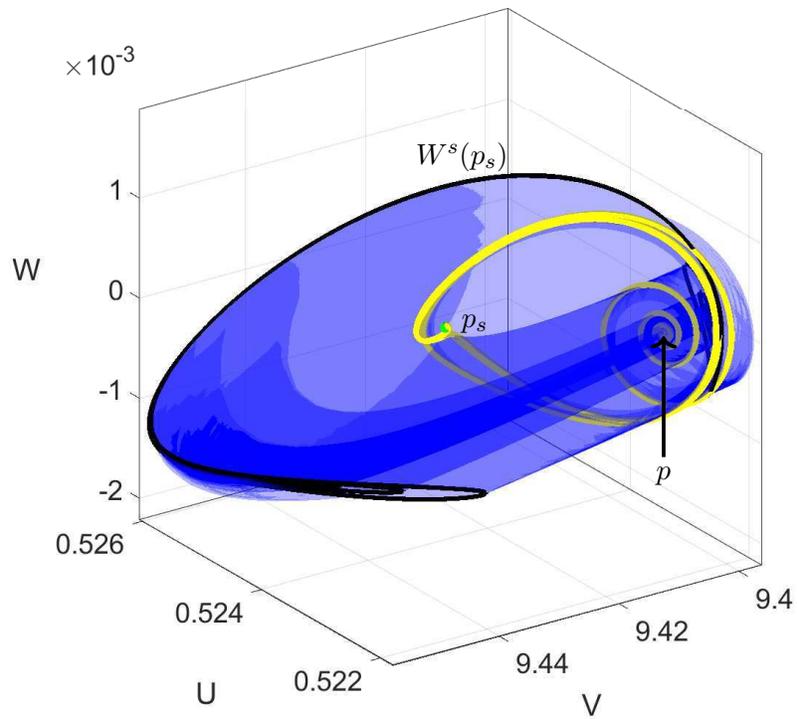


Figura 3.31: Variedad estable de p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$, junto a una familia de órbitas heteroclínicas desde p a p_s , graficadas en amarillo. La curva negra representa la intersección de $W^s(p_s)$ con $S_{0.03}$.

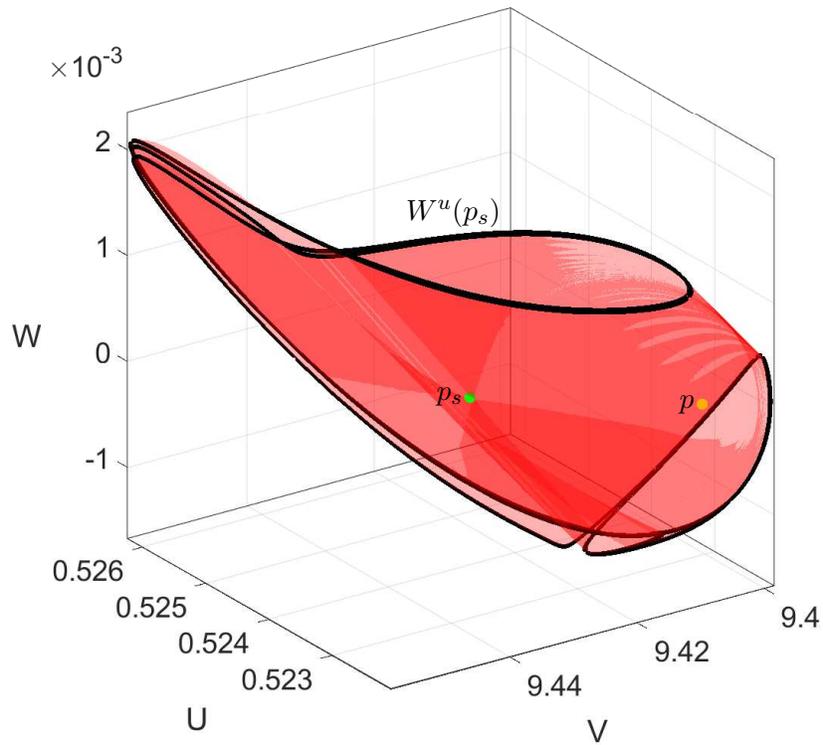


Figura 3.32: Variedad inestable de p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$. Las líneas negras representan la intersección de $W^u(p_s)$ con $S_{0.03}$.

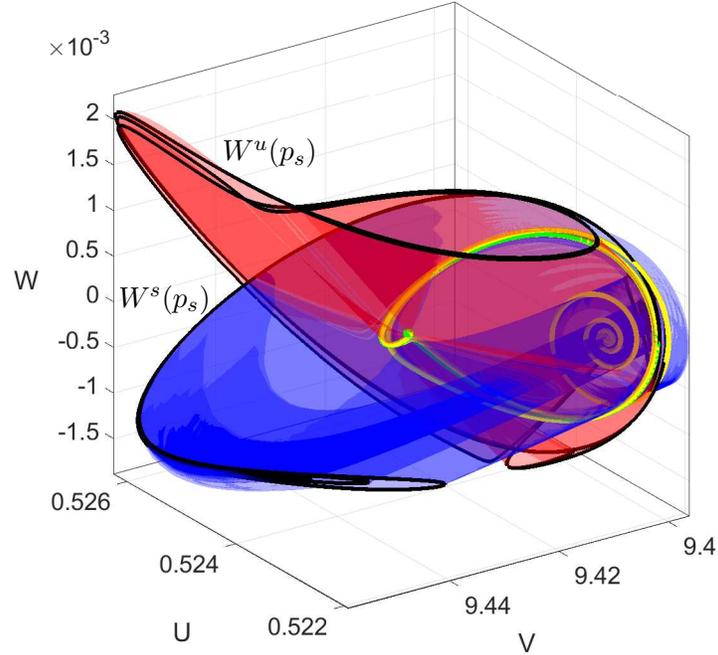


Figura 3.33: Variedades estable e inestable de p_s cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$. Las curvas negras representan la intersección de $W^u(p_s)$ y $W^s(p_s)$ con $S_{0.03}$, las curvas amarillas son gráfica de órbitas heteroclínicas desde p hasta p_s , y la curva verde es la gráfica de Γ_s .

a lo visto en las figuras 3.27 y 3.28, solo existía una órbita heteroclínica $\Gamma_{p,s}$ cuando $d = 1.35$ y $d = 1.27$ pero existe una familia de estas conexiones cuando $d = 1.3080156$, con $m = 0.0463358$ fijo.

Al visualizar los bordes de $W^s(p_s)$, mostrados en la figura 3.31 (la intersección de $W^s(p_s)$ con $S_{0.03}$), podemos notar que esta variedad parece enrollarse en dos extremos de forma complicada. Recordando que p_s tiene dos valores propios complejos conjugados estables cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$, entonces para el cálculo de la variedad estable de dicho punto, se consideró como dominio fundamental un segmento de recta según lo presentado en la sección 2.1.2, que tuvo que ser dividido en varios sub-segmentos de recta para su continuación, debido a la existencia de las órbitas heteroclínicas desde p a p_s mencionadas, que obligan a separar dicho dominio fundamental. Formalmente, el dominio fundamental utilizado para calcular $W^s(p_s)$ está parametrizado por $\lambda \in [0, 1)$ (para más detalles, ver sección 2.1.2). Para este cálculo de $W^s(p_s)$ se encontraron valores $0 < \delta_1 < \delta_2 < \dots < \delta_{11} < 1$, tales que la curva con condición inicial dada por el punto parametrizado por δ_i , con $1 \leq i \leq 11$, representa una órbita heteroclínica entre p_s y p , o la órbita homoclínica Γ_s . Así se tiene que el dominio fundamental se encuentra dividido en los siguientes intervalos:

$$\begin{aligned} 0 &\leq \delta < \delta_1, \\ \delta_i &\leq \delta < \delta_{i+1} \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, 10, \\ \delta_{11} &\leq \delta < 1. \end{aligned}$$

La figura 3.35 muestra, en forma estirada, solo las curvas que forman la intersección de $W^s(p_s)$ con $S_{0.03}$. Cabe destacar que en dicha figura las doce curvas graficadas son muy similares entre sí. Esto nos indica que $W^s(p_s)$ se está acumulando en sí misma y que en la zona mostrada en la figura 3.31, hay un complejo denso de superficies (capas de $W^s(p_s)$) que separan el espacio de fase. Esto nos da una

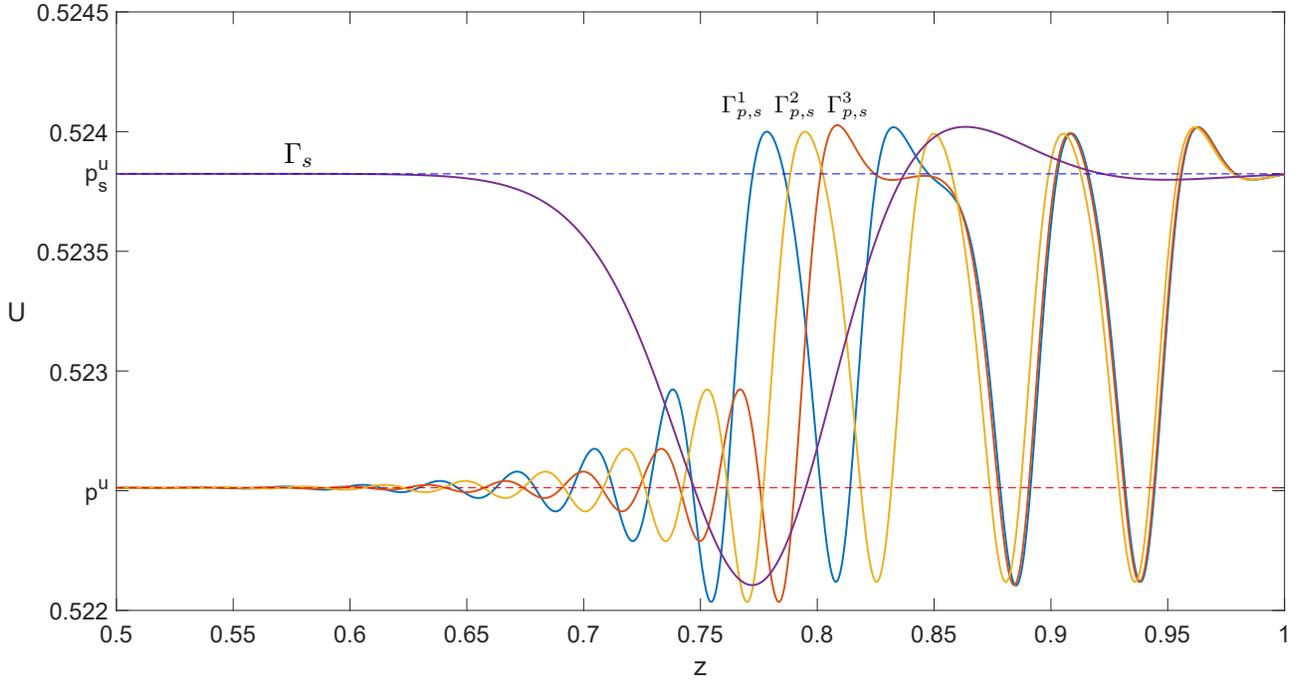


Figura 3.34: Series de tiempo de la variable U , asociada a la órbita homoclínica Γ_s y a la familia de órbitas heteroclínicas $\Gamma_{p,s}^1$, $\Gamma_{p,s}^2$ y $\Gamma_{p,s}^3$, cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$.

evidencia del comportamiento caótico que se da en vecindades de Γ_s .

Mediante una cuidadosa observación, realizando acercamientos a las curvas mostradas en la figura 3.35, se han seleccionado dos tipos de curvas que representan el comportamiento de todas las curvas presentes en dicha figura. La figura 3.36 muestra un bosquejo de la organización que siguen las curvas. La curva γ_1 es la curva exterior, que comienza con $\delta = \delta_{i-1}$ (con la condición inicial asociada) y da una sola vuelta antes de que δ alcanza el extremo δ_i , del subintervalo del dominio fundamental. Por su parte, la curva γ_2 es la curva interior, que continúa a la curva γ_1 cuando $\delta = \delta_i$, y da dos vueltas antes de que δ alcanza el extremo δ_{i+1} , del subintervalo del dominio fundamental.

Por último la tabla 3.2 muestra un resumen de las principales ondas viajeras encontradas a lo largo del capítulo 3, junto a las regiones del diagrama de bifurcación 3.6, donde estas pueden ser encontradas. Cabe destacar que la tabla es realizada de acuerdo a la información obtenida y las regiones mencionadas pueden no ser las únicas regiones donde se pueden encontrar los tipos de onda viajera mencionados. Además de la información mostrada en dicha tabla, es importante recordar que existen regiones en los que coexisten dos o más tipos relevantes de onda viajeras. Por ejemplo, si el punto (m, d) está en la intersección de las curvas h_s y h_p del diagrama de bifurcación 3.6, entonces coexisten los pulsos de onda de tipo A y tipo B (Γ_s y Γ_p , respectivamente). Por otro lado, es importante recordar que cuando el punto (m, d) cruza la curva de bifurcación PD hacia la región III, se forma el ciclo Γ^2 de período duplicado, pero el ciclo Γ sigue existiendo, por lo que luego de las sucesivas duplicaciones de período encontradas, pueden estar coexistiendo una gran cantidad de trenes de onda en el retrato de fase de (3.4). Por último, cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156) \in h_s$, recordemos que existe una familia de órbitas heteroclínicas desde p a p_s que surgen de una intersección transversal de $W^u(p)$ y $W^s(p_s)$, lo que nos indica que cuando $(m, d) \in h_s$ se encuentra en una vecindad de $(0.0463358, 1.3080156)$, se tendrá coexistencia de pulsos y frentes de onda.

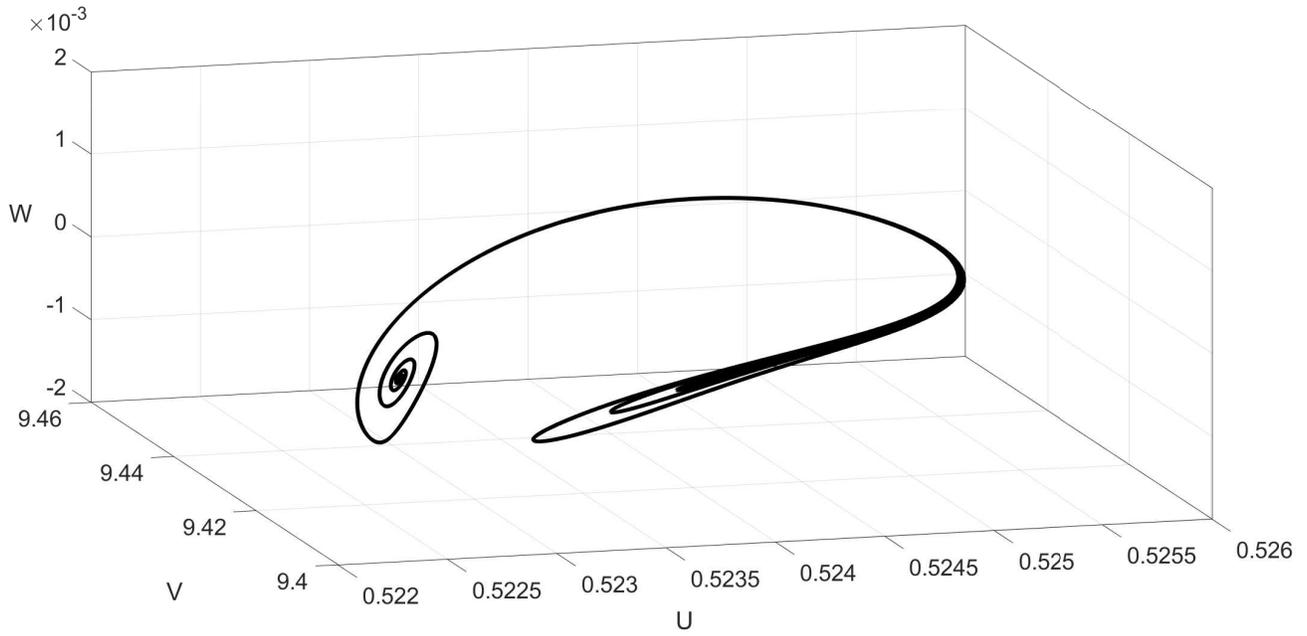


Figura 3.35: Intersección de $W^s(p_s)$ con $S_{0.03}$, cuando $(m, d) = (0.0463358, 1.3080156)$.

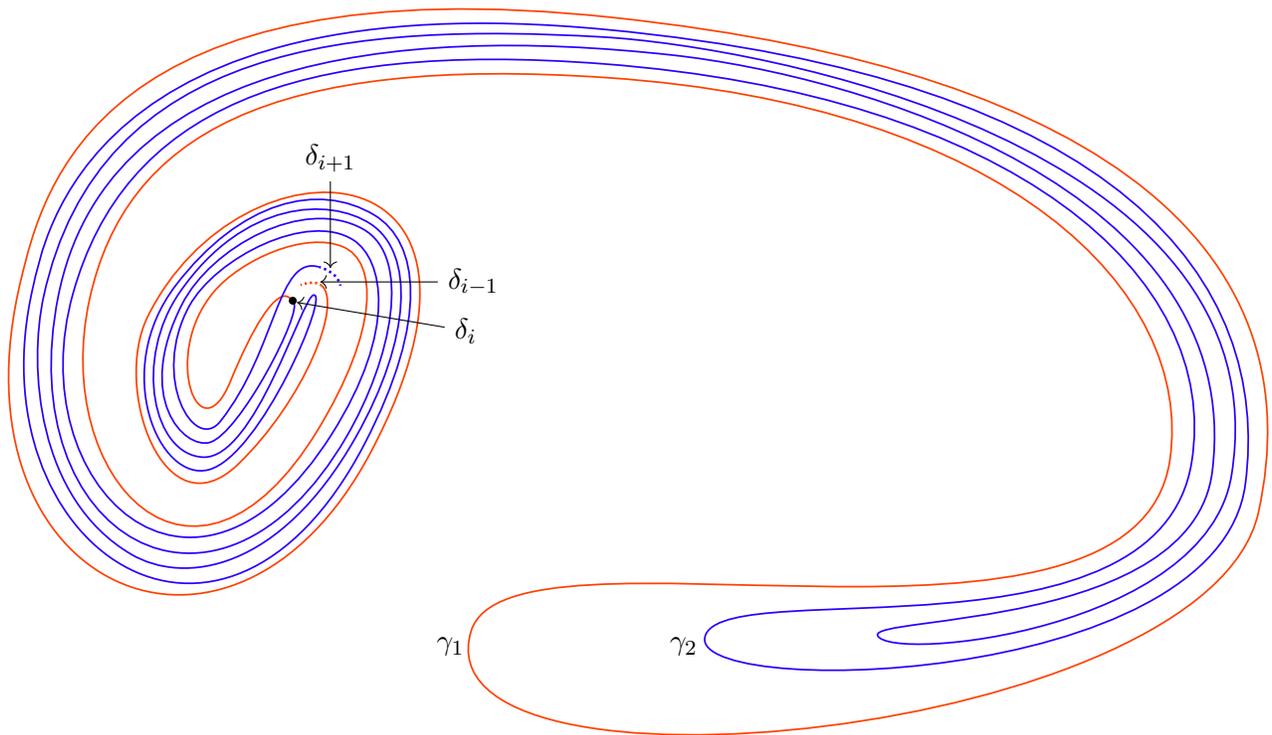


Figura 3.36: Bosquejo de curvas representantes de la familia de curvas presentes en la figura 3.35.

Tabla 3.2: Resumen de las principales soluciones de tipo onda viajera encontradas

Tipo de onda	Región en el plano (m, d)	Órbita en espacio de fase
Pulso de onda tipo A	Curva de bifurcación h_s	Homoclínica foco-foco, Γ_s
Pulso de onda tipo B	Curva de bifurcación h_p	Homoclínica silla-foco, Γ_p
Pulso de onda tipo C	Vecindades de curva de bifurcación h_s	2-Homoclínica foco-foco, Γ_s^2
Pulso de onda tipo D	Vecindades de curva de bifurcación h_p	2-Homoclínica silla-foco, Γ_p^2
Pulso de onda tipo E	Vecindades de curva de bifurcación h_p	4-Homoclínica silla-foco, Γ_p^4
Frente de onda tipo A	Región I	Heteroclínica desde p_s a p , $\Gamma_{s,p}$
Frente de onda tipo B	Regiones III, IV, V y curva de bifurcación h_s	Heteroclínica desde p a p_s , $\Gamma_{p,s}$
Tren de onda tipo A	Regiones II, III, IV, V y VI	Ciclo límite, Γ
Tren de onda tipo B	Regiones III y V	Ciclo límite de período duplicado, Γ^2
Tren de onda tipo C	Región III	Ciclo límite de período cuadruplicado, Γ^4
Tren de onda tipo D	Región III	Ciclo límite de período octuplicado, Γ^8

Capítulo 4

Análisis de soluciones estacionarias

Un elemento importante a destacar en nuestro modelo en estudio es la existencia de soluciones estacionarias. Para estudiarlas, consideremos nuevamente el sistema:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} + u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv; \\ v_t = D_2 v_{xx} + \beta uv - \gamma v(u + v); \end{cases} \quad (4.1)$$

En este capítulo supondremos que tenemos una variable espacial acotada. En particular supondremos que $x \in [0, L]$. Dado que (4.1) es un sistema de ecuaciones diferenciales parciales, debemos imponer condiciones de borde. Las condiciones a considerar son del tipo Neumann homogéneas, pues estas indican que no hay entrada ni salida de poblaciones hacia dentro ni hacia fuera del dominio, respectivamente. Así, nuestro modelo se puede reescribir en la forma:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} + u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv & \text{para } (x, t) \in (0, L) \times \mathbb{R}^+, \\ v_t = D_2 v_{xx} + \beta uv - \gamma v(u + v) & \text{para } (x, t) \in (0, L) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(0, t) = u_x(L, t) = v_x(0, t) = v_x(L, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+. \end{cases} \quad (4.2)$$

Para estudiar mejor el sistema (4.2), realizamos un reescalamiento espaciotemporal y una reparametrización dados, respectivamente, por:

$$(x, t) \rightarrow \left(\frac{x}{L}, \frac{D_2 t}{L^2} \right), \quad (d, s, b, g, a, m) = \left(\frac{D_1}{D_2}, \frac{L^2}{D_2}, s\beta, s\gamma, s\alpha, m \right) \in (\mathbb{R}^+)^5 \times (0, 1).$$

De esta forma obtenemos el sistema dado por

$$\begin{cases} u_t = d u_{xx} + s u(u - m)(1 - u)(u + v) - a u v & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ v_t = v_{xx} + b u v - g v(u + v) & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(0, t) = u_x(1, t) = v_x(0, t) = v_x(1, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+, \end{cases} \quad (4.3)$$

donde $(x, t) \in [0, 1] \times \mathbb{R}^+$. Para buscar soluciones estacionarias de este sistema suponemos que $u_t = v_t = 0$ para todo $(x, t) \in [0, 1] \times \mathbb{R}^+$. De este modo, denotando por $U = u(x)$, $V = v(x)$ a las soluciones de (4.3) independientes del tiempo, obtenemos el sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de segundo orden dado por:

$$\begin{cases} 0 = dU'' + sU(U - m)(1 - U)(U + V) - aUV & \text{para } x \in (0, 1), \\ 0 = V'' + bUV - gV(U + V) & \text{para } x \in (0, 1), \\ U'(0) = U'(1) = V'(0) = V'(1) = 0, \end{cases} \quad (4.4)$$

donde $U' = dU/dx$, $V' = dV/dx$, $U'' = d^2U/dx^2$ y $V'' = d^2V/dx^2$ es la notación usual para derivadas ordinarias en una variable. Definiendo las variables auxiliares $W = U'$ y $R = V'$ se obtiene el sistema de 4 ecuaciones diferenciales ordinarias dado por

$$\begin{cases} U' = W, \\ V' = R, \\ W' = \frac{aUV - sU(U-m)(1-U)(U+V)}{d}, \\ R' = gV(U+V) - bUV, \\ W(0) = W(1) = R(0) = R(1) = 0. \end{cases} \quad (4.5)$$

Notemos que el sistema (4.5) es muy similar al sistema (3.4) estudiado en el capítulo 3, con la diferencia de que (4.5) tiene condiciones de borde impuestas en los extremos del dominio acotado, los parámetros están definidos de manera ligeramente distinta a aquellos utilizados en el sistema (3.4), y en (4.5) el parámetro c no aparece.

Debemos notar que una solución a (4.5) es cualquier curva

$$\begin{aligned} \alpha : [0, 1] &\rightarrow (\mathbb{R}_0^+)^2 \times \mathbb{R}^2 \\ x &\rightarrow (U(x), V(x), W(x), R(x)), \end{aligned}$$

tal que $\alpha(0) = (U(0), V(0), 0, 0)$ y $\alpha(1) = (U(1), V(1), 0, 0)$, donde $U(0), U(1), V(0), V(1) \in \mathbb{R}_0^+$, pues $U(x)$ y $V(x)$ son funciones de la variable espacial x , que representan densidades de población de presas y depredadores, respectivamente. Dado que una de las cosas que buscamos es la coexistencia de especies, buscaremos soluciones $\alpha(x) = (U(x), V(x), W(x), R(x))$ de (4.5), tales que $U(x), V(x) \neq 0$. Basado en los valores que tomaban las soluciones en el capítulo 3, consideramos una condición inicial $(U(0), V(0), W(0), R(0)) = (0.52, 9.4, 0, 0)$. Esta condición inicial debe tener fijas las coordenadas $(W(0), R(0)) = (0, 0)$, para satisfacer las condiciones de borde; pero las coordenadas $(U(0), V(0))$, no necesariamente deben estar fijas. Se incluyen entonces los parámetros a_1, a_2 tales que $(U(0), V(0)) = (a_1, a_2)$, de modo que podamos cambiar el punto de partida de la solución. Dado que se debe cumplir que $(W(1), R(1)) = (0, 0)$, entonces se utilizan otros parámetros a_3, a_4 tales que $(W(1), R(1)) = (a_3, a_4)$, para tener control sobre el cumplimiento de estas últimas condiciones de borde. Para utilizar la formulación del problema de valores en la frontera visto en la sección 2.1.2, definimos $\tau = x/T$, donde T es el tiempo de integración del sistema (4.5), con lo que se obtiene el sistema:

$$\frac{d\mathbf{U}}{d\tau} = TF(\mathbf{U}; \mu),$$

donde

$$\mathbf{U} = (U, V, W, R)^T, \quad F(\mathbf{U}; \mu) = \begin{pmatrix} W \\ R \\ \frac{aUV - sU(U-m)(1-U)(U+V)}{d} \\ gV(U+V) - bUV \end{pmatrix},$$

y μ es el vector de parámetros del sistema, incluyendo T y los parámetros definidos para las condiciones de borde. Notemos que $T = 1$ si y solo si $\tau = x$ para todo $x \in [0, 1]$, por lo tanto se tiene que

$$T = 1 \quad \Leftrightarrow \quad \{\alpha(\tau) : 0 \leq \tau \leq T\} = \{\alpha(x) : 0 \leq x \leq 1\}.$$

Así entonces, en la formulación del problema de valores en la frontera vista en la sección 2.1.2, se define la función de condiciones de borde en la variable τ , como:

$$g(\mathbf{U}(0), \mathbf{U}(1), \mu) = \begin{pmatrix} U(0) - a_1 \\ V(0) - a_2 \\ W(0) \\ R(0) \\ W(1) - a_3 \\ R(1) - a_4 \end{pmatrix} = \mathbf{0},$$

sin condiciones integrales, lo que implica que se colocan seis condiciones de borde, es decir, $n_b = 6$; ninguna condición integral, es decir, $n_i = 0$; y se agregan cuatro parámetros al problema de valores en la frontera considerado. Dado que el sistema (4.5) tiene cuatro ecuaciones, entonces $n = 4$, por lo que la cantidad de parámetros libres en cada ejecución de AUTO debe ser

$$n_p = n_b + n_i - n + 1 = 6 + 0 - 4 + 1 = 3.$$

Para obtener entonces una solución inicial se consideran tres pasos:

1. En primera instancia se dejan libres los parámetros T , a_3 y a_4 , y se detiene la ejecución cuando $a_3 = 0$, asegurando que se cumple la condición de borde $W(1) = 0$, en la variable τ .
2. En una segunda etapa se dejan libres los parámetros T , a_4 y a_1 , dejando fijo $a_3 = 0$. Esta ejecución se detiene cuando $a_4 = 0$, asegurando que se cumple la condición de borde $R(1) = 0$, en la variable τ . Hasta este punto se tienen las condiciones $W(0) = W(1) = R(0) = R(1) = 0$ satisfechas en la variable τ .
3. En una última ejecución, se dejan libres los parámetros T , a_1 y a_2 , y se detiene el proceso cuando se obtiene $T = 1$, asegurando que las condiciones de borde se cumplen para la variable x .

Luego de realizar este proceso se consigue una solución al sistema (4.5), que corresponde a una solución estacionaria de (4.3). La figura 4.1(a) muestra el gráfico de la solución α así obtenida, proyectada sobre el espacio UVW , con parámetros iniciales $(a_1, a_2) = (0.52, 9.4)$. Por su parte, la figura 4.1(b) muestra las series de tiempo de U y V asociadas, donde se puede ver que existe una mayor concentración de poblaciones al extremo derecho del espacio tanto para presas, como para depredadores, como es de esperarse. Podemos notar que esta solución de (4.5) presenta una amplitud pequeña y se asemeja a una solución casi constante.

Tomando esta solución como punto de partida, se puede proceder a variar cada uno de los parámetros del sistema (4.5), con el fin de observar los cambios que experimenta dicha solución. Para esto se consideran libres los parámetros a_1 , a_2 y algún otro parámetro $\nu \in \{a, b, d, g, m, s\}$, y se realiza la continuación dejando el resto de parámetros fijo. Esto dará lugar a una familia de soluciones de (4.5), parametrizadas por (a_1, a_2, ν) . La tabla 4.1 muestra los intervalos en que se mueve cada uno de los parámetros del sistema en cada una de estas ejecuciones.

Inicialmente se comienza por mover cada uno de los parámetros del conjunto $\{a, b, g, m\}$ en el intervalo señalado en la tabla 4.1, con la solución inicial mostrada en la figura 4.1. Las figuras 4.2 y 4.3 muestran las familias de soluciones estacionarias, proyectadas en el espacio UVW , obtenidas al variar los parámetros a y b , respectivamente, en el intervalo señalado. Estas figuras muestran cada familia de soluciones desde dos ángulos distintos, para poder visualizar mejor la forma que toman estas superficies. Además, en cada superficie se destacan 4 soluciones que tienen un comportamiento representativo, y se

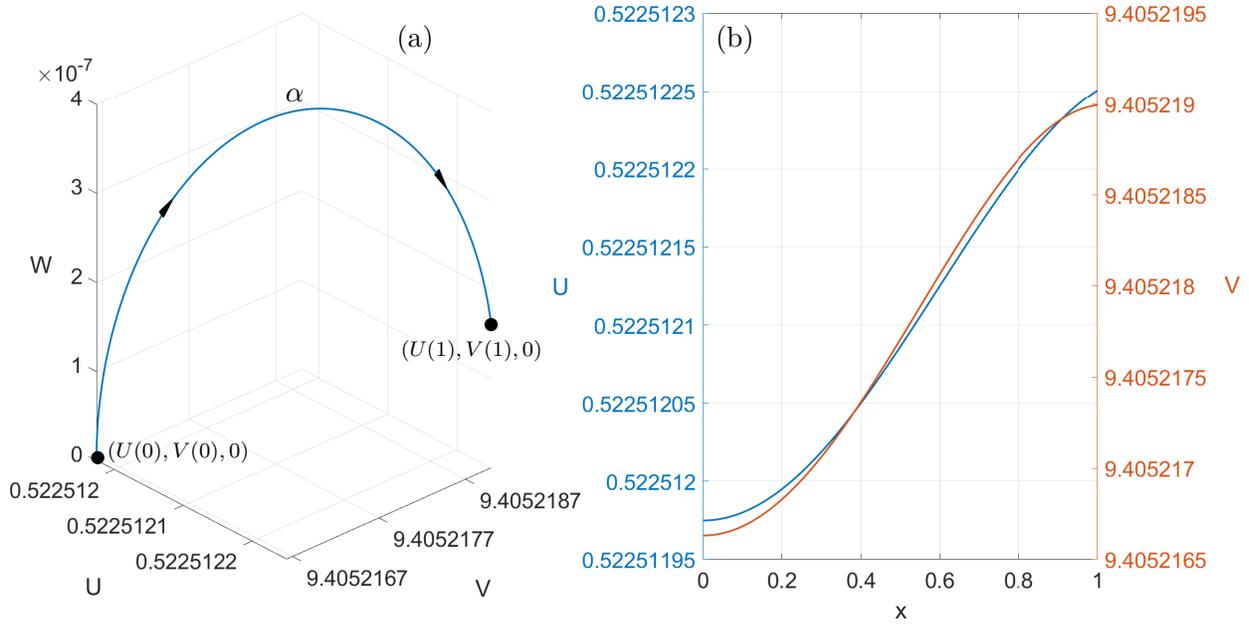


Figura 4.1: El panel (a) muestra la curva α , solución estacionaria del sistema (4.3), mientras que el panel (b) muestra la serie de tiempo de las variables U y V asociadas a α .

Tabla 4.1: Intervalos de movimiento de parámetros del sistema (4.5)

Parámetro	Intervalo
a	$[10, 24]$
b	$[10, 19]$
d	$[0.1, 0.94081]$
g	$[1, 20]$
m	$[0, 0.0463367]$
s	$[89.6631, 200]$

muestran sus series de tiempo en la figura 4.4. En la figura 4.4(a) se puede ver que, para los valores de $a \in [10, 24]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas, la mayor concentración de poblaciones se da en el centro del espacio, tanto para presas como depredadores, como es de esperar. Además, se puede ver que la concentración poblaciones al extremo izquierdo del intervalo es la misma a la concentración de poblaciones al extremo derecho. Esto ocurre porque las órbitas que generan la familia de soluciones mostrada en la figura 4.2 son cerradas. Cabe destacar que en la figura 4.4(a) parece haber un cambio mucho mayor en la concentración de presas que en la de depredadores en el espacio, para cada valor de $a \in [10, 24]$ con que se obtuvieron las soluciones. Esto, si bien es cierto visualmente, puede deberse a un problema de escala pues notemos que la función U se mueve en el intervalo $(0, 1)$, mientras que V se mueve en el intervalo $(2, 10)$. Por otra parte, en la figura 4.4(b), se puede ver que, para los valores de $b \in [10, 19]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas, la mayor concentración de poblaciones se da en el extremo derecho del espacio tanto para presas, como para depredadores. En la figura 4.4(b) es relevante destacar que, si bien el cambio de depredadores en el espacio es similar para todo valor de $b \in [10, 19]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas, el cambio en la concentración de presas a lo largo del espacio cambia más, mientras más pequeño sea el valor de b .

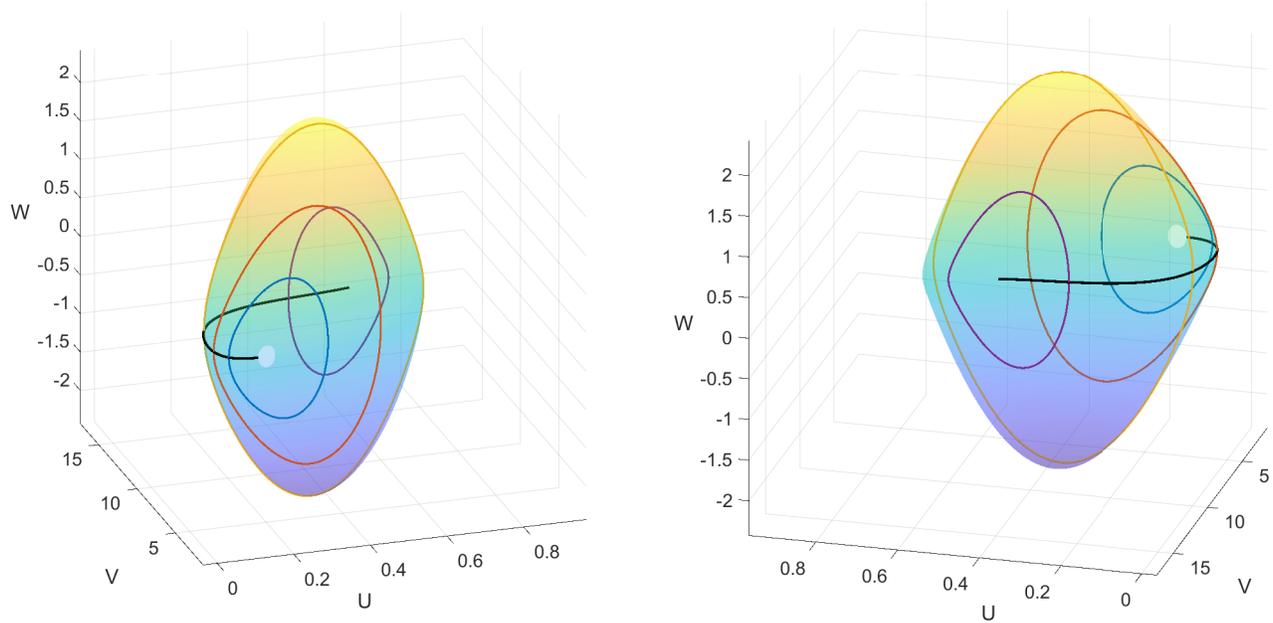


Figura 4.2: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $a \in [10, 24]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

Por otro lado, las figuras 4.5 y 4.6 muestran las familias de soluciones estacionarias, proyectadas en el espacio UVW ; obtenidas al variar los parámetros g y m , respectivamente, en el intervalo indicado en la tabla 4.1. Estas figuras muestran cada familia de soluciones desde dos ángulos distintos, para poder visualizar mejor la forma que toman estas superficies. Además, en cada superficie se destacan 4 soluciones que tienen un comportamiento representativo, y se muestran sus series de tiempo en la figura 4.7. En dicha figura, tanto en el panel (a), como en el panel (b), se puede ver que, para los valores de $g \in [1, 20]$ y $m \in [0, 0.0463367]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas, la mayor concentración de poblaciones se da en el extremo derecho del espacio tanto para presas, como para depredadores. Cabe destacar que en la figura 4.7(a), la variable V parece casi constante espacialmente para cada una de las soluciones mostradas, mientras que el cambio en U se ve más pronunciado. Esto puede deberse, nuevamente, a un problema en las escalas de visualización, pues la variable U se mueve en el intervalo $(0, 1)$, mientras que la variable V se mueve en el intervalo $(0, 10)$. Por otro lado, en la figura 4.7(b) se puede destacar que, mientras más pequeño es el valor de m , mayor es el cambio de la concentración de poblaciones en el espacio.

Por último, para obtener las familias de soluciones estacionarias al variar los parámetros d y s consideramos un cambio respecto a la solución inicial, pues las familias de soluciones obtenidas al variar d y s desde la solución inicial mostrada en la figura 4.1 tienen una amplitud muy baja, y son difíciles de visualizar. En particular, para variar d y s se considera como solución inicial, una de las soluciones de la familia mostrada en la figura 4.5, obtenida al variar g ; en particular la solución calculada cuando $g = 2.8680227$. La figura 4.8(a) muestra una proyección de esta solución estacionaria α sobre el espacio UVW , mientras que la figura 4.8 muestra las series de tiempo de U y V asociadas, donde se puede observar que la mayor concentración de poblaciones se da al extremo derecho del espacio tanto para presas, como para depredadores. Se considera entonces la variación de los parámetros d y s , en el

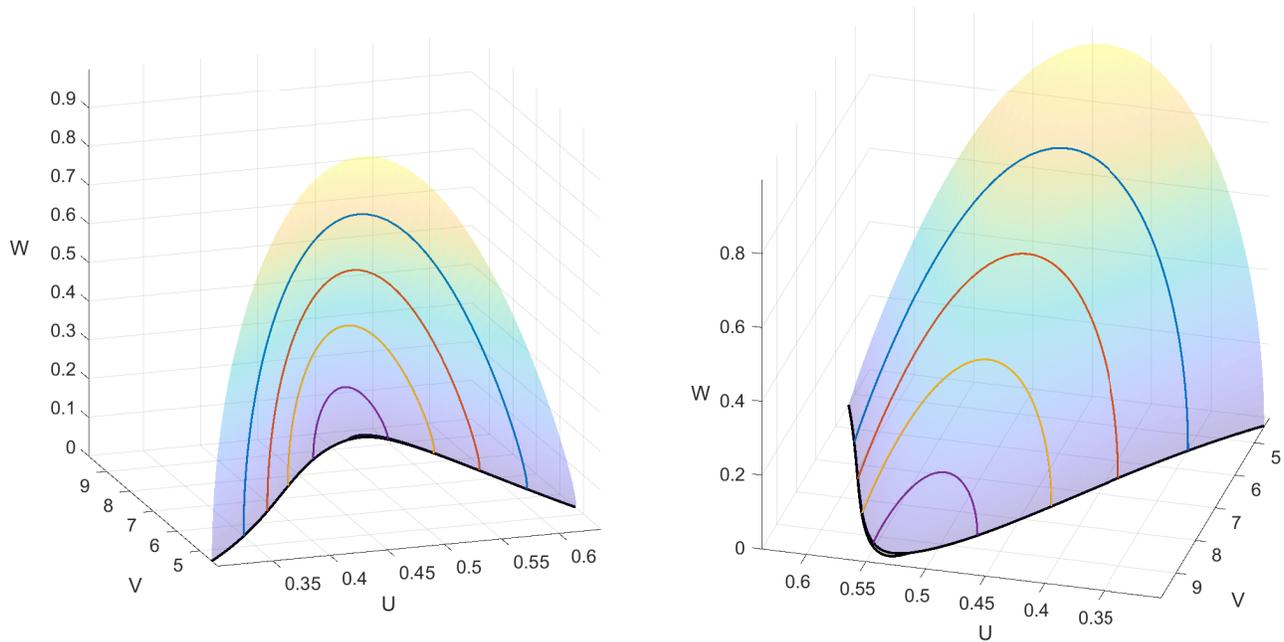


Figura 4.3: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $b \in [10, 19]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

intervalo indicado en la tabla 4.1, a partir de la solución α , mostrada en la figura 4.8.

Con esto, las figuras 4.9 y 4.10 muestran las familias de soluciones estacionarias, proyectadas en el espacio UVW ; obtenidas al variar los parámetros d y s , respectivamente, en el intervalo indicado en la tabla 4.1. Estas figuras muestran cada familia de soluciones desde dos ángulos distintos para poder visualizar mejor la forma que toman estas superficies. Cabe destacar que en la figura 4.9, la superficie formada parece una silla de montar, debido a que aumenta drásticamente su amplitud al continuar la continuación fuera del intervalo señalado. Por otro lado, en cada superficie de las figuras 4.9 y 4.10, se destacan 4 soluciones que tienen un comportamiento representativo, y se muestran sus series de tiempo en la figura 4.11. En la figura 4.11(a) se puede ver que, para los valores de $d \in [0.1, 0.94081]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas, la mayor concentración de poblaciones se da en el extremo derecho del intervalo tanto para presas, como depredadores. Es importante destacar que, mientras más pequeño es el valor de d , existe un cambio menor de presas y depredadores en el espacio desde el extremo izquierdo al extremo derecho. De hecho, las presas parecen establecerse en un mismo valor en el extremo derecho, para todos los valores de $d \in [0.1, 0.94081]$ con que se obtuvieron las soluciones mostradas. Por otro lado, en la figura 4.11(b) se puede ver que existen dos tipos de soluciones para distintos valores de s . En un caso, la mayor concentración de poblaciones se da en el extremo izquierdo del intervalo, mientras que en el otro, la mayor concentración de poblaciones se da al lado derecho. este cambio es posible visualizarlo en la figura 4.10, donde se ve que existen soluciones en que $W > 0$ y otras en que $W < 0$, es decir, existen soluciones en que la densidad de población de presas aumenta, y otras en las que la densidad disminuye, a medida que nos acercamos al punto espacial en que $x = 1$.

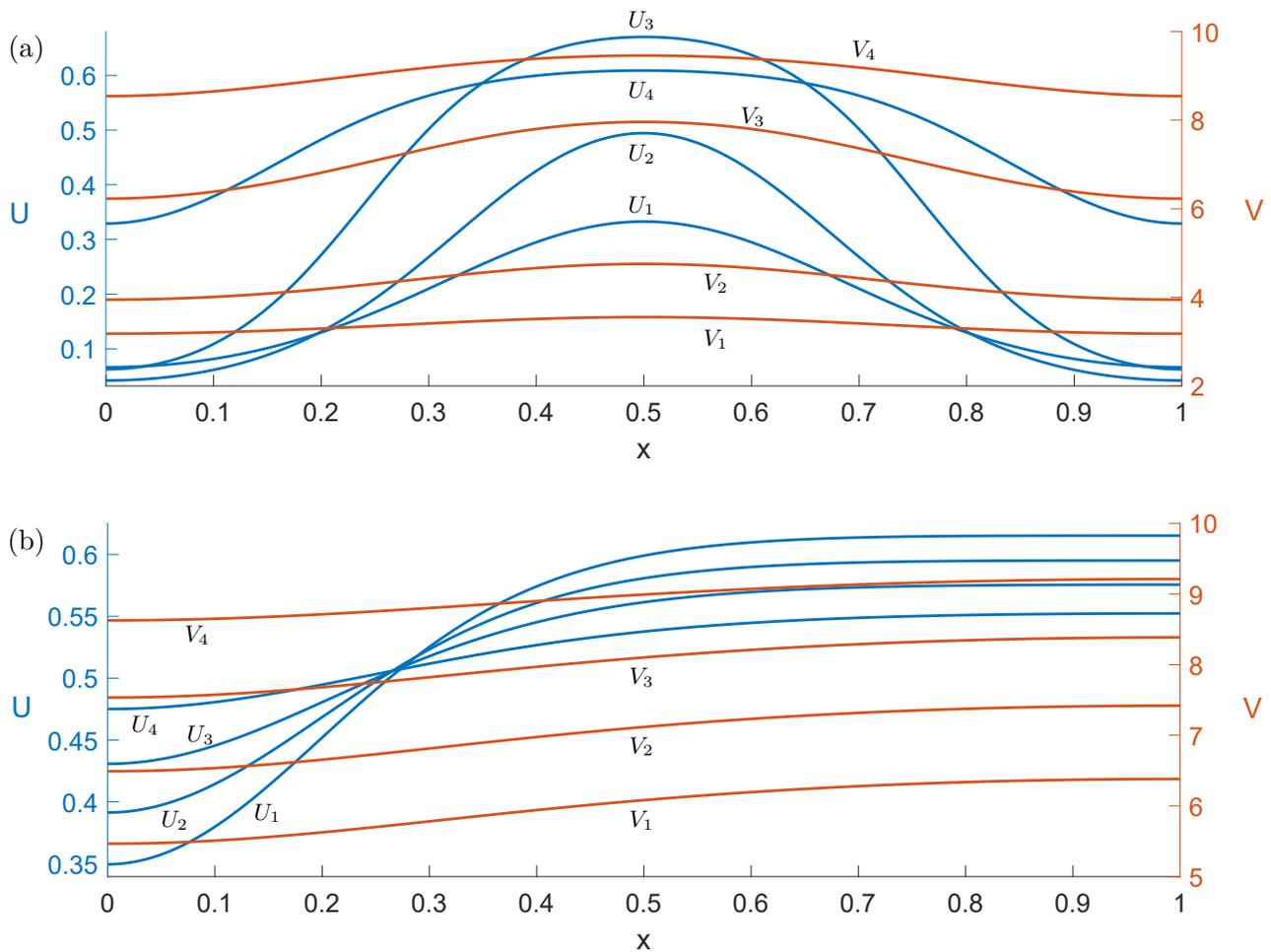


Figura 4.4: El panel (a) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones estacionarias mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.2. Cada par (U_i, V_i) representa una solución al sistema (4.4) con un valor de a fijo. En particular, (U_1, V_1) , (U_2, V_2) , (U_3, V_3) y (U_4, V_4) fueron obtenidas con $a = 14.70968$, $a = 19.41355$, $a = 21.32599$ y $a = 23.15191$, respectivamente. Por otro lado, el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.3. Cada par (U_i, V_i) representa una solución al sistema (4.4) con un valor de b fijo. En particular, (U_1, V_1) , (U_2, V_2) , (U_3, V_3) y (U_4, V_4) fueron obtenidas con $b = 11.92737$, $b = 13.95678$, $b = 15.994427642$ y $b = 18.01076$, respectivamente.

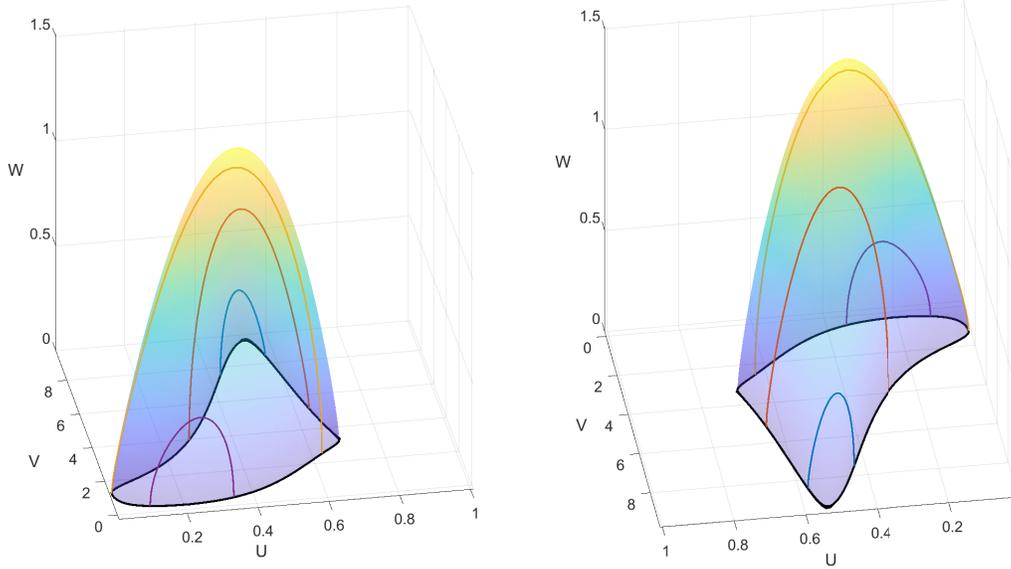


Figura 4.5: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $g \in [1, 20]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

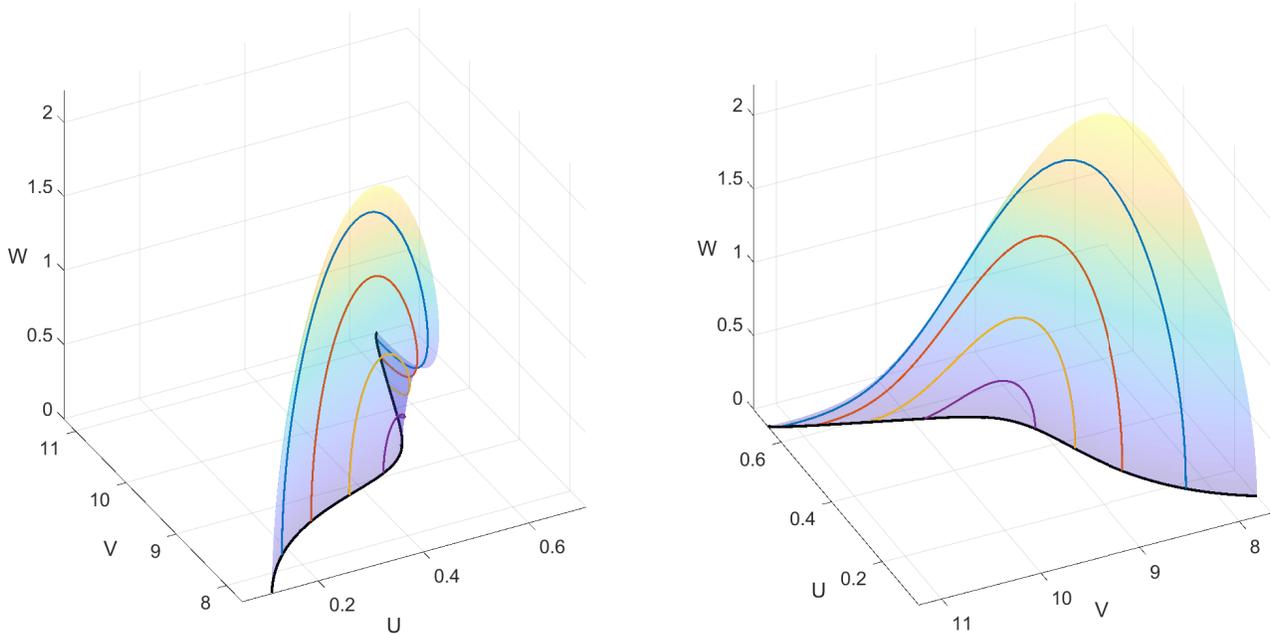


Figura 4.6: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $m \in [0, 0.0463367]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

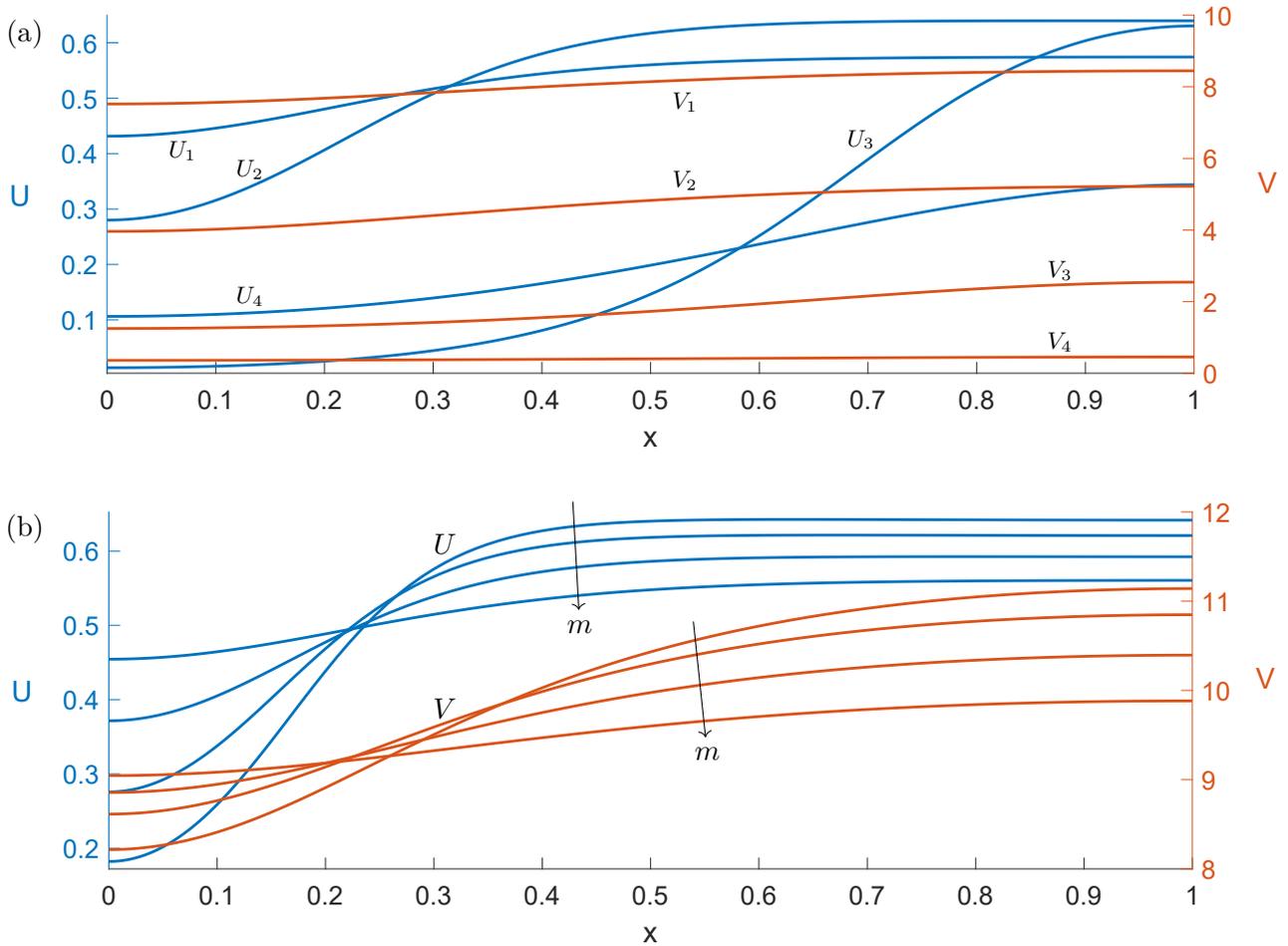


Figura 4.7: El panel (a) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones estacionarias mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.5. Cada par (U_i, V_i) representa una solución al sistema (4.4) con un valor de g fijo. En particular, (U_1, V_1) , (U_2, V_2) , (U_3, V_3) y (U_4, V_4) fueron obtenidas con $g = 1.18151$, $g = 1.98591$, $g = 2.52683$ y $g = 6.62821$, respectivamente. Por otro lado, el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.6. Las flechas indican el sentido de crecimiento del parámetro m , que genera cada solución. Las soluciones mostradas fueron obtenidas con $m = 0.00849$, $m = 0.02220$, $m = 0.03542$ y $m = 0.04363$, respectivamente.

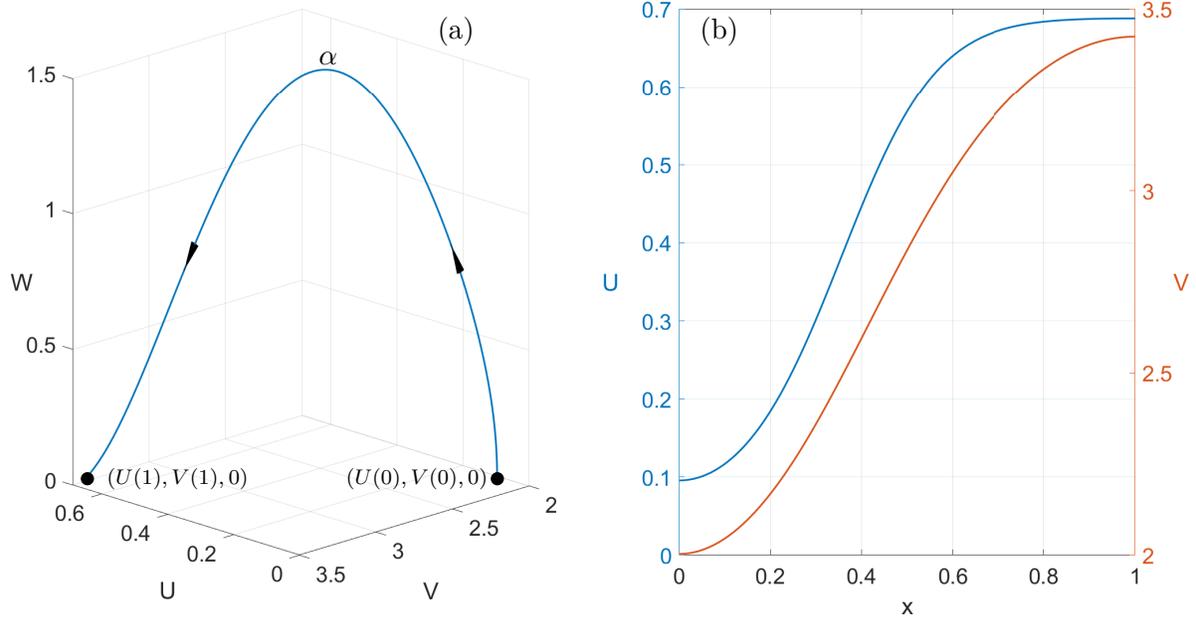


Figura 4.8: En el panel (a) se muestra la curva α , solución estacionaria del sistema (4.3) cuando $g = 2.8680227$, mientras que en el panel (b) se muestran las series de tiempo de U y V asociadas a α .

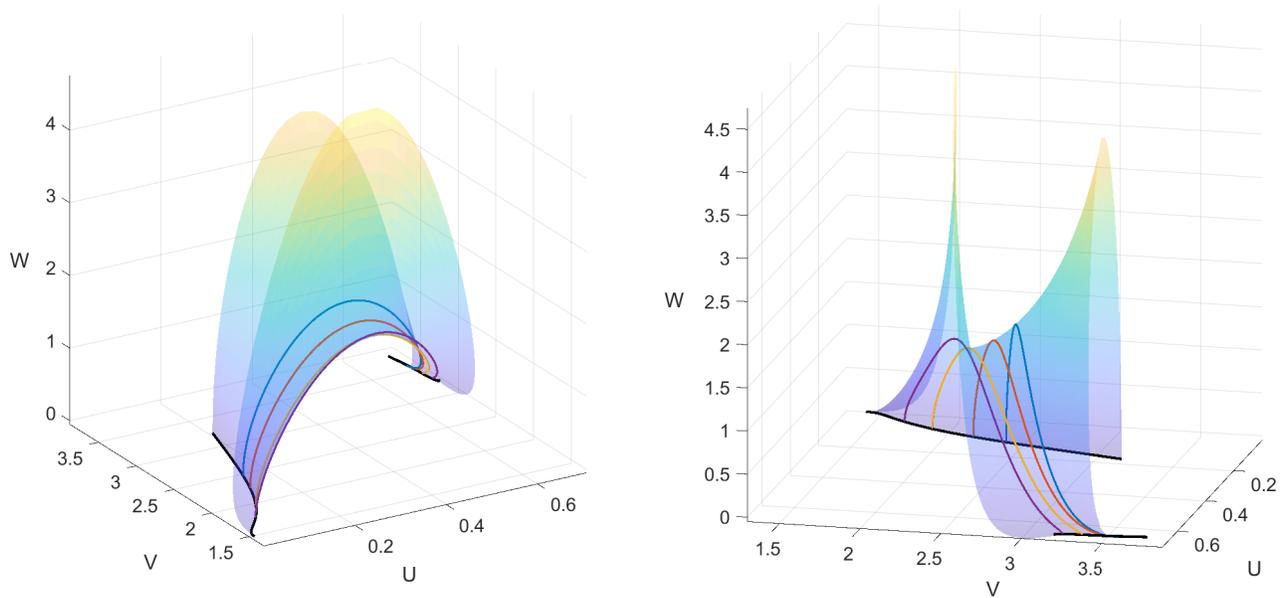


Figura 4.9: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $d \in [0.1, 0.94081]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

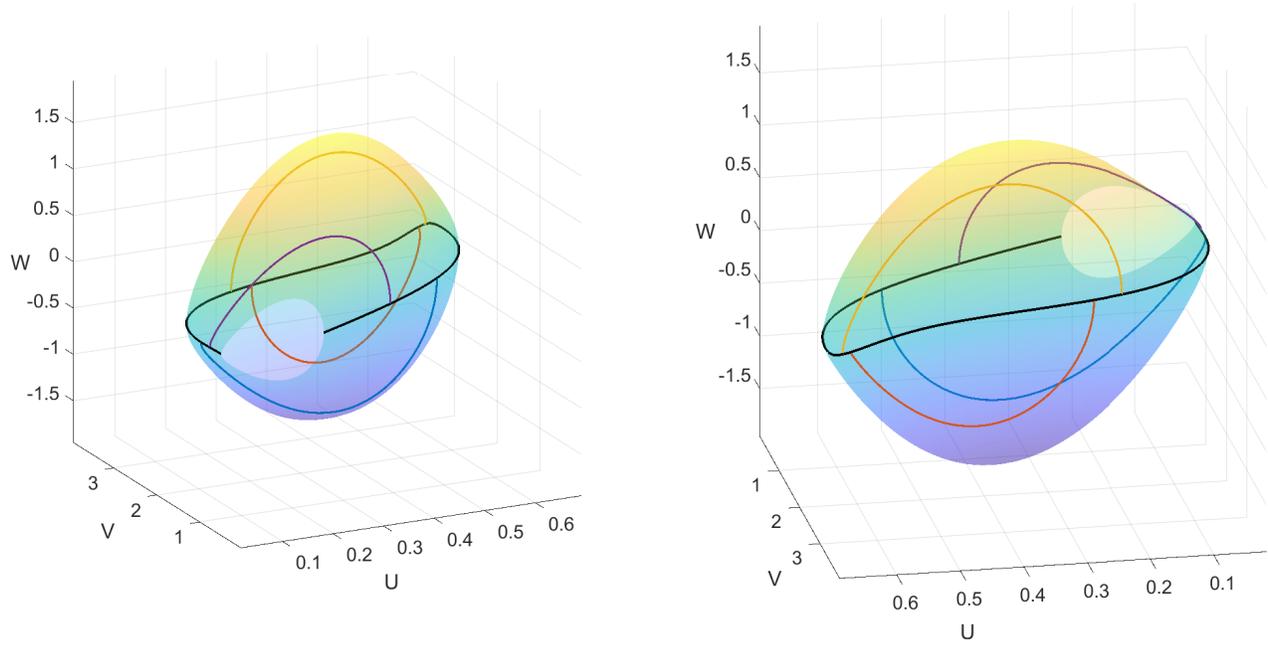


Figura 4.10: Familia de soluciones estacionarias del sistema (4.3), obtenidas al variar $s \in [89.6631, 200]$. Ambos paneles muestran la misma familia desde puntos de vista distintos. La curva gruesa negra representa las condiciones iniciales y finales de las soluciones de la familia y las curvas en la superficie corresponden a algunas soluciones que la conforman.

4.1. Patrones de inestabilidad de Turing

En nuestro modelo (4.2) hemos visto que existen diversos tipos de soluciones y existen condiciones en que ambas especies coexisten en el largo plazo y estas pueden estar homogénea o heterogéneamente distribuidas en el espacio. Dado que estamos agregando difusión espacial a un modelo, resulta natural preguntarse si es posible que existan patrones de inestabilidad de Turing, introducidos en la sección 2.2.1. Para realizar un estudio de estos patrones escribimos (4.2) en la forma

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} + u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ v_t = D_2 v_{xx} + \beta uv - \gamma v(u + v) & \text{para } (x, t) \in (0, 1) \times \mathbb{R}^+, \\ u_x(0, t) = u_x(1, t) = v_x(0, t) = v_x(1, t) = 0 & \text{para } t \in \mathbb{R}^+, \end{cases} \quad (4.6)$$

que tiene la forma presentada en la sección 2.2.1, con $f(u, v) = u(u - m)(1 - u)(u + v) - \alpha uv$ y $g(u, v) = \beta uv - \gamma v(u + v)$. Sea \mathbf{p} un punto de equilibrio de (4.6) y sea A la matriz jacobiana de la función $F(u, v) = (f(u, v), g(u, v))^T$ evaluada en \mathbf{p} , es decir,

$$A_{\mathbf{p}} = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \Big|_{\mathbf{p}}$$

Según lo visto en la sección 2.2.1, para que exista un patrón de inestabilidad de Turing asociado al

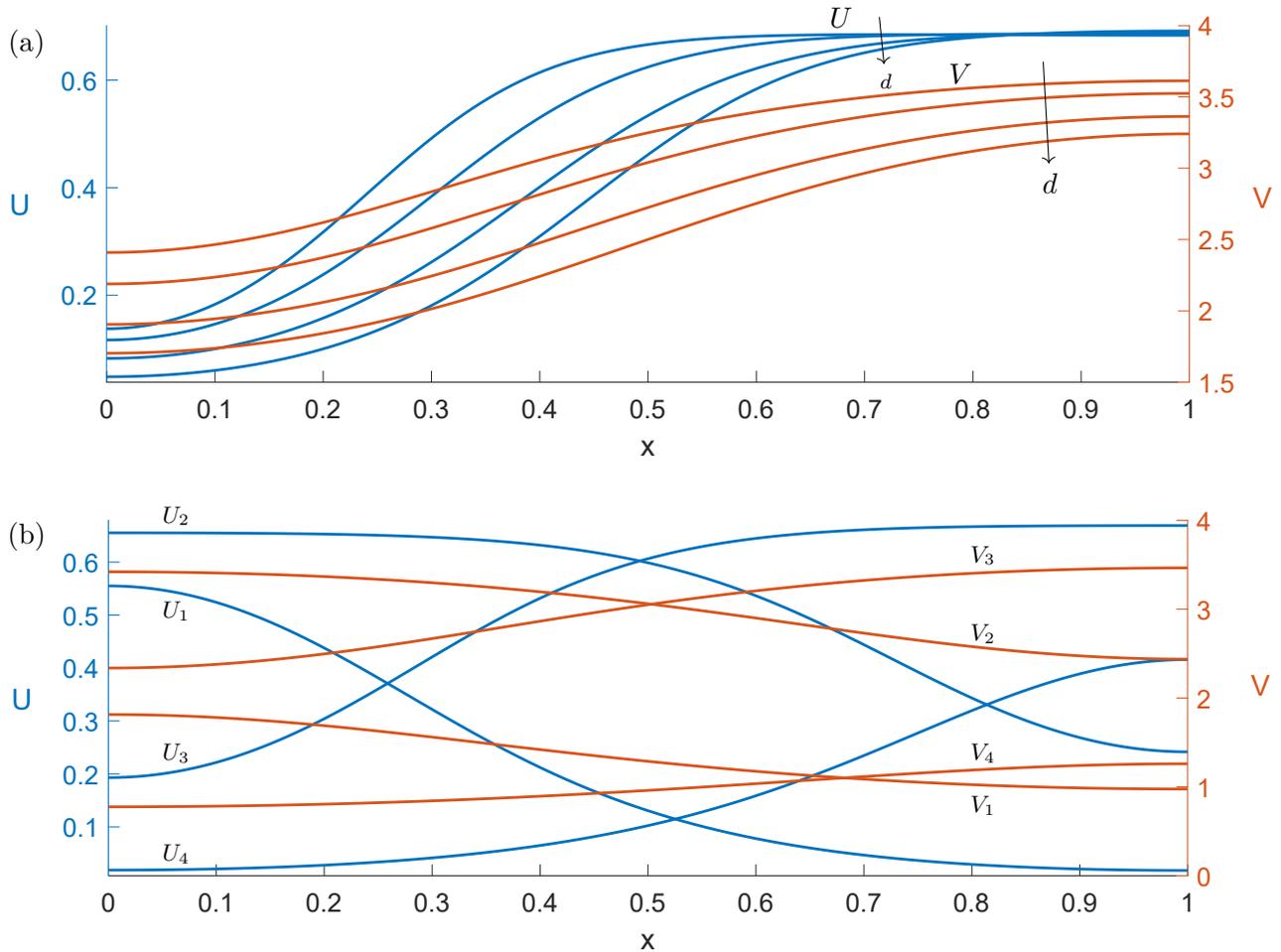


Figura 4.11: El panel (a) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones estacionarias mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.9. Las flechas indican el sentido de crecimiento del parámetro d , que genera cada solución. Las soluciones mostradas fueron obtenidas con $d = 0.58069$, $d = 0.76968$, $d = 0.93672$ y $d = 0.85742$, respectivamente. Por otro lado, el panel (b) muestra las series de tiempo de U y V de las soluciones mostradas sobre la familia de soluciones de la figura 4.10. Cada par (U_i, V_i) representa una solución al sistema (4.4) con un valor de s fijo. En particular, (U_1, V_1) , (U_2, V_2) , (U_3, V_3) y (U_4, V_4) fueron obtenidas con $s = 100.20734$, $s = 96.08668$, $s = 97.70535$ y $s = 117.02815$, respectivamente.

equilibrio \mathbf{p} , se requiere que se cumplan cuatro condiciones:

$$\text{tr}(A_{\mathbf{p}}) < 0, \quad (4.7)$$

$$\det(A_{\mathbf{p}}) > 0, \quad (4.8)$$

$$D_2 f_u + D_1 g_v > 0, \quad (4.9)$$

$$(D_2 f_u + D_1 g_v)^2 > 4D_1 D_2 \det(A_{\mathbf{p}}). \quad (4.10)$$

Los equilibrios del sistema (4.6) vienen dados por:

$$p_0 := (0, 0),$$

$$p_m := (m, 0),$$

$$p_1 := (1, 0),$$

$$p_s := (p_s^u, p_s^v, 0, 0),$$

$$p := (p^u, p^v, 0, 0),$$

donde

$$p_s^u = \frac{(1+m)\sqrt{\beta} + \sqrt{\Delta}}{2\sqrt{\beta}},$$

$$p^u = \frac{(1+m)\sqrt{\beta} - \sqrt{\Delta}}{2\sqrt{\beta}},$$

$$p_s^v = \frac{(\beta - \gamma)((1+m)\sqrt{\beta} + \sqrt{\Delta})}{2\sqrt{\beta}\gamma} = \frac{(\beta - \gamma)}{\gamma} p_s^u,$$

$$p^v = \frac{(\beta - \gamma)((1+m)\sqrt{\beta} - \sqrt{\Delta})}{2\sqrt{\beta}\gamma} = \frac{(\beta - \gamma)}{\gamma} p^u,$$

con $\Delta = -4\alpha(\beta - \gamma) + \beta(m - 1)^2$.

Dado que el sistema (4.6) es un sistema 2-dimensional, sus puntos de equilibrio tendrán solo 2 coordenadas aunque serán llamados igual que en secciones anteriores pues hay una correspondencia entre los equilibrios de este sistema y los definidos anteriormente en los sistemas de cuatro dimensiones.

Haciendo un estudio sobre el cumplimiento de las condiciones para la existencia de un patrón de inestabilidad de Turing se obtiene el siguiente resultado

Teorema 4.1.1. *Para cualquier valor de parámetros, los puntos p_0 , p_m , p_1 y p no presentan patrón de inestabilidad de Turing.*

Demostración. Para probar este resultado debemos verificar que alguna de las condiciones (4.7), (4.8), (4.9) o (4.10) no se cumple para cada uno de los puntos de equilibrio. En primer lugar para el equilibrio p_0 se tiene

$$A_{p_0} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

lo cual implica que $\text{tr}(A) = 0$ por lo tanto la condición (4.7) no se cumple para p_0 . Por otro lado, para el equilibrio p_m se tiene

$$A_{p_m} = \begin{pmatrix} (1-m)m^2 & -\alpha m \\ 0 & m(\beta - \gamma) \end{pmatrix},$$

lo cual implica que

$$\text{tr}(A_{p_m}) = m(m(1-m) + \beta - \gamma),$$

$$\det(A_{p_m}) = (1-m)m^3(\beta - \gamma).$$

Dado que $0 < m < 1$, entonces la condición (4.8) se cumple si y solo si $\beta - \gamma > 0$. Por otro lado notemos que si $\beta > \gamma$, entonces $\text{tr}(A_{p_m}) > 0$, lo cual implica que la condición (4.7) no se satisface. Continuando entonces con p_1 se tiene

$$A_{p_1} = \begin{pmatrix} -(1-m) & -\alpha \\ 0 & \beta - \gamma \end{pmatrix},$$

lo que implica que

$$\text{tr}(A_{p_1}) = -(1-m) + \beta - \gamma,$$

$$\det(A_{p_1}) = -(1-m)(\beta - \gamma),$$

$$D_2 f_u + D_1 g_v = -D_2(1-m) + D_1(\beta - \gamma).$$

Notemos que $\det(A_{p_1}) > 0$ si y solo si $\beta - \gamma < 0$. Esta condición implica directamente que $\text{tr}(A_{p_1}) < 0$ pero se tendrá que $D_2 f_u + D_1 g_v < 0$, lo que impide que se cumpla la condición (4.9). Por último, para analizar las condiciones para p supondremos que $\Delta > 0$ para que exista el equilibrio y no coincida con p_s , y $\beta > \gamma$ para que este sea biológicamente relevante. Se excluye el caso en que $\beta = \gamma$ pues del análisis realizado en el capítulo 3, cuando $\beta = \gamma$, el punto p coincide con p_m y ya vimos que este punto no pasa por una inestabilidad de Turing. El análisis de p es algebraicamente más complicado que lo realizado hasta aquí por lo que se explicitará solo lo necesario para obtener el resultado. En particular tenemos:

$$\det(A_p) = \frac{(\beta - \gamma)}{8\beta\gamma} \left[-(1+m)\sqrt{\beta} + \sqrt{\Delta} \right]^2 \left[\Delta - (1+m)\sqrt{\beta\Delta} \right].$$

En este punto supondremos que $-(1+m)\sqrt{\beta} + \sqrt{\Delta} \neq 0$ para no anular el determinante. Por otro lado, dado que $\beta > \gamma$, entonces $\det(A_p) > 0$ si y solo si

$$\begin{aligned} \Delta - (1+m)\sqrt{\beta\Delta} &> 0 \\ \Leftrightarrow \Delta &> (1+m)\sqrt{\beta\Delta} \\ \Leftrightarrow \Delta &> (1+m)^2\beta \\ \Leftrightarrow -4\alpha(\beta - \gamma) + \beta(m-1)^2 &> (1+m)^2\beta \\ \Leftrightarrow -4\alpha(\beta - \gamma) &> 4m\beta. \end{aligned}$$

Notemos que esta última condición es falsa pues $-4\alpha(\beta - \gamma) < 0$ y eso implica que $2m\beta < 0$, lo cual es falso. Así se concluye que p tampoco pasa por una inestabilidad de Turing. \square

El teorema 4.1.1 nos indica que, de haber un patrón de inestabilidad, entonces este no está asociado a ninguno de los equilibrios mencionados en el teorema. Para el caso del punto p_s , verificar si se satisfacen las condiciones de inestabilidad de Turing se hace algebraicamente muy difícil aunque numéricamente se pueden obtener algunos resultados.

Proposición 4.1.2. *Para los valores de parámetros $(\alpha, \beta, \gamma, D_1, D_2, m) = (0.24, 0.19, 0.01, 2.399 \cdot 10^{-5}, 10^{-4}, 0.04631)$, el punto p_s satisface las condiciones de inestabilidad de Turing.*

Demostración. Si los valores de parámetros son como se indica en las hipótesis entonces se tiene, numéricamente

$$A_{p_s} = \begin{pmatrix} 0.0821407 & -0.0066534 \\ 1.70658 & -0.0948102 \end{pmatrix},$$

lo que implica que

$$\begin{aligned}\operatorname{tr}(A_{p_s}) &= -0.0126695 < 0, \\ \det(A_{p_s}) &= 0.00356672 > 0, \\ D_2 f_u + D_1 g_v &= 5.93957 \cdot 10^{-6} > 0, \\ (D_2 f_u + D_1 g_v)^2 - 4D_1 D_2 \det(A_{p_s}) &= 1.05232 \cdot 10^{-12} > 0,\end{aligned}$$

lo que indica que se cumplen todas las condiciones (4.7), (4.8), (4.9) y (4.10). \square

La proposición 4.1.2 nos indica entonces que si tomamos los valores de parámetros $(\alpha, \beta, \gamma, D_1, D_2, m) = (0.24, 0.19, 0.01, 2.399 \cdot 10^{-5}, 10^{-4}, 0.04631)$, entonces se debe presentar un patrón de inestabilidad de Turing. Debemos ver cuáles son los números de onda, vistos en la sección 2.2.1, que se vuelven inestables. Para esto recordemos las definiciones de ciertas cantidades relevantes en el estudio de la inestabilidad de Turing. Un requisito fundamental que buscamos en la sección 2.2.1 es que exista $k \in \mathbb{N}$ tal que

$$\lambda_k = \frac{-b_k + \sqrt{b_k^2 - 4h_k}}{2} > 0,$$

donde

$$\begin{aligned}b_k &= (D_1 + D_2)\mu_k - \operatorname{tr}(A_{p_s}), \\ h_k &= D_1 D_2 \mu_k^2 - (D_2 f_u + D_1 g_v)\mu_k + \det(A_{p_s}) \\ \mu_k &= (k\pi)^2.\end{aligned}$$

Dado que los valores de parámetros están fijos, entonces tenemos una forma explícita de la *relación de dispersión* λ_k , en función de μ_k . La figura 4.12 muestra la relación de dispersión en función de μ_k . Allí podemos ver que los números de onda inestables corresponden a 11π y 12π que están por encima del eje $\lambda_k = 0$.

- Modo de onda $k = 11$: Teniendo en cuenta que $\lambda_{11} > 0$, podemos calcular la solución estacionaria heterogénea $(u(x), v(x))^T$ de (4.6), al integrar el sistema con condición inicial

$$\begin{pmatrix} u(x, 0) \\ v(x, 0) \end{pmatrix} = p_s + \varepsilon \begin{pmatrix} \cos(11\pi x) \\ \cos(11\pi x) \end{pmatrix}, \quad (4.11)$$

donde $\varepsilon = 10^{-5}$. La figura 4.13 muestra las funciones $u(x, t)$ y $v(x, t)$ graficadas con un color que se mueve de acuerdo a su magnitud. La integración se realizó desde $t = 0$ hasta $t = 4000$, donde se puede visualizar un patrón espacialmente heterogéneo. Notemos que las funciones $u(\cdot, t)$ y $v(\cdot, t)$ tienen oscilaciones en el espacio para todo tiempo t , que se van haciendo de mayor amplitud a medida que el tiempo avanza.

Lo visto en la figura 4.13 muestra la formación de un patrón oscilatorio en el espacio a medida que avanza el tiempo. Por otro lado, la figura 4.14 muestra las funciones $u(x, 0)$, $u(x, 4000)$, $v(x, 0)$ y $v(x, 4000)$ que muestran el perfil que tiene la solución inicial integrada dada por (4.11), y la función final obtenida en $t = 4000$. En dicha figura se contrasta de mejor manera el aumento de la amplitud de la oscilación, desde la condición inicial de baja amplitud.

Por último, la figura 4.15 muestra, en color, la distribución de poblaciones en el espacio cuando $t = 4000$. Es importante destacar varias cosas respecto a este patrón espacial encontrado. En primer

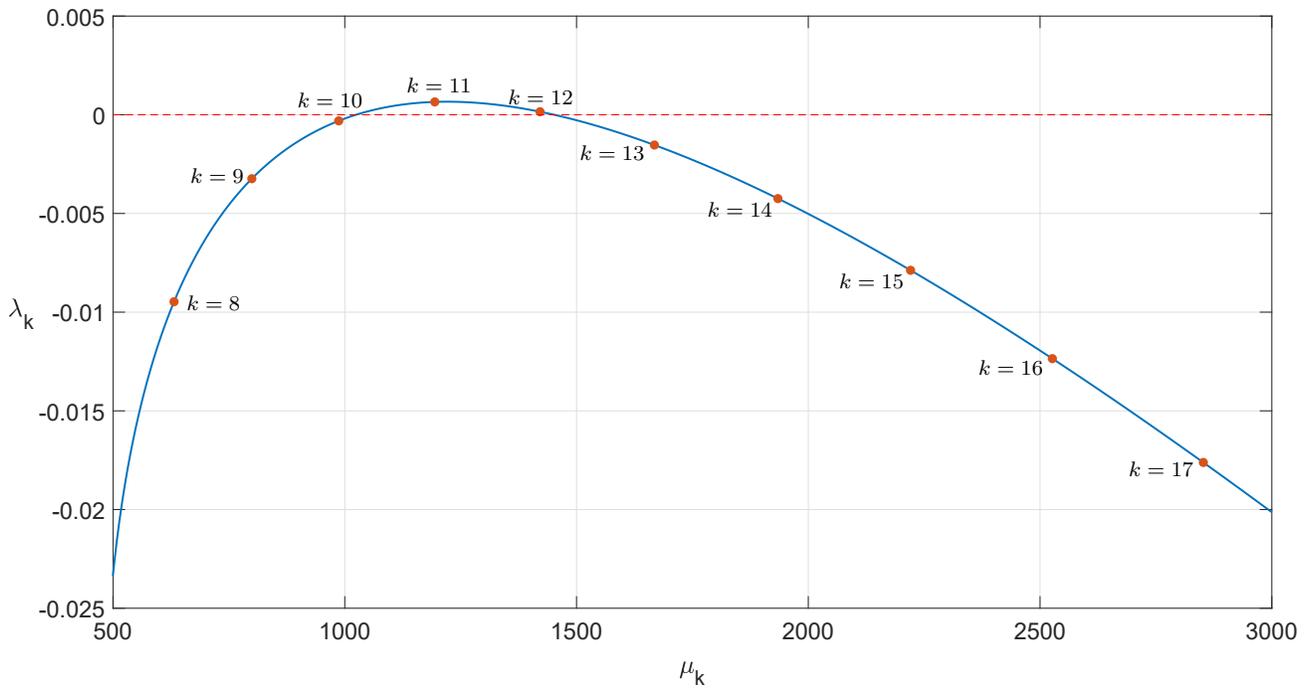


Figura 4.12: Relación de dispersión. La curva continua representa el gráfico de la función $\lambda_k(\mu_k)$ mientras que los puntos representan los valores discretos que toma la curva paramétrica (μ_k, λ_k) para los modos de onda $k \in \mathbb{N} \cap [8, 17]$.

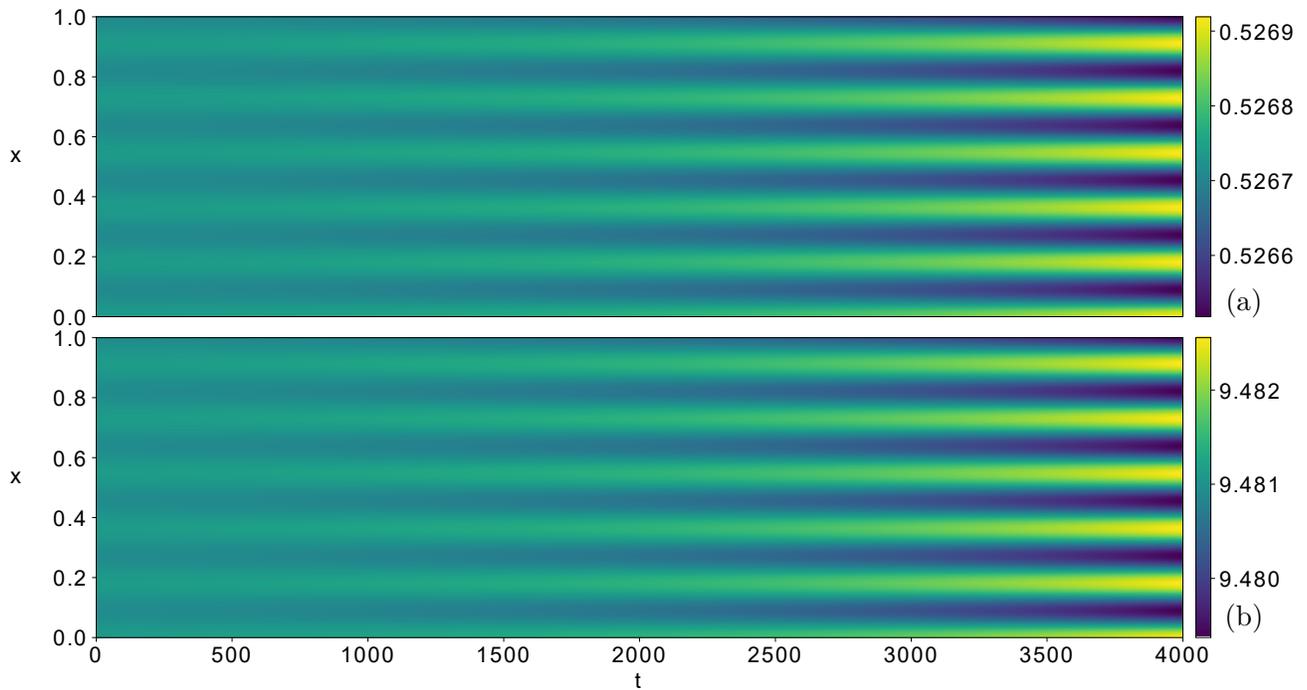


Figura 4.13: En el panel (a) se visualiza la evolución, en color, de la función $u(x,t)$ a lo largo del tiempo, mientras que en el panel (b) se muestra la evolución, en color, de la función $v(x,t)$.

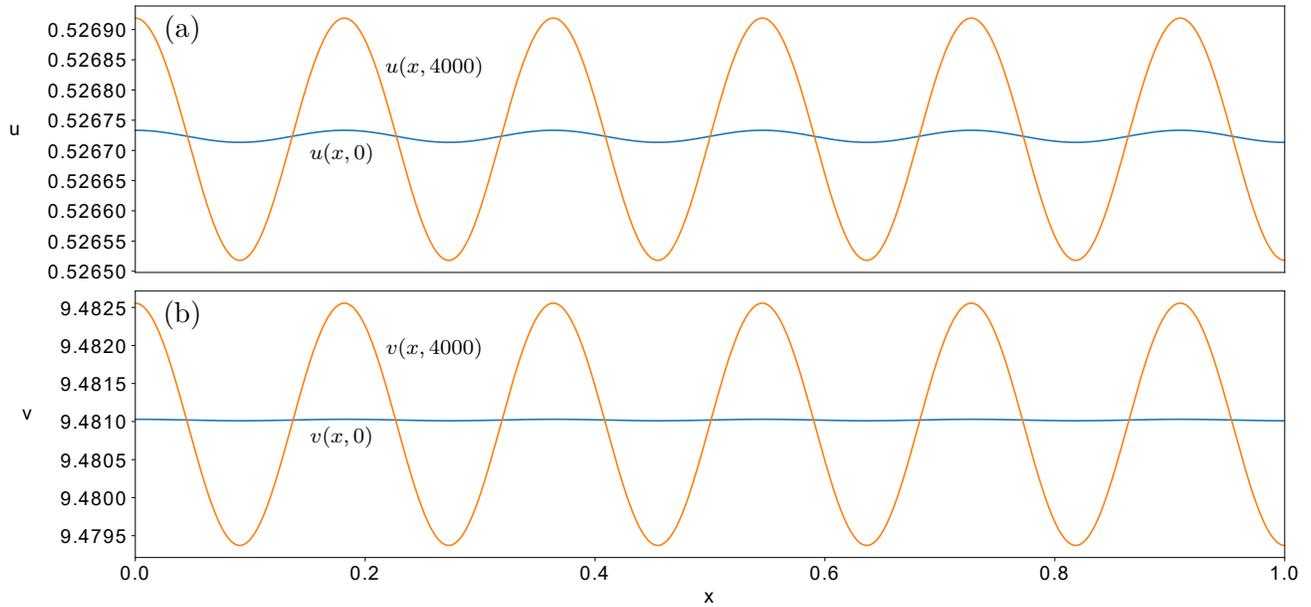


Figura 4.14: En el panel (a) se muestran las gráficas de las funciones $u(x,0)$ y $u(x,4000)$, mientras que en el panel (b) se muestran las gráficas de las funciones $v(x,0)$ y $v(x,4000)$.

lugar, este patrón de distribución es heterogéneo en el espacio. Además, la formación de este patrón se da en condiciones de coexistencia de especies, es decir, en ningún momento ocurre la extinción en ningún punto del espacio, solo existe una mayor cantidad de depredadores y presas en algunas regiones que en otras, como se puede visualizar en la figura 4.15.

- Modo de onda $k = 12$: Por otro lado, considerando que $\lambda_{12} > 0$, entonces se puede obtener un patrón similar si integramos la condición inicial

$$\begin{pmatrix} u(x,0) \\ v(x,0) \end{pmatrix} = p_s + \varepsilon \begin{pmatrix} \cos(12\pi x) \\ \cos(12\pi x) \end{pmatrix}, \quad (4.12)$$

donde $\varepsilon = 10^{-5}$. Las figuras 4.16, 4.17 y 4.18 muestran la misma información que las figuras 4.13, 4.14 y 4.15 para esta nueva condición inicial dada por (4.12). Podemos notar en las figuras 4.16 y 4.17, que la solución inicial no es muy distinta a la solución estacionaria mostrada cuando $t = 4000$ aunque esto no deja de ser otro patrón de inestabilidad de Turing con mayor número de onda, es decir, mayor frecuencia de oscilación. De hecho esto se puede notar al comparar las figuras 4.14 y 4.17: En la figura 4.14 existen 6 puntos en que las funciones $u(x,4000)$ y $v(x,4000)$ alcanzan sus máximos, mientras que en la figura 4.17 existen 7 puntos en que estas funciones alcanzan sus máximos en el mismo intervalo espacial. Esto quiere decir que con el número de onda 12π , existe una mayor cantidad de oscilaciones de poblaciones en el espacio, como es de esperar, teniendo en cuenta que el número de onda es la frecuencia espacial de una onda periódica.

Para finalizar, recordemos que tomamos parámetros en particular en que existe un patrón de inestabilidad de Turing. A continuación dejaremos fijos los parámetros $(\alpha, \beta, \gamma, D_2) = (0.24, 0.19, 0.01, 10^{-4})$ y dejaremos libres m y D_1 con el objetivo de completar nuestro estudio sobre la existencia de estos

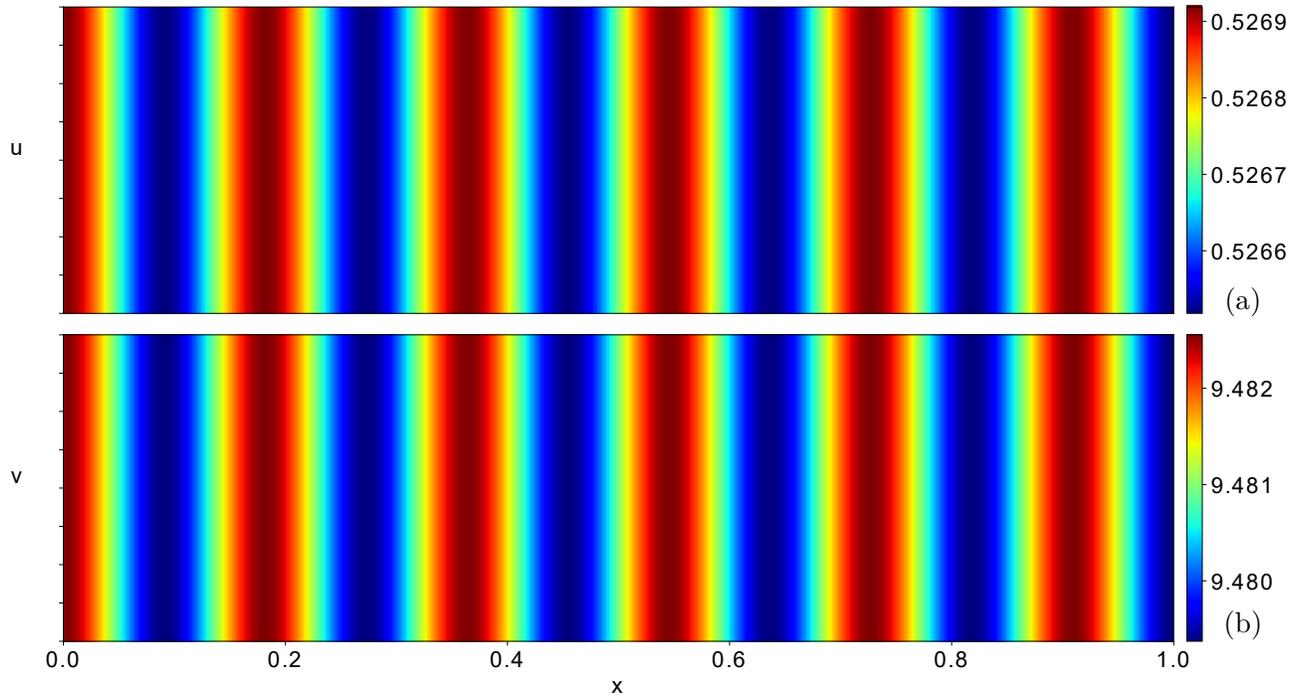


Figura 4.15: En el panel (a) se muestra la gráfica, en color, de la función $u(x, 4000)$, mientras que en el panel (b) se muestra la gráfica, en color, de la función $v(x, 4000)$.

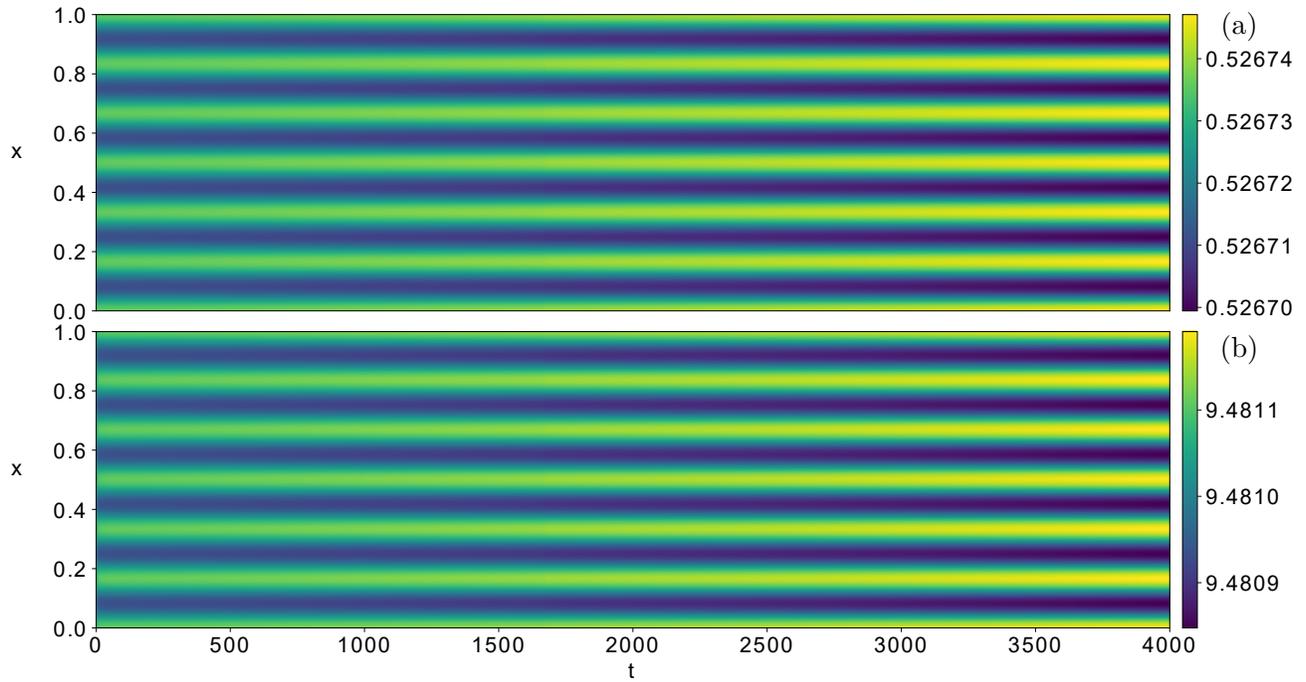


Figura 4.16: En el panel (a) se visualiza la evolución, en color, de la función $u(x, t)$ a lo largo del tiempo, mientras que en el panel (b) se encuentra la evolución, en color, de la función $v(x, t)$.

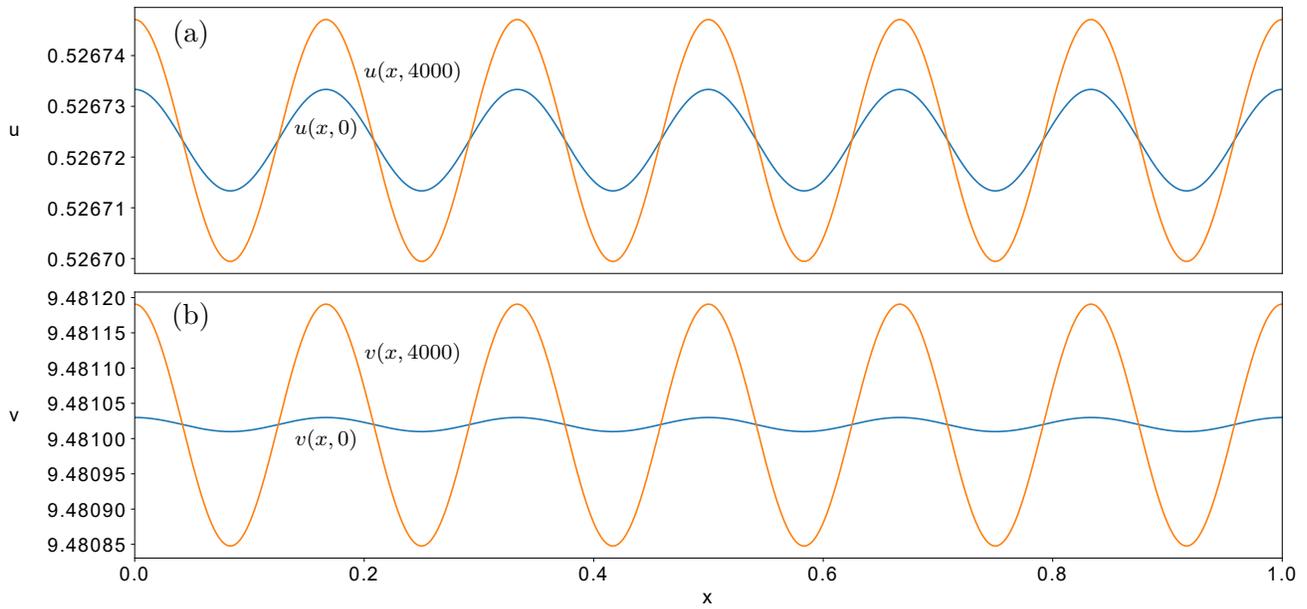


Figura 4.17: En el panel (a) se muestran las gráficas de las funciones $u(x, 0)$ y $u(x, 4000)$, mientras que en el panel (b) se encuentran las gráficas de las funciones $v(x, 0)$ y $v(x, 4000)$.

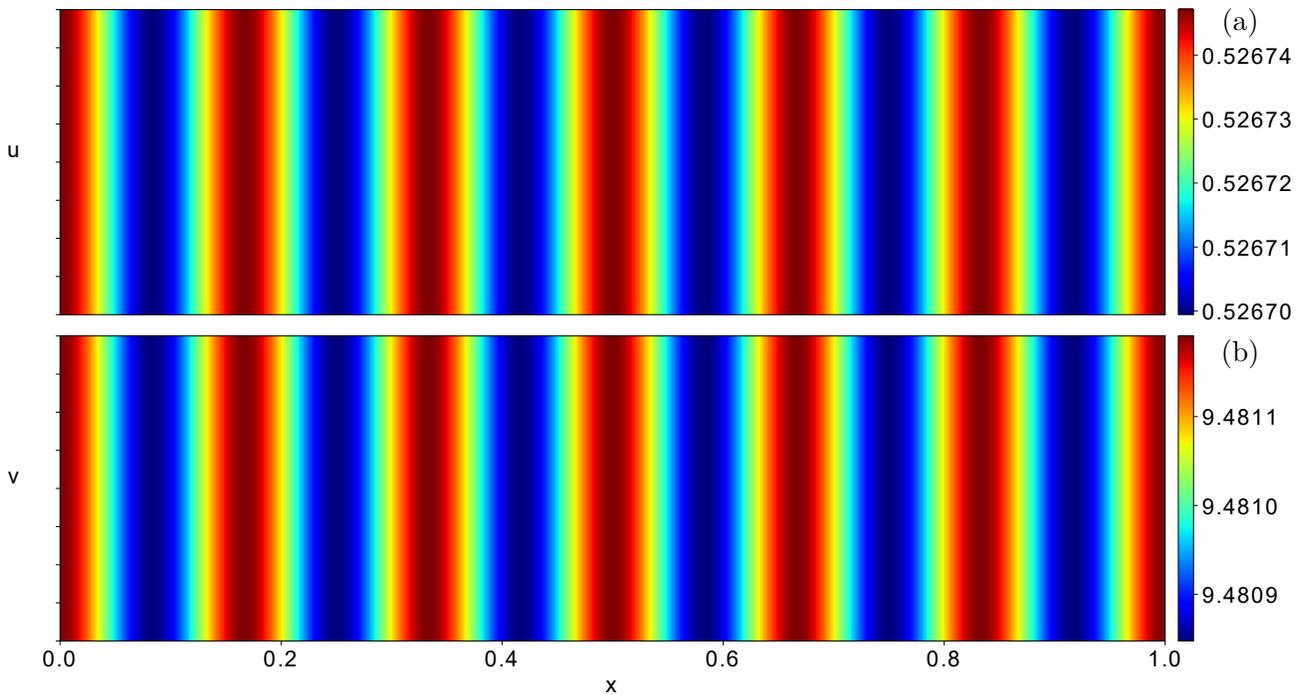


Figura 4.18: En el panel (a) se muestra la gráfica, en color, de la función $u(x, 4000)$, mientras que en el panel (b) se muestra la gráfica, en color, de la función $v(x, 4000)$.

patrones heterogéneos en el espacio. Tenemos entonces que

$$\begin{aligned}\operatorname{tr}(A_{p_s}) &< 0 \Leftrightarrow m < 0.0463249, \\ \det(A_{p_s}) &> 0 \Leftrightarrow m < 0.0463367.\end{aligned}$$

Las condiciones sobre los parámetros impuestas por (4.9) y (4.10) son algebraicamente más complicadas que una simple restricción sobre m . De hecho, las condición (4.9) es equivalente a

$$D_1 < 0.00492632 - 0.00527778(m-1)^2 - 0.0121081(m+1)\sqrt{(0.19m-0.38)m+0.0172}, \quad (4.13)$$

mientras que la condición (4.10) es equivalente a la condición

$$\begin{aligned}&\left[-2.46924 \cdot 10^{-2} \cdot D_1((m-2)m+0.04) - 5.664825 \cdot 10^{-2} D_1(m+1)\sqrt{(0.19m-0.38)m+0.0172} \right. \\ &\quad + 6.75792 \cdot 10^{-6} m^2 + 1.30321 \cdot 10^{-4} m(m((m-2)m+0.56) - 1.04) - 1.838592 \cdot 10^{-3} D_1 \\ &\quad + 2.989769 \cdot 10^{-4} (m+1)((m-2)m+0.04)\sqrt{(0.19m-0.38)m+0.0172} + 6.1877 \cdot 10^{-6} \\ &\quad \left. + 7.950632 \cdot 10^{-6} (m+1)\sqrt{(0.19m-0.38)m+0.0172} + 2.33928 D_1^2 - 3.4656 \cdot 10^{-7} m \right] > 0.\end{aligned}$$

El análisis de estas expresiones algebraicas en forma analítica no es el foco de este trabajo por lo que, para completar esta sección, se presenta en la figura 4.19, un diagrama que muestra la región S , de parámetros (m, D_1) en que se cumplen las condiciones (4.7), (4.8), (4.9) y (4.10). Las curvas que delimitan S son la curva C , determinada por la expresión $(D_2 f_u + D_1 g_v)^2 = 4D_1 D_2 \det(A_{p_s})$; y las rectas $m = 0.04632$ y $D_1 = 0$. Notemos que mientras más grande es el valor de $m < 0.04632$, mayor es el rango de posibles valores de D_1 tal que $(m, D_1) \in S$. Por otro lado veamos que para todo $(m, D_1) \in S$, D_1 es un parámetro pequeño de orden 10^{-5} mientras que $D_2 = 10^{-4}$, lo que quiere decir que, para que existan estos patrones de inestabilidad con los parámetros en estudio, se debe tener que las tasas de difusión de presas y depredadores deben ser pequeñas y su razón d , debe tener orden

$$d = \frac{D_1}{D_2} \sim \frac{10^{-5}}{10^{-4}} = 10^{-1}.$$

Cabe destacar que una pequeña variación de los parámetros $(\alpha, \beta, \gamma, D_2)$, de tal modo que p_s siga existiendo y sea distinto de p , solo produce traslaciones y dilataciones de la región S , pero esta no produce cambios topológicos. Así, la región mostrada en la figura 4.19 es un diagrama general para la bifurcación de Turing del sistema (4.6).

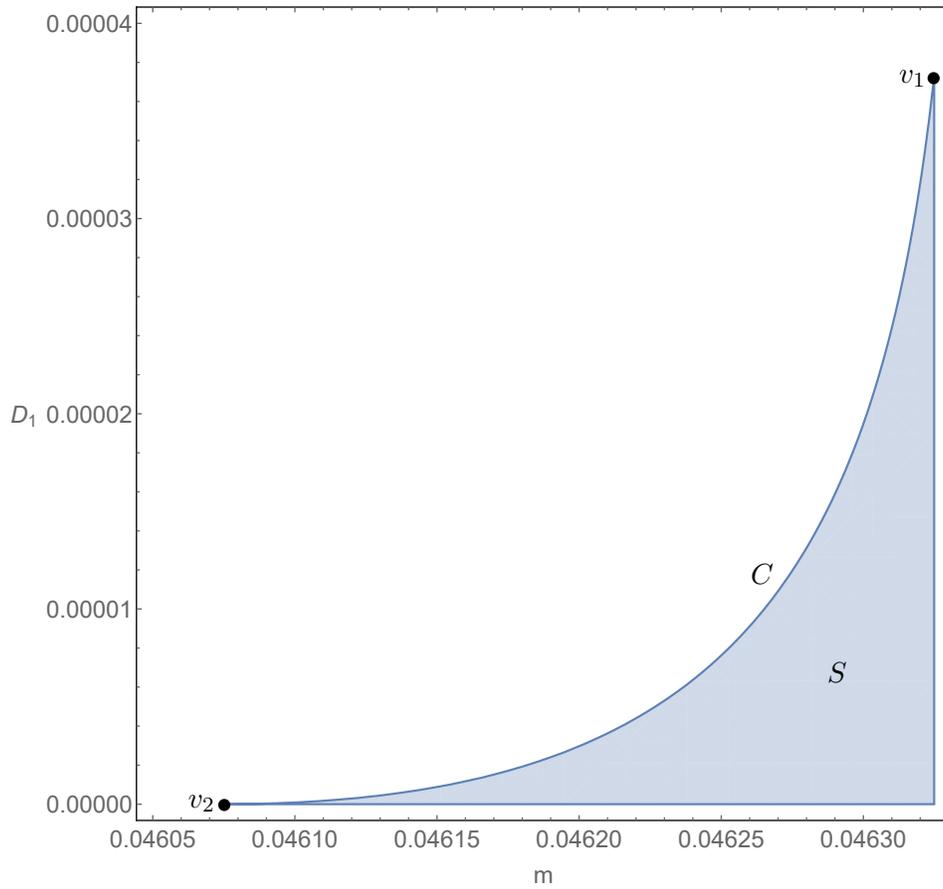


Figura 4.19: Región de parámetros S en que se satisfacen las condiciones (4.7), (4.8), (4.9) y (4.10). La curva C es aquella determinada por la expresión $(D_2 f_u + D_1 g_v)^2 = 4D_1 D_2 \det(A_{p_s})$. Los vértices v_1 y v_2 corresponden a intersecciones de C con las curvas $m = 0.04632$ y $D_1 = 0$, respectivamente.

Conclusiones y proyecciones

A partir del trabajo realizado se puede concluir que la adición de difusión espacial al modelo (1.9) le proporciona riqueza a su dinámica, al hacer aparecer los tres tipos de ondas viajeras relevantes en el presente estudio: pulsos, frentes y trenes de onda. La mayor parte de los frentes de onda mostrados permiten afirmar que existen condiciones bajo las cuales las poblaciones de presas y depredadores, comenzando en un estado estacionario espacialmente constante, cambian a otro estado estacionario espacialmente constante, en que ambas especies coexisten, habiendo más depredadores donde existe mayor cantidad de presas, en cada momento de esta transición. Por otra parte, de acuerdo al análisis realizado en los planos invariantes, también existe un frente de onda que conecta dos estados estacionarios en los que los depredadores se encuentran ausentes. En particular, este frente comienza con una cantidad no-nula, espacialmente homogénea de presas, y tiende a la extinción total de especies en el espacio, a medida que avanza el tiempo. Por su parte, los pulsos de onda mostrados permiten afirmar que existen condiciones bajo las cuales las poblaciones de presas y depredadores, comenzando en un estado estacionario espacialmente constante donde ambas especies coexisten, presentan un cambio a partir de un cierto instante, pero luego retornan a la misma distribución inicial. Por último, los trenes de onda mostrados permiten afirmar que existen condiciones bajo las cuales las poblaciones de presas y depredadores oscilan infinitamente en el espacio, a medida que avanza el tiempo, sin que ninguna de las especies se extinga.

Es importante destacar que, de acuerdo a lo expuesto en la sección 2.2.3, es posible analizar la estabilidad de cada una de estas ondas viajeras como soluciones estacionarias del sistema

$$\begin{cases} u_t = du_{zz} - cu_z + su(u - m)(1 - u)(u + v) - auv, \\ v_t = v_{zz} - cv_z + buv - gv(u + v), \end{cases} \quad (4.14)$$

que es una versión del sistema (3.3), obtenida al hacer el cambio de variables $(z, t) = (x + ct, t)$. La realización de este análisis de estabilidad nos indicó que todas las ondas viajeras mostradas en el capítulo 3 son soluciones inestables del sistema (4.14) lo que implica que, al integrar cualquier perturbación a una de las ondas viajeras mostradas, dicha solución no vuelve a establecerse en la onda viajera inicial, a medida que pasa el tiempo. Para más detalles respecto al código utilizado para comprobar estabilidad de estas soluciones, ver anexo A.

Por otro lado, la existencia de caos en el sistema (3.4), nos indica que se debe tener cuidado con la fijación de las condiciones iniciales en una aplicación real, pues cualquier pequeño cambio en dicha condición podría traducirse en un comportamiento errático de poblaciones en el espacio, a medida que pasa el tiempo. En el caso de tener control sobre algunos de los parámetros del sistema en la vida real, se puede entonces obtener condiciones para asegurarse de que uno tenga un control sobre las poblaciones y evitar que sus poblaciones se comporten erráticamente a medida que pasa el tiempo. De acuerdo al análisis realizado en el capítulo 3, la condición $d > 1$ favorece la emergencia de caos, es decir, el sistema tiende a presentar caos mayoritariamente cuando la tasa de difusión de presas es mayor que la

de depredadores. En particular, de acuerdo al resumen presentado en la tabla 3.2 al final del capítulo 3, se tiene que la sensibilidad a las condiciones iniciales se da cuando (m, d) se encuentra en las curvas de bifurcación h_s, h_p^+ ; en vecindades de estas curvas; o, según lo indicado en el desarrollo del capítulo 3, en vecindades de la curva de bifurcación NS. Si se desea tener un comportamiento oscilatorio de poblaciones en el espacio, los trenes de onda pueden ser encontrados en las regiones II, III, IV, V y VI del diagrama de bifurcación 3.6. Por otro lado, si se desea que las especies se establezcan en un estado estacionario de coexistencia en el largo plazo, una opción (para evitar el caos del modelo) sería optar por los frentes de onda que se pueden encontrar en las regiones I, II, III, IV y V, lejos de las curvas de bifurcación h_s, h_p^+ y NS. En otros modelos se había encontrado caos en ondas viajeras, originado a través de fenómenos distintos a los estudiadas en este trabajo [93].

Por otro lado, la existencia de soluciones estacionarias de distribución heterogénea en el modelo también aporta a su análisis pues, de acuerdo a la distribución de presas y depredadores requeridas en un dominio espacial, se puede hacer que en ciertas regiones existan más presas y depredadores que en otras, en caso de poder controlar los parámetros del sistema. En particular, en relación a la continuación de una solución respecto a distintos parámetros del sistema, realizada en el capítulo 4, el movimiento del parámetro a produce que la concentración de poblaciones se dé en el centro del espacio, mientras que el movimiento de los parámetros b, g, m y d , produce que la concentración de poblaciones se dé en el extremo derecho del espacio. Por último, el movimiento del parámetro s produce, dependiendo de su valor, una mayor concentración de poblaciones en el extremo derecho o izquierdo del espacio. Este análisis permite conocer algunas de las soluciones estacionarias heterogéneas presentes al mover distintos parámetros y pueden servir para analizar cómo se deberían fijar los parámetros (en caso de ser posible), para tener distintos tipos de distribuciones espaciales, que se preservan a medida que pasa el tiempo.

En forma análoga a lo realizado con las soluciones de tipo onda viajera, es posible verificar la estabilidad de cada una de las soluciones estacionarias encontradas. Por ser demasiadas, esto no fue realizado con cada una, pero se hicieron los cálculos para el análisis de la estabilidad de un subconjunto de soluciones de cada familia de soluciones mostradas en las figuras 4.2, 4.3, 4.5, 4.6, 4.9 y 4.10, y se vio que todas las curvas analizadas corresponden a soluciones inestables del sistema (4.3) lo que implica que, al integrar cualquier perturbación de estas soluciones estacionarias, dicha solución no vuelve a establecerse en la solución estacionaria inicial, a medida que pasa el tiempo. Para más detalles respecto al código utilizado para comprobar la estabilidad de estas soluciones, ver anexo A.

Por otra parte, es importante destacar la existencia de patrones heterogéneos espacialmente periódicos cuando las tasas de difusión de presas y depredadores son lo suficientemente pequeñas y los parámetros se fijan de forma adecuada, según lo mostrado en la sección 4.1. Formalmente, existe una región S en el plano $m - D_1$ tal que para todo $(m, D_1) \in S$, con los otros parámetros fijos, se tiene que se cumplen las hipótesis requeridas para la existencia de estos patrones. Cabe destacar que los otros parámetros del sistema se dejan fijos para analizar la forma de la región S , pero el movimiento de dichos parámetros no produce grandes cambios en la región, aunque se deben tener presentes en una aplicación real para fijar todos los parámetros en forma adecuada, si se quiere formar un patrón de inestabilidad de Turing en el espacio.

El estudio realizado en este trabajo es relevante para conocer cómo afecta, cualitativamente, la dimensión espacial a las poblaciones de presas y depredadores. Si dos poblaciones se encuentran bien modeladas por el sistema (3.3), entonces el estudio de este modelo permite conocer de mejor manera la dinámica de poblaciones tanto en tiempo como en espacio.

Cabe destacar que los métodos utilizados para analizar los sistemas que se desprendieron del mo-

delo (3.3) para analizar los distintos tipos de soluciones, son genéricos en el sentido de que los mismos métodos pueden ser aplicados a distintos sistemas para tener un análisis cualitativo acabado de los mismos. Por ejemplo, el cálculo de variedades estables es útil para conocer, en particular, el conjunto de condiciones iniciales que se acercan a un cierto punto, pudiendo asegurar la coexistencia de especies en el largo plazo.

Por otro lado, quedan aún preguntas por responder acerca del sistema (3.3). Una de estas preguntas es si existen frentes de onda desde p_0 , p_m o p_1 hacia p o a p_s . Responder esta pregunta es relevante, porque nos daría información acerca de si es posible comenzar con una baja cantidad de poblaciones y que estas comiencen a aumentar por su cuenta, hasta establecerse en un estado estacionario en que se tenga una distribución homogénea de poblaciones en el espacio en el largo plazo. Otra pregunta abierta es si, al cambiar la velocidad de propagación de ondas viajeras o algún otro parámetro del sistema (3.4), es posible generar un frente de onda en el hiperplano Π_2 , desde p_0 hasta p_1 . Responder esta pregunta es relevante porque, de existir dicho frente de onda, entonces es posible hacer que, comenzando sin depredadores y con una cantidad muy pequeña de presas, las presas comiencen a crecer hasta establecerse en su capacidad de en todo el espacio, a medida que avanza el tiempo. Otra pregunta que queda abierta es ¿cómo es la dinámica de (3.4) para (m, d) en vecindades de la curva NS mostrada en la figura 3.6? Responder esta pregunta es relevante porque, de acuerdo a la teoría, en vecindades de los puntos de resonancias fuertes presentes en dicha curva, es posible encontrar dinámica caótica, mas no se puede saber de la teoría el cómo se presenta esa dinámica en nuestro modelo. Otra duda que queda por responder tiene que ver con la interacción que desarrollan las variedades invariantes de p para (m, d) en vecindades de la curva de bifurcación h_p . El análisis de las interacciones de las variedades invariantes en el caso de una órbita homoclínica silla-foco de Shilnikov es realizado en \mathbb{R}^3 en [74], con una variedad estable bidimensional pero queda estudiar el caso visto en el modelo (3.4), en que la variedad estable es tridimensional. Por último, otra pregunta abierta tiene que ver con el valor de la velocidad de propagación, c , de las ondas viajeras. Recordemos que la velocidad de propagación se disminuyó solo para soluciones particulares pero no se tiene un estudio acabado acerca de si existe una velocidad mínima de propagación para cada tipo de onda viajera para el modelo (3.4).

Como comentario final, recordemos que el modelo analizado surge de una serie de hipótesis, que no tienen por qué cumplirse siempre. Al respecto, para un trabajo futuro se pueden considerar algunos cambios en el sistema (1.7), que dio lugar al modelo de estudio del presente trabajo. En particular, se podría considerar añadir un retardo en la respuesta de los depredadores al cambio en la densidad de presas. Si bien es cierto, uno espera que existan más depredadores donde hay más presas, como lo mostraban las soluciones analizadas del sistema (3.3), esto en la realidad no es instantáneo. En general cuando ocurre un cambio en el medio donde vive una comunidad, el ajuste de población de dicha comunidad no es instantáneo, como nos indica el análisis de este modelo. Por otro lado, se podrían considerar cambios respecto a la respuesta funcional considerada y se podrían considerar la existencia de otras especies u otra fuente de alimentos para el depredador, de modo que el depredador, en ausencia de presas, no se encuentre condenado a la extinción, lo que generaría nuevos equilibrios, enriqueciendo más el modelo. Por último, la difusión espacial trabajada en esta tesis solo consideró una dimensión, pero podría extenderse el trabajo realizado a un dominio espacial bidimensional con el fin de analizar los patrones espaciales que surgen y, en general, la dinámica espaciotemporal del modelo.

Referencias

- [1] J. Murray, *Mathematical Biology I: An Introduction*. Interdisciplinary Applied Mathematics, Volume 17 (3rd ed.), Springer, 2002.
- [2] N. Bacaër, *A Short History of Mathematical Population Dynamics*. Springer-Verlag, 2011.
- [3] V. Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. Memoria della Reale Accademia Nazionale dei Lincei, 1927.
- [4] P. Turchin, *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, 2003.
- [5] A. L. Lloyd and R. M. May, *How viruses spread among computers and people*. *Science*, vol. 292, pp. 1316-1317, 2001.
- [6] M. E. Solomon, *The natural control of animal populations*. *Journal of Animal Ecology*, vol. 18, pp. 1-35, 1949.
- [7] Y. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*. Springer Science & Business Media, 2004.
- [8] G. F. Gause, *The struggle for existence*. The Williams & Wilkins Company, 1934.
- [9] C. Holling, *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European sawfly*. *The Canadian Entomologist*, vol. 91, pp. 293-320, 1959.
- [10] C. Holling, *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*. *The Canadian Entomologist*, vol. 91, pp. 385-398, 1959.
- [11] K. Watt, *A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked*. *The Canadian Entomologist*, vol. 91, pp. 129-144, 1959.
- [12] J. H. Dawes and M. O. Souza, *A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems*. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 327, pp. 11-22, 2013.
- [13] M. Rosenzweig, *Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time*. *Science*, vol. 171, pp. 385-387, 1971.
- [14] Y. Kuang and E. Beretta, *Global qualitative analysis of a ratio-dependent predator-prey system*. *Journal of Mathematical Biology*, vol. 36, pp. 389-406, 1998.
- [15] R. F. Luck, *Evaluation of natural enemies for biological control: A behavioral approach*. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 5, pp. 196-199, 1990.

- [16] A. Berryman, *The origins and evolution of predator-prey theory*. Ecology, vol. 73, pp. 1530-1535, 1992.
- [17] R. Arditi and H. Saïah, *Empirical evidence of the role of heterogeneity in ratio-dependent consumption*. Ecological Society of America, vol. 73, pp. 1544-1551, 1992.
- [18] A. P. Gutierrez, *Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: The metabolic pool model as a paradigm*. Ecological Society of America, vol. 73, pp. 1552-1563, 1992.
- [19] H. Akcakaya, R. Arditi, and L. R. Ginzburg, *Ratio-dependent predation: An abstraction that works*. Ecological Society of America, vol. 76, pp. 995-1004, 1995.
- [20] J. R. Beddington, *Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency*. Journal of Animal Ecology, vol. 44, pp. 331-340, 1975.
- [21] P. H. Crowley and E. K. Martin, *Functional responses and interference within and between year classes of a dragonfly population*. Journal of the North American Benthological Society, vol. 8, pp. 211-221, 1989.
- [22] M. Hassell and G. Varley, *New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control*. Nature, vol. 223, pp. 1133-1137, 1969.
- [23] R. Arditi and L. R. Ginzburg, *Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence*. Journal of Theoretical Biology, vol. 139, pp. 311-326, 1989.
- [24] P. Aguirre, J. D. Flores, and E. González-Olivares, *Bifurcations and global dynamics in a predator-prey model with a strong Allee effect on the prey, and a ratio-dependent functional response*. Nonlinear Analysis: Real World Applications, vol. 16, pp. 235-249, 2014.
- [25] P. Aguirre, E. González-Olivares, and E. Sáez, *Two limit cycles in a Leslie–Gower predator–prey model with additive Allee effect*. Nonlinear Analysis: Real World Applications, vol. 10, pp. 1401-1416, 2009.
- [26] P. Aguirre, E. González-Olivares, and E. Sáez, *Three limit cycles in a Leslie–Gower predator-prey model with additive allee effect*. SIAM Journal on Applied Mathematics, vol. 69, pp. 1244-1262, 2009.
- [27] E. González-Olivares, B. González-Yañez, J. Mena-Lorca, and J. D. Flores, *Uniqueness of limit cycles and multiple attractors in a Gause-type predator-prey model with nonmonotonic functional response and Allee effect on prey*. Mathematical Biosciences & Engineering, vol. 10, pp. 345-367, 2013.
- [28] Z. Zhang, T. Ding, W. Huang, and Z. Dong, *Qualitative Theory of Differential Equations*. American Mathematical Society, 1992.
- [29] D. Xiao and S. Ruan, *Global dynamics of a ratio-dependent predator-prey system*. Journal of Mathematical Biology, vol. 43, pp. 268-290, 2001.
- [30] F. Courchamp, L. Berec, and J. Gascoigne, *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, 2008.

- [31] S. D. Gregory and F. Courchamp, *Safety in numbers: extinction arising from predator-driven Allee effects*. *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, pp. 511-514, 2010.
- [32] J. C. Gascoigne and R. N. Lipcius, *Allee effects driven by predation*. *Journal of Applied Ecology*, vol. 41, pp. 801-810, 2004.
- [33] G. S. K. Wolkowicz, *Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defence*. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 48, pp. 592-606, 1988.
- [34] D. Xiao and S. Ruan, *Codimension two bifurcations in a predator-prey system with group defense*. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, vol. 11, pp. 2123-2132, 2001.
- [35] L. Qin, F. Zhang, W. Wang, and W. Song, *Interaction between Allee effects caused by organism-environment feedback and by other ecological mechanisms*. *PLoS ONE*, vol. 12, pp. 1-15, 2017.
- [36] D. Contreras and P. Aguirre, *Allee thresholds and basins of attraction in a predation model with double Allee effect*. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, vol. 41, pp. 2699-2714, 2018.
- [37] F. Courchamp, T. Clutton-Brock, and B. Grenfell, *Inverse density dependence and the Allee effect*. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 14, pp. 405-410, 1999.
- [38] S. Hsu, T. Hwang, and Y. Kuang, *Global analysis of the Michaelis–Menten-type ratio-dependent predator-prey system*. *Journal of Mathematical Biology*, vol. 42, pp. 489-506, 2001.
- [39] X. Guan, W. Wang, and Y. Cai, *Spatiotemporal dynamics of a Leslie-Gower predator-prey model incorporating a prey refuge*. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, vol. 12, pp. 2385-2395, 2011.
- [40] J. Murray, *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*. *Interdisciplinary Applied Mathematics, Volume 18 (3rd ed.)*, Springer, 2003.
- [41] J. A. Sherratt and M. J. Smith, *Periodic travelling waves in cyclic populations: Field studies and reaction-diffusion models*. *Journal of the Royal Society Interface*, vol. 5, pp. 483-505, 2008.
- [42] X. Lin, P. Weng, and C. Wu, *Traveling wave solutions for a predator-prey system With sigmoidal response function*. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, vol. 23, pp. 903-921, 2011.
- [43] H. Li and H. Xiao, *Traveling wave solutions for diffusive predator-prey type systems with nonlinear density dependence*. *Computers and Mathematics with Applications*, vol. 74, pp. 2221-2230, 2017.
- [44] A. M. Turing, *The chemical basis of morphogenesis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. 237, pp. 37-72, 1952.
- [45] S. Dunbar, *Traveling Waves in Diffusive Predator–Prey Equations: Periodic Orbits and Point-to-Periodic Heteroclinic Orbits*. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 46, pp. 1057-1078, 1986.
- [46] J. Sherratt, *Periodic travelling waves in cyclic predator–prey systems*. *Ecology Letters*, vol. 4, pp. 30-37, 2001.
- [47] J. Huang, G. Lu, and S. Ruan, *Existence of traveling wave solutions in a diffusive predator-prey model*. *Journal of Mathematical Biology*, vol. 46, pp. 132-152, 2003.

- [48] W. Li and S. Wu, *Traveling waves in a diffusive predator–prey model with Holling type-III functional response*. *Chaos, Solitons & Fractals*, vol. 37, pp. 476-486, 2008.
- [49] R. Gardner and C. K. R. T. Jones, *Stability of travelling wave solutions of diffusive predator-prey systems*. *Transactions of the American Mathematical Society*, vol. 327, pp. 465-524, 1991.
- [50] M. Wang, *Stationary patterns for a prey–predator model with prey-dependent and ratio-dependent functional responses and diffusion*. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, vol. 196, pp. 172-192, 2004.
- [51] P. Y. Pang and M. Wang, *Strategy and stationary pattern in a three-species predator–prey model*. *Journal of Differential Equations*, vol. 200, pp. 245-273, 2004.
- [52] A. Sirohi, M. Banerjee, and A. Chakraborti, *Spatiotemporal pattern formation in a prey-predator model under environmental driving forces*. *Journal of Physics: Conference Series*, vol. 638, 2015.
- [53] E. Doedel and B. Oldeman, *AUTO-07p: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations*. Concordia University, Montreal, Canada, 2012.
- [54] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*. Springer Science & Business Media, 1983.
- [55] J. M. Lee, *Introduction to Smooth Manifolds*. Springer-Verlag, 2012.
- [56] S. Strogatz, *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. CRC Press, 2018.
- [57] A. Homburg and B. Sandstede, *Homoclinic and heteroclinic bifurcations in vector fields*. *Handbook of Dynamical Systems*, vol. 3, pp. 379-524, 2010.
- [58] J. Gleick, *Chaos. Making a New Science*. Viking Penguin, 1988.
- [59] L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, D. V. Turaev, and L. O. Chua, *Methods of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics*. World Scientific, 2001.
- [60] A. Champneys and Y. Kuznetsov, *Numerical detection and continuation of codimension-two homoclinic bifurcations*. *International Journal of Bifurcations and Chaos*, vol. 4, pp. 785-822, 1994.
- [61] I. M. Ovsyannikov and L. Shil'nikov, *Systems with a homoclinic curve of multidimensional saddle-focus type, and spiral chaos*. *Mathematics of the USSR Sbornik*, vol. 73, pp. 415-443, 1992.
- [62] A. Champneys, Y. Kuznetsov, and B. Sandstede, *A numerical toolbox for homoclinic bifurcation analysis*. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, vol. 6, pp. 867–887, 1996.
- [63] X. Lin, *Using Melnikov's method to solve Shilnikov's problems*. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh: Section A Mathematics*, vol. 116, pp. 295-325, 1990.
- [64] B. Krauskopf, H. M. Osinga, E. J. Doedel, M. E. Henderson, J. Guckenheimer, A. Vladimírsky, M. Dellnitz, and O. Junge, *A survey of methods for computing (un)stable manifolds of vector fields*. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, vol. 15, pp. 763-791, 2005.
- [65] H. M. Osinga, *Two-dimensional invariant manifolds in four-dimensional dynamical systems*. *Computers and Graphics*, vol. 29, pp. 289-297, 2005.

- [66] M. Johnson, M. Jolly, and I. Kevrekidis, *Two-dimensional invariant manifolds and global bifurcations: Some approximation and visualization studies*. Numerical Algorithms, vol. 14, pp. 125-140, 1997.
- [67] B. Krauskopf and H. M. Osinga, *Computing invariant manifolds via the continuation of orbit segments*. Numerical Continuation Methods for Dynamical Systems: Path following and boundary value problems, pp. 117-154, 2007.
- [68] F. Dercole, *BPCONT: An AUTO driver for the continuation of branch points of algebraic and boundary-value problems*. SIAM Journal on Scientific Computing, vol. 30, pp. 2405-2426, 2008.
- [69] C. de Boor, *Collocation at Gaussian Points*. SIAM Journal on Numerical Analysis, vol. 10, pp. 582-606, 1973.
- [70] R. D. Russell and J. Christiansen, *Adaptive mesh selection strategies for solving boundary value problems*. SIAM Journal on Numerical Analysis, vol. 15, pp. 59-80, 1978.
- [71] H. Keller, *Lectures on Numerical Methods in Bifurcation Problems*. Springer-Verlag, 1986.
- [72] E. Doedel, W. Govaerts, and Y. Kuznetsov, *Computation of periodic solution bifurcations in ODEs using bordered systems*. SIAM Journal on Numerical Analysis, vol. 41, pp. 401-435, 2003.
- [73] V. Witte, W. Govaerts, Y. Kuznetsov, and M. Friedman, *Interactive initialization and continuation of homoclinic and heteroclinic orbits in MATLAB*. ACM Transactions on Mathematical Software, vol. 38, pp. 1-34, 2012.
- [74] P. Aguirre, B. Krauskopf, and H. M. Osinga, *Global invariant manifolds near a Shilnikov homoclinic bifurcation*. Journal of Computational Dynamics, vol. 1, pp. 1-38, 2011.
- [75] C. Kelley, C. Miller, and M. Tocci, *Termination of Newton/Chord iterations and the method of lines*. SIAM Journal on Scientific Computing, vol. 19, pp. 280-290, 1998.
- [76] D. E. Muller, *A method for solving algebraic equations using an automatic computer*. American Mathematical Society, vol. 10, pp. 208-215, 1956.
- [77] J. Stoer and R. Bulirsch, *Introduction to Numerical Analysis*. Springer, 2002.
- [78] C. Kelley, *Iterative Methods for Linear and Nonlinear Equations*. Society for Industrial and Applied Mathematics, 1995.
- [79] A. Fick, *On liquid diffusion*. Journal of Membrane Science, vol. 100, pp. 33-38, 1995.
- [80] J. E. Marsden and A. Tromba, *Vector Calculus*. W. H. Freeman, 2011.
- [81] C. Hsu, C. Yang, T. Yang, and T. Yang, *Existence of traveling wave solutions for diffusive predator-prey type systems*. Journal of Differential Equations, vol. 252, pp. 3040-3075, 2012.
- [82] T. Leppänen, *Computational Studies of Pattern Formation in Turing Systems*. Helsinki University of Technology Laboratory of Computational Engineering Publications, 2004.
- [83] W. Han and K. E. Atkinson, *Theoretical Numerical Analysis: A Functional Analysis Framework*. Springer-Verlag, 2009.

- [84] V. Breña-Medina and A. Champneys, *Subcritical Turing bifurcation and the morphogenesis of localized patterns*. American Physical Society, vol. 90, pp. 1-6, 2014.
- [85] A. Vande Wouwer, P. Saucez, and W. Schiesser, *Adaptive Method of Lines*. Chapman & Hall/CRC Press, 2001.
- [86] A. C. Hindmarsh, *ODEPACK, a systematized collection of ODE solvers*. Scientific Computing, vol. 1, pp. 55-64, 1982.
- [87] N. Gershenfeld, *The Nature of Mathematical Modeling*. Cambridge University Press, 1998.
- [88] K. Maginu, *Stability of stationary solutions of a semilinear parabolic partial differential equation*. Journal of Mathematical Analysis and Applications, vol. 63, pp. 224-243, 1978.
- [89] B. Sandstede, *Stability of travelling waves*. Handbook of Dynamical Systems, vol. 2, pp. 983-1055, 2002.
- [90] A. C. Fowler and C. T. Sparrow, *Bifocal homoclinic orbits in four dimensions*. Nonlinearity, vol. 4, pp. 1159-1182, 1991.
- [91] S. Wiggins, *Global Bifurcations and Chaos: Analytical Methods*. Springer-Verlag, 1988.
- [92] A. G. Barnston, *Correspondence among the correlation, RMSE, and Heidke forecast verification measures; refinement of the Heidke score*. Weather and Forecasting, vol. 7, pp. 699-709, 1992.
- [93] J. Aragón, R. Barrio, T. Woolley, R. Baker, and P. Maini, *Nonlinear effects on Turing patterns: Time oscillations and chaos, vol. 86*. Physical Review E, 2012.

Anexos

Anexo A

Código de integración de sistemas de reacción-difusión y estabilidad de soluciones

A continuación, se muestra el código de funciones que generan las matrices que discretizan las derivadas espaciales, según lo visto en la sección 2.2.2. Este código de funciones es llamado 'funciones.py' y puesto en la misma carpeta que el código utilizado para integrar el sistema (3.4), presentado a continuación.

```
# Libraries needed
from scipy import sparse
from scipy import *
import numpy as np

def NNmatrix(N,M,hx):
    # Three-point standard stencil with Neumann boundary conditions
    NN = sparse.lil_matrix((N,N),dtype='float')
    for i in range(0,N):
        if i==0 or i==M:
            #Second derivative with BC
            NN[i,i]=-2.0
            NN[i,i+1]=2.0
        elif i==M-1 or i==N-1:
            NN[i,i]=-2.0
            NN[i,i-1]=2.0
        else:
            NN[i,i-1]=1.0
            NN[i,i]=-2.0
            NN[i,i+1]=1.0
    NN=NN/hx**2

    return NN

def PPmatrix(N,M,hx):
    # Three-point standard stencil with periodic boundary conditions
    PP = sparse.lil_matrix((N,N),dtype='float')
    for i in range(0,N):
```

```

    if i==0 or i==M:
        #Second derivative with BC
        PP[i,i]=-2.0
        PP[i,i+1]=1.0
        PP[i,i+M-1]=1.0
    elif i==M-1 or i==N-1:
        PP[i,i]=-2.0
        PP[i,i-1]=1.0
        PP[i,i-M+1]=1.0
    else:
        PP[i,i-1]=1.0
        PP[i,i]=-2.0
        PP[i,i+1]=1.0
PP=PP/hx**2

return PP

def DmatrNN(N,M,hx):
    # Two-point standard stencil with Neumann boundary conditions
    DNN = sparse.lil_matrix((N,N))
    for i in range(0,N):
        if 0<i<M-1 or M<i<N-1:
            DNN[i,i+1]=1.0/2.0
            DNN[i,i-1]=-1.0/2.0
    DNN=DNN/hx

    return DNN

def DmatrPP(N,M,hx):
    #Two-point standard stencil with periodic boundary conditions
    DPP = sparse.lil_matrix((N,N))
    for i in range(0,N):
        if i==0 or i==M:
            DPP[i,i+1]=1.0/2.0
            DPP[i,i+M-1]=-1.0/2.0
        elif i==M-1 or i==N-1:
            DPP[i,i-1]=-1.0/2.0
            DPP[i,i-M+1]=1.0/2.0
        else:
            DPP[i,i+1]=1.0/2.0
            DPP[i,i-1]=-1.0/2.0
    DPP=DPP/hx

    return DPP

def DiffusionM(N,M,D1,D2):
    Ddiags = array([0])
    Ddata = zeros((N))
    Ddata[0:M] = D1
    Ddata[M:N] = D2
    DD = sparse.spdiags(Ddata,Ddiags,N,N)

    return DD

```

Por otro lado, a continuación se muestra el cuerpo del código utilizado en Python para integrar soluciones y calcular su estabilidad. Cabe destacar que el código recibe una solución inicial en un archivo ‘file.dat’ que tiene formato de matriz de cinco columnas, t , U , V , W , R , y una cantidad arbitraria de filas donde se encuentran ordenados los valores de la solución en cada coordenada, para cada $t \in [0, 1]$. Los comentarios dentro del código permiten identificar qué hace cada parte del mismo. En el presente trabajo, para la integración de los sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias obtenidos al discretizar la variable espacial, se utilizó el método de integración “lsoda” [86], con una tolerancia relativa de 10^{-6} y una tolerancia absoluta de 10^{-8} . Este código se encuentra, en particular, aplicado en el sistema de ecuaciones (3.4), pero la esencia del código puede ser aplicada a cualquier sistema. Es importante que la ejecución de este código sea en el mismo directorio donde está ubicado el archivo ‘funciones.py’, pues las funciones son importadas desde dicho archivo para generar la discretización espacial explicada en la sección 2.2.2.

```

# Libraries needed
from pylab import *
from scipy import *
from scipy import linalg
from scipy import sparse
from scipy.integrate import ode
import numpy as np
import funciones

# Set time interval and time step
t0 = 0
tf = 100
ht = 5e-02

# Build spatial discretization
L = 1
M = int(L*2000)
x = linspace(0,L,M, endpoint=True)
hx = x[1]-x[0]
N = 2*M
data = zeros((5,N))

kind = 'Periodic' #for periodic boundary conditions
#kind = 'Neumann' #for Neumann boundary conditions
soltype = 'travelling wave' #for travelling wave solutions
#soltype = 'stationary' #for stationaty solutions
direction = 'forward' #for travelling waves when z=x-ct
#direction = 'backward' #for travelling waves when z=x+ct
initsol = 'file.dat' #Set the initial solution file

NN = NNmatrix(N,M,hx) #second derivative with Neumann boundary conditions

PP = PPmatrix(N,M,hx) #second derivative with periodic boundary conditions

DmatrixNN = DmatrNN(N,M,hx) #first derivative with Neumann boundary conditions

DmatrixPP = DmatrPP(N,M,hx) #first derivative with periodic boundary conditions

```

```

# Kinetic parameter values
[a,b,c,D1,D2,g,m,s]=parameters(initsol) #Set the parameters for the given
      solution

# Define the diffusion matrix
DD = DiffusionM(N,M,D1,D2)

# Set reaction-diffusion field for stationary solutions
def RD(t,state):
    # unpack the state vector
    u = state[0:M]
    v = state[M:N]

    # compute state derivatives
    Kinetics = zeros(N)
    Kinetics[0:M] = s*u*(u-m)*(1-u)*(u+v)-a*u*v
    Kinetics[M:N] = b*u*v-g*v*(u+v)

    # compute diffusion terms
    if kind=='Neumann':
        diffusion = DD*NN*state # zero-flux BC
    elif kind=='Periodic':
        diffusion = DD*PP*state # Periodic BC

    # return the whole field
    FU = diffusion + Kinetics

    return FU

# Set reaction-diffusion field for travelling wave solutions
def RDtravellingwave(t,state):
    # unpack the state vector
    u = state[0:M]
    v = state[M:N]

    # compute state derivatives
    Kinetics = zeros(N)
    Kinetics[0:M] = s*u*(u-m)*(1-u)*(u+v)-a*u*v
    Kinetics[M:N] = b*u*v-g*v*(u+v)

    # compute diffusion terms
    if kind=='Neumann':
        diffusion = DD*NN*state # zero-flux BC
        derivative = DmatrixNN*state # zero-flux BC
    elif kind=='Periodic':
        diffusion = DD*PP*state # Periodic BC
        derivative = DmatrixPP*state # Periodic BC

    # return the whole field
    if direction=='forward':
        FU = diffusion + Kinetics + c*derivative
    elif direction=='backward':

```

```

    FU = diffusion + Kinetics - c*derivative

    return FU

# Build a function to calculate the stability of a stationary solution
def stability(solution):
    # unpack the solution vector
    u          = solution [0:M]
    v          = solution [M:N]

    #Jacobian matrix
    naught     = array ([0])
    Dfu        = (-a*v+s*u*(u*(3-4*u-3*v)+2*v)+m*s*(-v+u*(-2+3*u+2*v)))*ones (M)
    Dfv        = sparse . spdiags (Dfu , naught ,M,M)

    Dgv        = (-a*u + s*(m - u)*(-1 + u)*u)*ones (M)
    Dfv        = sparse . spdiags (Dfv , naught ,M,M)

    Dgu        = ((b - g)*v)*ones (M)
    Dgu        = sparse . spdiags (Dgu , naught ,M,M)

    Dgv        = (b*u - g*(u + 2*v))*ones (M)
    Dgv        = sparse . spdiags (Dgv , naught ,M,M)

    JFU        = sparse . bmat ([[ Dfu , Dfv ] , [ Dgu , Dgv ]])

    #compute the eigenvalues with largest real part
    if kind=='Neumann':
        vals , vecs    = sparse . linalg . eigs (DD*NN+JFU , which='LR' , k=6)
    elif kind=='Periodic':
        vals , vecs    = sparse . linalg . eigs (DD*PP+JFU , which='LR' , k=6)

    #Print the stability of the solution
    if np.max(np.real(vals))>0:
        print('Solucion inestable')
    elif np.max(np.real(vals[0]))<0:
        print('Solucion estable')

    return vals

# Build a function to calculate the stability of a travelling wave solution
def stabilitytravellingwave(solution):
    # unpack the solution vector
    u          = solution [0:M]
    v          = solution [M:N]

    #Jacobian matrix
    naught     = array ([0])
    Dfu        = (-a*v+s*u*(u*(3-4*u-3*v)+2*v)+m*s*(-v+u*(-2+3*u+2*v)))*ones (M)
    Dfv        = sparse . spdiags (Dfu , naught ,M,M)

    Dfv        = (-a*u + s*(m - u)*(-1 + u)*u)*ones (M)
    Dfv        = sparse . spdiags (Dfv , naught ,M,M)

```

```

Dgu      = ((b - g)*v)*ones(M)
Dgu      = sparse.spdiags(Dgu, naught, M, M)

Dgv      = (b*u - g*(u + 2*v))*ones(M)
Dgv      = sparse.spdiags(Dgv, naught, M, M)

JFU      = sparse.bmat([[Dfu, Dfv], [Dgu, Dgv]])

#compute the eigenvalues with largest real part
if kind=='Neumann':
    if direction=='forward':
        vals, vecs = sparse.linalg.eigs(DD*NN+JFU+c*DmatrixNN, which='LR', k
            =6)
    elif direction=='backward':
        vals, vecs = sparse.linalg.eigs(DD*NN+JFU-c*DmatrixNN, which='LR', k
            =6)
elif kind=='Periodic':
    if direction=='forward':
        vals, vecs = sparse.linalg.eigs(DD*PP+JFU+c*DmatrixPP, which='LR', k
            =6)
    elif direction=='backward':
        vals, vecs = sparse.linalg.eigs(DD*PP+JFU-c*DmatrixPP, which='LR', k
            =6)

#Print the stability of the solution
if np.max(np.real(vals))>0:
    print('Solucion inestable')
elif np.max(np.real(vals[0]))<0:
    print('Solucion estable')

return vals

# Upload initial profile from a previous computation
file=loadtxt(initsol)

#separate the solution in the t, u and v parts
tt      = file[:,0]
u0      = file[:,1]
v0      = file[:,2]
u0      = np.interp(x, tt, u0)
v0      = np.interp(x, tt, v0)
state0  = np.concatenate((u0, v0))

#For stiff ODE systems
if soltype=='travelling wave':
    uv = ode(RDtravellingwave)
elif soltype=='stationary':
    uv = ode(RD)
uv.set_integrator('lsoda', atol=1e-8, rtol=1e-6)
uv.set_initial_value(state0, t0)

# Set solution array

```

```
ts = []
ss = []
ts.append(uv.t)
ss.append(uv.y)

# Integrate initial solution
while uv.successful() and (uv.t < tf):
    uv.integrate(uv.t + ht)
    ts.append(uv.t)
    ss.append(uv.y)
    print('t = ' + str(ts[-1]))

time = np.vstack(ts)
UVstate = np.vstack(ss)
```