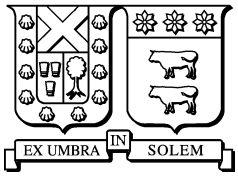
Universidad Técnica Federico Santa María
Departamento de Matemática
Valparaíso - Chile



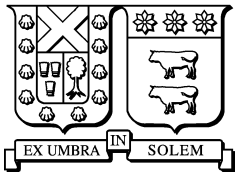
Variedades invariantes, Bifurcaciones y Cuencas de atracción en Modelos Depredador-Presa

Memoria de Título presentada por
Dana Contreras Julio
para optar al título profesional de
Ingeniero Civil Matemático

Profesor Guía
Pablo Aguirre Olea
Profesor del Departamento de Matemática
de la Universidad Técnica Federico Santa María
Valparaíso

noviembre, 2018

Universidad Técnica Federico Santa María
Departamento de Matemática
Valparaíso - Chile



Variedades invariantes, Bifurcaciones y Cuencas de atracción en Modelos Depredador-Presa

Memoria de Título presentada por
Dana Contreras Julio
como requisito parcial para optar al título profesional de
Ingeniero Civil Matemático

Profesor Guía
Pablo Aguirre Olea
Universidad Técnica Federico Santa María, Valparaíso

Examinadores
Pedro Gajardo
Universidad Técnica Federico Santa María, Valparaíso
Alejandro Rojas
Universidad Católica del Maule, Talca

noviembre, 2018

Material de referencia, su uso no involucra responsabilidad del autor o de la institución.

A mis padres, Fabiola y Leonardo.

A mis abuelos, Janete y Enrique.

A mis amigos y profesor guía.

A mi compañero, Renzo.

Agradecimientos

Quiero comenzar dando las gracias a Pablo, mi tutor en este trabajo, por el apoyo, por todos los conocimientos de sistemas dinámicos que me entregaste y por tu entusiasmo constante en estos casi tres años que llevamos desarrollando estos temas. Todo ésto ha hecho que este trabajo fuese posible. Gracias por creer en mí, tener siempre infinita disposición encontrando tiempo para aclarar dudas, guiarme en mis proyectos para mi futuro profesional, animarme a presentar nuestra investigación en diferentes congresos, conversar junto a un café, compartir buena música y por los chistes que la mayoría de las veces fueron difíciles de entender. Muchas gracias por toda la confianza.

A mi familia, por el apoyo que me brindaron. A mi abuelo Enrique por nuestras tardes enteras de dibujo que me acompañan en especial en los días de estrés. Pintas el cielo y el mundo entero de infinitos colores. A mi abuela Janet por haberme escuchado pacientemente siempre que la necesitaba. Los quiero y recuerdo con increíble cariño. En especial quiero agradecer a mi madre Fabiola, sin su esfuerzo constante no podría haber logrado llegar hasta acá. Gracias por motivarme a superar mis temores y por tu apoyo incondicional, siempre encontrando una solución y tiempo para escucharme incluso cuando pareciera que el mundo se iba a caer alrededor nuestro. Siempre te siento muy cerca mío, sin importar donde nos encontremos. Y por supuesto a mi compañero Renzo, gracias por soportar mis días de estrés infinitos cuando ni yo misma me aguantaba, por darme fuerza y ayudarme a encontrar la manera de que mis sueños se puedan hacer realidad, apoyándome en cualquier idea que se me ocurriera, por loca que pareciera.

A mis amigos y compañeros de universidad, gracias por la motivación y compañía en tiempos difíciles, por ayudarme a creer un poco más en mí y por superar los problemas que enfrentamos, convenciéndonos mutuamente que lograríamos salir adelante aún cuando parecía complicado. Además quiero agradecerles por todos los pasatiempos que he compartido y adoptados de todos ustedes y ahora me acompañan, gracias por ayudarme a disfrutar y conocer sobre tantas cosas distintas, como lo es hacer un buen café, el increíble mundo de la música y el cine, la fotografía, el gin y el vino, el arte del pan, los juegos de mesa e incluso saber sobre aves!, entre tantas otras cosas. Gracias por la buena comida compartida y todos esos cafés en el patio del cañón acompañados de una buena conversación, risas, música y de eternos atardeceres que ayudaban a sacarnos de la rutina y olvidarse un poco del estrés de la carrera. Y como olvidar esas noches de encontrar figuras en las luces de Valparaíso, creo que al fin logré ver el perro dibujado entre los cerros. Esteban, Seba, Gabriel, Chalo, Piero, Pato, Mono, a todos gracias.

Por supuesto también a mis amigos de la vida, que de alguna u otra manera hemos logrado mantener más de 12 años de amistad inigualable. Gracias a todos ustedes por su apoyo incondicional, y por compartir nuestros mejores y peores momentos. Nos hemos convertido en parte de una gran familia y el apoyo de ustedes hace que todo esto sea posible. Renzo, Nico, Mari, Edo, Pedro, Camilo, Nacho, Jorge, Pamela, Camila, gracias por su compañía y cariño.

Finalmente, quiero agradecer también al proyecto Fondecyt iniciación 11150306 y al proyecto STIC-AmSud-Conicyt 16STIC-02 por financiar parcialmente este trabajo.

Resumen

En este trabajo analizamos dos modelos de dinámica poblacional. Uno de ellos es un modelo depredador-presa con doble efecto Allee en la presa, con un comportamiento competitivo para los depredadores, dado por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias. Para este modelo investigamos la naturaleza de los umbrales Allee y las cuencas de atracción. Desde una perspectiva matemática, esto implica encontrar y caracterizar las fronteras de las cuenca de atracción en el espacio de fase. Este suele ser un desafío importante, ya que los objetos que actúan como fronteras entre dos cuencas de atracción diferentes son variedades invariantes del sistema, los cuales pueden sufrir cambios topológicos en las bifurcaciones. Las bifurcaciones locales incluyen bifurcaciones silla-nodo, transcrítica y de Hopf; mientras que los fenómenos globales incluyen bifurcaciones homoclínicas, conexiones heteroclínicas y ciclos heteroclínicos. Identificamos que el umbral Allee es un ciclo límite, una órbita homoclínica o la variedad estable de un equilibrio. Ofrecemos una explicación geométrica completa de cómo el umbral Allee y las cuencas de atracción experimentan transiciones críticas. Este enfoque se complementa con un estudio de la dinámica cercana al infinito. De esta manera, determinamos las condiciones de modo que las cuencas de atracción sean conjuntos acotados o no acotados en el espacio de fase. Finalmente, estos resultados nos permiten mostrar una descripción completa de los retratos de fase, los umbrales de extinción y las cuencas de atracción de nuestro modelo bajo la variación de los parámetros. Este trabajo fue publicado en [1].

El otro modelo de dinámica poblacional estudiado es una extensión de un modelo de competencia de dos dimensiones de depredador-presa de mosquitos *Aedes aegypti* infectados con la bacteria *Wolbachia* y mosquitos no infectados, agregándole difusión espacial y luego estudiamos el sistema relacionado de cuatro dimensiones de ondas viajeras. Para este objetivo investigamos las condiciones que nos aseguran la prevalencia de mosquitos infectados con *Wolbachia* en el modelo de cuatro dimensiones, utilizando herramientas analíticas de sistemas dinámicos en conjunto con herramientas numéricas para describir las variedades invariantes del sistema a medida que sufren cambios topológicos al pasar por bifurcaciones. Particularmente nos centramos en el estudio del equilibrio con la totalidad de la población infectada con *Wolbachia*. Además, presentamos un análisis de bifurcación que incluye las condiciones para cambios de estabilidad de los puntos de equilibrio y la creación y destrucción de algunas órbitas heteroclínicas que corresponden a frentes de onda en el modelo. Las bifurcaciones locales incluyen bifurcaciones de silla-nodo y transcríticas; mientras que los fenómenos globales incluyen bifurcaciones heteroclínicas. Más aún, identificamos las condiciones para la existencia de una cantidad no numerable de órbita heteroclínicas que convergen al equilibrio con la población de mosquitos infectados con la bacteria, que es el resultado principal de este capítulo debido a que estas soluciones son frentes de onda que convergen a la totalidad de la población de mosquitos infectados con *Wolbachia*.

Para este objetivo, hacemos un uso extensivo de las herramientas analíticas de la teoría de sistemas dinámicos y el análisis de bifurcación numérica y determinamos el diagrama de bifurcación completo. Las estrategias basadas en bifurcaciones y análisis de variedades invariantes nos permite identificar los mecanismos matemáticos que producen los reordenamientos de separatrices en el espacio de fase. En general, estos resultados nos permiten mostrar una descripción completa de los retratos de fase, los umbrales de extinción y las cuencas de atracción de nuestros modelos bajo la variación de parámetros. Finalmente hemos realizado un aporte importante para el cálculo de variedades invariantes, ideando un método para el cálculo de variedades invariantes de dimensión tres implementado en el software AUTO, en conjunto con un método para poder visualizar cuencas de atracción de modelos de cuatro dimensiones.

Abstract

In this work we analyze two models of population dynamics. One of them is a predator-prey model with double Allee effect in the prey, with a competitive behavior for predators, given by a two-dimensional system of ordinary differential equations. For this model we investigate the nature of Allee thresholds and basins of attraction. From a mathematical perspective, this implies to find and characterise the corresponding basin boundaries in phase space. This is typically a major challenge since the objects that act as boundaries between two different basins are invariant manifolds of the system which may also undergo topological changes at bifurcations. Local bifurcations include saddle-node, transcritical and Hopf bifurcations; while global phenomena include homoclinic bifurcations, heteroclinic connections and heteroclinic cycles. We identify the Allee threshold to be either a limit cycle, a homoclinic orbit or the stable manifold of an equilibrium. We give a full geometrical explanation of how the Allee threshold and basins of attraction undergo critical transitions. This approach is complemented with a study of the dynamics near infinity. In this way, we determine the conditions such that the basins of attraction are bounded or unbounded sets in phase space. All in all, these results allow us to show a complete description of phase portraits, extinction thresholds, and basins of attraction of our model under variation of parameters. This work was published in [1].

The other model of population dynamics studied is an extension of a predator-prey model of competition of interaction between wild *Aedes aegypti* female mosquitoes and those infected with bacteria *Wolbachia*, given by a two-dimensional system of ordinary differential equations. We add spatial diffusion and study the traveling waves solutions of the four-dimensional system of ordinary differential equations assosiated. For this purpose we investigate the conditions that assure the prevalence of mosquitoes infected with *Wolbachia* in the four-dimensional model, using analytical tools of dynamic systems combined with numerical tools to describe the invariant manifolds of the system as it undergo topological changes at bifurcations. Particularly we focus on the study of the equilibrium with the whole populationinfected with *Wolbachia*. In addition, we present a bifurcation analysis that includes the conditions of stability changes of the equilibrium points and the creation and destruction of some heteroclinic orbits that correspond to the wave fronts in the model. Local bifurcations include saddle-node and transcritical bifurcations; While global phenomena include heteroclinic bifurcations. Moreover, we identify the conditions for the existence of an uncountable quantity of heteroclinic orbits that converge to the equilibrium with the population of mosquitoes infected with the bacteria, which is the main result of this chapter because these solutions are wavefronts that converge to the entire population of mosquitoes infected with *Wolbachia*.

This strategies based on bifurcation and invariant manifold analysis allows us to identify the mathematical mechanisms that produce rearrangements of separatrices in phase space. In general, these results allow us to show a complete description of phase portraits, extinction thresholds, and basins of attraction of our model under variation of parameters. Finally, we have made an important contribution to the calculation of invariant manifolds, devising a method for the calculation of three-dimensional invariant manifolds implemented in software AUTO, combined with a method to visualize basins of attraction of four-dimensional models.

Índice general

Agradecimientos I

Resumen II

Abstract III

1. Introducción 1
- 1.1. Modelos poblacionales . . . 1
  - 1.1.1. Difusión y ondas viajeras . . . 2
- 1.2. Esquema general de la memoria . . . 4

2. Marco Teórico Matemático 5
- 2.1. Ecuaciones Diferenciales y Sistemas Dinámicos . . . 5
- 2.2. Equivalencia y clasificación topológica de sistemas dinámicos . . . 10
- 2.3. Variedades invariantes y cuencas de atracción . . . 13
- 2.4. Estabilidad Estructural y Bifurcaciones . . . 15
  - 2.4.1. Bifurcaciones de codimensión uno . . . 18
  - 2.4.2. Bifurcación Silla-Nodo . . . 18
  - 2.4.3. Bifurcación Transcrítica . . . 19
  - 2.4.4. Bifurcación de Hopf . . . 20
  - 2.4.5. Bifurcaciones Homoclínica y Heteroclínica . . . 22
  - 2.4.6. Bifurcación Bogdanov-Takens . . . 25
- 2.5. Conexiones homoclínica y heteroclínica en ecuación de reacción difusión . . . 27

3. Métodos numéricos para el cálculo de variedades invariantes 31
- 3.1. Cálculo de variedades mediante continuación de segmentos de órbita . . . 33
- 3.2. Cálculo de variedades bidimensionales como una familia de segmentos de órbita . . . 33
- 3.3. Tolerancias . . . 36

4. Cuencas de atracción en un modelo de depredación con doble efecto Allee 37
- 4.1. Modelo con doble efecto Allee . . . 37
- 4.2. Preliminares . . . 39
- 4.3. Las soluciones son acotadas y no negativas . . . 40
- 4.4. Puntos de equilibrio . . . 42
- 4.5. Estabilidad de puntos de equilibrio en $int(\Omega)$ . . . 45
- 4.6. Cuencas de atracción y condiciones de supervivencia . . . 46
  - 4.6.1. Diagrama de bifurcación . . . 48

4.6.2. Retratos de fase, separatrices y cuencas de atracción 49
4.7. Conclusiones 53

5. Modelo de propagación de *Wolbachia* en población de *Aedes aegypti* para disminuir el contagio del dengue **55**
5.1. *Wolbachia* como una herramienta de control 55
5.2. Formulación del modelo sin difusión espacial de mosquitos 56
5.3. Modelo con difusión espacial 60
5.3.1. Puntos de equilibrio 61
5.3.2. Estabilidad de los puntos de equilibrio y bifurcaciones 63
5.3.3. Planos invariantes 64
5.3.4. Variedades invariantes y órbitas heteroclínicas 70
5.3.5. Conclusiones 77

6. Conclusiones y proyecciones **80**
6.1. Cálculo de variedades tridimensionales como una familia de discos invariantes 81
6.2. Visualización de cuencas de atracción 84

Capítulo 1

Introducción

1.1. Modelos poblacionales

El creciente estudio de modelos matemáticos realistas y de utilidad práctica en biología de poblaciones, ya sea que tratemos con una población de una especie en peligro de extinción, el crecimiento bacteriano o viral, poblaciones de insectos, etc., ha sido un reflejo de la utilidad de la matemática para ayudar a entender los procesos dinámicos involucrados en el estudio de poblaciones y hacer predicciones prácticas [2, 3, 4]. Además el campo de la ecología, que básicamente es el estudio de la interrelación entre las especies y su entorno, en áreas tales como interacciones depredador-presa y competencia, manejo de recursos renovables, evolución de cepas resistentes a pesticidas, control ecológico y genéticamente manipulado de plagas, sociedades multiespecíficas, y así sucesivamente es ahora un campo enorme [5, 6] y es el área que trataremos en este trabajo.

Particularmente vamos a tratar con modelos de interacción de poblaciones. Cuando diferentes especies interactúan se afecta la dinámica poblacional de cada especie. En general, hay toda una red de especies que interactúan, a veces llamada red trófica, lo que hace que las comunidades sean estructuralmente complejas [2]. Al estudiar modelos de interacción de poblaciones, generalmente se busca encontrar condiciones para la supervivencia de especies, extinción y coexistencia. Además de caracterizar el comportamiento a largo plazo del sistema para diferentes condiciones iniciales.

Hay tres tipos principales de interacción: (i) Si la tasa de crecimiento de una población disminuye y la otra aumenta, las poblaciones se encuentran en una situación de -r-presa, (ii) Si la tasa de crecimiento de cada población disminuye, entonces es competencia, (iii) Si la tasa de crecimiento de cada población aumenta, se denomina mutualismo o simbiosis [2, 3]. Cuando dos o más especies o subespecies compiten por la misma fuente de alimento limitada o de alguna manera se inhiben el crecimiento de cada una entonces es un modelo depredador-presa de competencia, como lo es el caso que veremos en el capítulo 5. Por ejemplo, la competencia puede ser por territorio que está directamente relacionado con los recursos alimentarios. Se han encontrado algunos fenómenos interesantes a partir del estudio de modelos prácticos de competencia, por ejemplo cuando dos especies compiten por los mismos recursos limitados, una de las especies usualmente se extingue [2, 3, 7]. Además otra de las características que pueden presentar ciertos modelos de depredador-presa es el fenómeno de efecto umbral. Genéricamente los modelos de dos especies tienen a puntos de equilibrio estables en donde convergen las perturbaciones pequeñas de dichos equilibrios. O bien tienen puntos de equilibrio inestables para las cuales pequeñas perturbaciones implican que las poblaciones crecen sin límites o dan a lugar a soluciones periódicas de ciclo límite [2]. Pero existe un grupo de modelos que tienen puntos de equilibrio tales que para perturbaciones suficientemente grandes o del tipo correcto, las densidades de población experimentan grandes

variaciones antes de volver al estado estable. Se dice que estos modelos exhiben un efecto umbral. En particular estudiaremos un tipo específico de efecto umbral, llamado efecto Allee, lo que significa que la población enfrenta dificultades al crecer desde bajas densidades y evitar la extinción. Más aún, la tasa de crecimiento de la población se hace negativa indicando la existencia de un umbral de extinción, más comúnmente conocido como umbral del efecto Allee, el cual la población tiene que superar para poder sobrevivir y evitar la extinción [8, 9, 10]. Entre las causas que pueden generar un efecto Allee en una población se encuentran la dificultad de encontrar parejas fértiles o una baja interacción social [11, 12, 13]. Otras causas incluyen efecto Allee generado por depredación [14, 15, 16, 17, 18]: Cuando a bajas densidades, las poblaciones pueden mostrar dificultad en defenderse o esconderse de los depredadores [19, 20, 21, 22]. En algunos casos dos o mas efectos Allee pueden impactar simultáneamente en una única población en un fenómeno que ha sido llamado el doble efecto Allee [12, 23, 24].

Además, una de las preguntas que naturalmente pueden surgir al estudiar modelos poblacionales, es el movimiento del conjunto de individuos. Por ejemplo al tratar con poblaciones de bacterias, animales, insectos, etc. Es por ésto que estudiar modelos de difusión resulta ser una parte importante de este trabajo

1.1.1. Difusión y ondas viajeras

Cuando tratamos con el movimiento de un conjuntos de individuos se puede considerar que cada individuo generalmente se mueve de forma aleatoria y se dispersan como resultado de este movimiento individual. Cuando este movimiento microscópico individual da como resultado un movimiento macroscópico del grupo, podemos considerarlo como un proceso de difusión.

Por supuesto que muchas veces el movimiento macroscópico no es puramente difusión, puede haber interacción entre partículas, por ejemplo, o el entorno puede dar algún sesgo. Pero obtener este comportamiento a partir del conocimiento microscópico individual puede llegar a ser muy difícil y en algunos casos imposible, por lo tanto se deriva un modelo continuo para el comportamiento global en términos de la densidad o concentración de partículas. Por lo tanto se comienza con un proceso aleatorio que se observa probabilísticamente de manera simple y luego a partir de ésto se obtiene un modelo determinista [2].

Otra forma de describir este comportamiento es derivándolo de las ecuaciones de Fokker-Planck usando la función de densidad de probabilidad con un proceso de Markov. Mas detalles sobre este enfoque puede encontrarse en un libro de Okubo [25].

Ahora, estos enfoques también pueden relacionarse con el enfoque clásico de la difusión de Fickian, que dice que el flujo J de un material que pueden ser células, concentración de un químico, número de animales, etc., es proporcional al gradiente de la concentración del material. Es decir, en una dimensión

$$J \propto -\frac{\partial u}{\partial x} \Rightarrow J = -D\frac{\partial u}{\partial x}, \tag{1.1}$$

donde $u(x,t)$ es la concentración de la especie y D es su difusividad. El signo menos simplemente indica que los transportes de difusión ocurren desde una concentración alta a una baja. Luego podemos escribir una ecuación de conservación general que dice que la tasa de cambio de la cantidad de material en una región es igual a la tasa de flujo a través de la frontera más cualquier material creado dentro de la frontera. Si la región es $x_0 < x < x_1$ y no se crea material, la ecuación de conservación general es:

$$\frac{\partial}{\partial t}\int_{x_0}^{x_1} u(x,t)dx = J(x_0,t) - J(x_1,t).$$

Si tomamos $x_1 = x_0 + \Delta x$, con el límite cuando $\Delta x \to 0$ y usamos la ecuación (1.1), entonces conseguimos una ecuación diferencial parcial (EDP) que es la ecuación de difusión clásica en una dimensión. Si consideramos D constante entonces la ecuación de difusión es:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \tag{1.2}$$

Luego generalizando (1.2), la ecuación de difusión puede resultar como el acoplamiento de ecuaciones de cinética y de difusión de reacción, las cuales pueden utilizarse para modelar fenómenos de propagación de poblaciones. En el caso escalar unidimensional simple, estas ecuaciones pueden verse como

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \tag{1.3}$$

donde u es una concentración, $f(u)$ representa la cinética y D es el coeficiente de difusión, aquí tomado como constante ya que Kareiva [26] ha demostrado que muchas especies de animales e insectos parecen dispersarse según un modelo de reacción-difusión con un coeficiente de difusión constante.

En conjunto con la difusión, existe una gran cantidad de fenómenos en biología en los que un elemento clave o precursor de un proceso de desarrollo parece ser la aparición de una onda, como es el caso de una concentración química, deformación mecánica, señal eléctrica o como en el caso que se desarrollará en esta memoria, el análisis sobre la dispersión de insectos, entre otros.

Antes de continuar, debemos decidir a qué nos referimos con una onda viajera. Habitualmente se toma como una onda viajera a una onda que viaja sin cambiar su forma. Por lo tanto, si una solución $u(x,t)$ representa una onda viajera, la forma de la solución será la misma para todos los tiempos y la velocidad de propagación de esta forma será una constante, que denotamos por c. Una forma matemática de expresar esto es que si la solución se comporta de la siguiente forma

$$u(x,t) = u(x-ct) \coloneqq U(z), \qquad z = x - ct, \tag{1.4}$$

entonces $u(x,t)$ es una onda viajera y se mueve a velocidad constante $c > 0$ en la dirección x creciente. Esto se puede interpretar como que el sistema coordenado se mueve con velocidad constante c. Cuando buscamos soluciones de ondas viajeras de un sistema en x y t como en (1.4), tenemos que

$$\partial u/\partial t = -cdU/dz \qquad \text{y} \qquad \partial u/\partial x = dU/dz,$$

Supongamos que vemos las soluciones del tipo de onda viajera utilizando el cambio de coordenadas (1.4), entonces (1.3) queda de la siguiente forma

$$D\frac{d^2U}{dz^2} + f(U) + c\frac{dU}{dz} = 0,$$

y luego escribiéndolo como un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden. Haciendo el cambio $\frac{dU}{dz} = V$ obtenemos

$$\begin{cases} \dot{U} &= V, \\ \dot{V} &= -\frac{1}{D}(f(U) + cV). \end{cases}$$

Entonces ecuaciones diferenciales parciales se transforman en ecuaciones diferenciales ordinarias en la variable independiente z, que se utilizará como un nuevo "*tiempo*", y de esta manera podemos utilizar todos los resultados de la teoría cualitativa de sistemas dinámicos. Además, para tener un sistema realista, $U(z)$ debe estar acotado para todo z y debe ser no negativa para las cantidades que nos interesan.

1.2. Esquema general de la memoria

Este trabajo se divide en dos grandes secciones; la primera parte contiene a los capítulos 2 y 3 presentando un marco teórico y la segunda parte contiene a los capítulos 4 y 5, donde se estudian dos modelos específicos utilizando la teoría de los capítulos anteriores. Más específicamente, en el capítulo 2 veremos un marco teórico de los sistemas dinámicos y bifurcaciones, que son las herramientas principales para el desarrollo de los problemas que veremos. En el capítulo 3 presentaremos métodos numéricos para el cálculo de variedades invariantes, su visualización y análisis de bifurcaciones, con especial énfasis en su implementación en software AUTO. En el capítulo 4 estudiaremos un modelo depredador-presa con doble efecto Allee sobre las presas, que involucra a dos especies. Para este modelo utilizamos la teoría de los sistemas dinámicos y de bifurcaciones, en conjunto con los métodos numéricos para respaldar nuestro análisis. Con ésto investigamos las condiciones para la supervivencia o extinción de poblaciones, caracterizando las fronteras de diferentes comportamientos a largo plazo y damos una explicación geométrica total del umbral Allee y de las condiciones para la supervivencia o extinción de poblaciones, y como éstos pasan por transiciones críticas al variar los parámetros, describiendo todos los diferentes escenarios posibles. En el capítulo 5 estudiamos una estrategia para el control de la propagación del dengue, mediante la introducción de la bacteria *Wolbachia* en la población de *Aedes aegypti*. Más especificamente, nos basamos en un modelo depredador-presa de competencia de dos dimensiones que contiene un término relacionado con el efecto Allee, inicialmente planteado por Campo Duarte et al. [27], que describe la interacción entre mosquitos infectados con una bacteria llamada *Wolbachia* con mosquitos libres de la bacteria, ya que los mosquitos contagiados con *Wolbachia* muestran una drástica disminución en la transmisibilidad de infecciones arbovirales como el dengue, haciendo que los mosquitos no puedan contraer la infección y de esa manera no la transmiten a humanos. A este modelo se le agrega difusión espacial en un dominio acotado unidimensional y se buscan condiciones que aseguren la prevalencia de mosquitos infectados con *Wolbachia* a largo plazo, estudiando el modelo de EDO de cuatro dimensiones, asociado al modelo de difusión planteado, en el cual podemos utilizar toda la teoría de sistemas dinámicos y teoría de bifurcación que conocemos, además de utilizar métodos numéricos para encontrar variedades invariantes unidimensionales y bidimensionales. Finalmente en el capítulo 6 se expone una discusión general de los resultados obtenidos, en conjunto con un método nuevo que fue fruto de este trabajo para calcular variedades invariantes de dimensión tres y una estrategia para visualizar cuencas de atracción de sistemas de más de tres dimensiones. Estos métodos no se utilizaron para el análisis de los modelos, pero tienen potencial para trabajos a futuro.

Finalmente, cabe mencionar que el trabajo realizado en el capítulo 4, actualmente se encuentra publicado en una revista [1] y ha sido presentado en formato charla en la XXIX Jornada de Matemáticas de la Zona Sur el año 2016. Además fue presentado en dos instancias más en formato poster; en la XLI Semana de la Matemática el 2015 obteniendo el premio al mejor poster y en el primer encuentro conjunto de la Sociedad Matemática de Chile y la Unión Matemática Argentina el 2016. También el trabajo realizado en el capítulo 5 ha sido presentado en variadas instancias. Fue presentado en formato poster en el II Encuentro de Mujeres Matemáticas de América Latina y como charla en el II Workshop Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos, ambos el 2018. Además se realizaron dos charlas internacionales de este trabajo este año, una de ellas en un Workshop en Colombia en el contexto de una colaboración internacional (Chile-Colombia-Francia) MATH-AmSud-Conicyt 18MATH-05: Modeling, Optimization and Viability for Epidemics Control, y la otra charla fue en el Congreso Internacional de Matemáticas ICM2018 en Brasil.

Capítulo 2

Marco Teórico Matemático

En este capítulo introductorio se presentarán brevemente algunas definiciones y herramientas de la teoría de los sistemas dinámicos. Comenzaremos mostrando la relación entre los sistemas de ecuaciones diferenciales autónomos, los campos de vectores y los sistemas dinámicos asociados a cada uno de ellos. Posteriormente completaremos el capítulo al introducirnos en las propiedades topológicas de los sistemas dinámicos y de las soluciones de los sistemas de ecuaciones. Finalmente damos una pequeña introducción a la teoría de bifurcaciones presentándose aquellas que son de interés para esta memoria. En la mayoría de los casos se obviarán las demostraciones de los resultados, dando referencias apropiadas.

2.1. Ecuaciones Diferenciales y Sistemas Dinámicos

La teoría moderna de sistemas dinámicos surgió a partir de la teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO's) desarrollada por H. Poincaré a finales del siglo XIX. El objetivo es describir las propiedades topológicas de las soluciones sin necesariamente buscar explícitamente soluciones analíticas o numéricas. Los sistemas dinámicos son la formalización matemática del concepto de proceso determinista. Son estructuras cuyo objetivo es describir la evolución de un sistema arbitrario a través del tiempo. Conociendo las leyes que gobiernan la evolución de un sistema y siempre que éstas no cambien, el comportamiento de dicho sistema podría considerarse completamente definido por su estado inicial.

Se encuentran dos tipos principales de sistemas dinámicos: aquellos para los cuales la variable de tiempo es discreta ($t \in \mathbb{Z}$ o $\mathbb{N}$) y aquellos para los que el tiempo es continuo ($t \in \mathbb{R}$). Para este trabajo, será suficiente considerar el caso continuo, en donde la dinámica usualmente es descrita por una ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = f(x, \alpha), \tag{2.1}$$

donde $x = x(t) \in \mathbb{R}^n$ es un vector en función de una variable independiente (generalmente el tiempo), $\alpha \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros y $f : U \to \mathbb{R}^n$ es una función suficientemente suave definida para algún subconjunto $U \subseteq \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$, la cual nos entrega el vector velocidad del sistema dinámico tangente a cada punto x. Las soluciones de (2.1) se pueden visualizar como trayectorias que fluyen a través de un espacio de estados n-dimensional con coordenadas $x = (x_1, \ldots, x_n)$, como se muestra en la figura 2.1. La teoría clásica de EDO's [28, 29, 30] asegura que si $f \in C^r$ con $r \geq 1$, el sistema (2.1) posee soluciones únicas para toda condición inicial. A continuación se introducirán los conceptos necesarios para definir más formalmente un sistema dinámico.

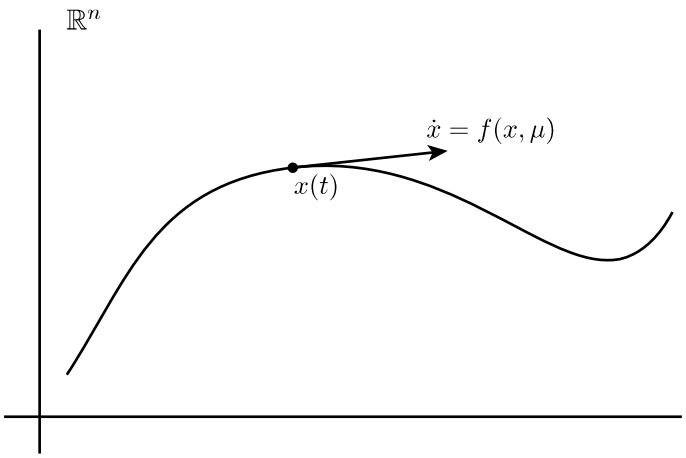


Figura 2.1: Interpretación geométrica del sistema (2.1). El vector $\dot{x} = f(x, \alpha)$ es tangente a la trayectoria definida por $x = x(t)$.

Todos los estados posibles del sistema (2.1), sujetos a una combinación permitida de valores de los parámetros del sistema, se caracterizan por puntos en un conjunto $x \in X$. Este conjunto X lo llamaremos el **espacio de estados** del sistema, el cual contiene trayectorias que representan la evolución del sistema a partir de una condición inicial. Dado un tiempo $t \in T \subseteq \mathbb{R}$ y un espacio de estados $X \subseteq \mathbb{R}^n$, podemos definir un **operador de evolución** de un sistema dinámico como una aplicación

$$\varphi^t \ : \ X \to X,$$

que transforma un estado inicial $x_0 \in X$ en un estado $x_t \in X$ en un tiempo $t \in T$:

$$x_t = \varphi^t x_0.$$

El operador φ^t es una ley para especificar la evolución de un sistema en un tiempo t, dado que se conoce un estado inicial x_0 y es el componente principal de un sistema dinámico. El operador φ^t puede ser conocido explícitamente; sin embargo, en la mayoría de los casos, se define indirectamente y se puede calcular solo aproximadamente.

Con los conceptos anteriores claros, podemos definir formalmente un **sistema dinámico**, que es una tripleta $\{X, T, \varphi^t\}$, con T siendo el conjunto del tiempo, X es el espacio de estados, y $\varphi^t : X \to X$ es la familia de operadores de evolución parametrizados por $t \in T$, que satisface las propiedades

i. $\varphi^0 = id$,

ii. $\varphi^{t+s} = \varphi^t \circ \varphi^s$.

A partir de estas propiedades podemos escribir

$$\varphi^{t+s} x = \varphi^t(\varphi^s x),$$

para todo $x \in X$ y $t, s \in T$, tal que ambos lados de la última ecuación están definidos. Esencialmente, la propiedad **ii.** establece que la evolución o estado de un sistema en el curso de $t + s$ unidades de tiempo, comenzando en un punto $x_0 \in X$, es el mismo que si al sistema se le permitiera cambiar del estado x_0 en s unidades de tiempo y luego que evolucionara en las siguientes t unidades de tiempo desde el estado resultante $\varphi^s x_0$ (figura 2.2).

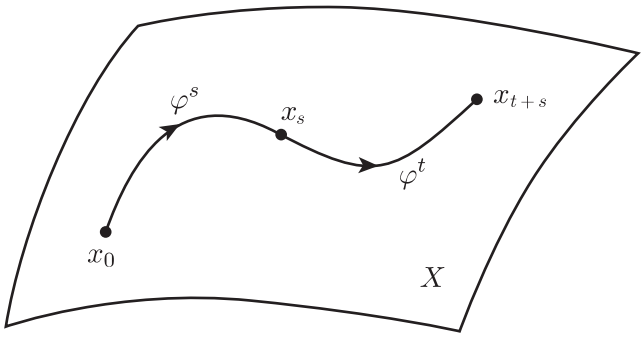


Figura 2.2: Operador de evolución φ de un sistema dinámico.

Esta propiedad significa que la ley que rige el comportamiento del sistema no cambia en el tiempo: el sistema es "autónomo". Para sistemas invertibles, el operador de evolución φ^t satisface la propiedad **ii.** para t, s tomando valores negativos, en tales sistemas es directo ver que se cumple

$$\varphi^{-t} \circ \varphi^t = id.$$

El operador de evolución describe el **flujo** del campo de vectores en la forma de una familia $\{\varphi^t x_0\}_{x_0 \in X}$. Luego, este flujo satisface la EDO (2.1), es decir

$$\frac{d\varphi^t}{dt} = f(\varphi^t, \alpha), \qquad \forall t \in T.$$

Las **órbitas** o **trayectorias** de un sistema definido a partir de un campo de vectores como en (2.1) con punto inicial $x_0 \in X$ son curvas solución en el espacio de estados X parametrizadas por el tiempo t y orientadas por la dirección del crecimiento del tiempo t dado por la evolución del operador φ^t que pasa por el punto x_0 (figura 2.3). Además si el campo de vectores f es de clase $C^r, r \geq 1$, también podemos seguir localmente el flujo en reversa con $t < 0$. Una órbita del sistema (2.1) se puede definir como

$$O(x_0) = \{x \in X \ : \ x = \varphi^t(x_0), \ t \in T, \text{tal que } \varphi^t(x_0) \text{ está bien definida}\}.$$

Si $y_0 = \varphi^{t_0} x_0$ entonces y_0 y x_0 pertenecen a la misma órbita (figura 2.3).

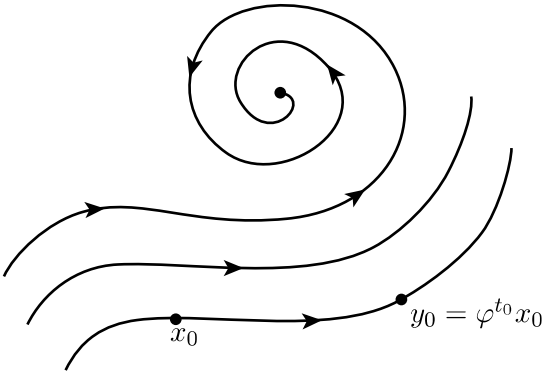


Figura 2.3: Órbitas de un sistema dinámico continuo.

Ahora se definirá un objeto que contiene mucha información sobre el comportamiento de un sistema dinámico, con el cual se puede determinar el número y tipos de estados asintóticos del sistema cuando $t \to \pm\infty$. Estamos hablando del **retrato de fase** del sistema dinámico (2.1) que es una representación geométrica de las trayectorias del sistema en $\mathbb{R}^n$ y puede ser interpretado como la imagen del flujo del sistema, donde las órbitas muestran el camino que recorre un punto al seguir la "corriente" del flujo. Cada curva representa una condición inicial diferente, consecuencia directa de la existencia y unicidad de soluciones [30], ya que las órbitas de un sistema como (2.1) coinciden o son disjuntas.

Por supuesto, es imposible dibujar todas las órbitas en una figura. En la práctica, solo se representan varias órbitas clave en los diagramas para presentar retratos de fase esquemáticamente (como se hizo en la figura 2.3).

Para clasificar más elementos de un retrato de fase, en particular, posibles estados asintóticos del sistema, será de utilidad definir lo que es un **conjunto invariante** de un sistema dinámico (2.1), el cual es un subconjunto $S \subset X$ tal que $x_0 \in S$ implica $\varphi^t(x_0) \in S$ para todo $t \in T$, es decir, S consiste en los puntos que permanecen en S bajo el flujo.

De esta definición podemos notar que un conjunto invariante S consiste en órbitas del sistema dinámico. Cualquier órbita individual $\mathcal{O}(x_0)$ es obviamente un conjunto invariante por sí misma. Siempre podemos restringir el operador de evolución de un sistema a su conjunto invariante S, considerando el operador

$$\varphi^t \mid_S : \ S \to S.$$

Otra estructura de interés es el **conjunto atractor** $A \subset X$, con A cerrado e invariante, para el cual existe una vecindad U de A tal que,

$$\forall x \in U, \quad \forall t \geq 0, \quad \varphi^t(x) \to A, \ t \to \infty.$$

Es decir, es un subconjunto cerrado del espacio de fase del sistema (2.1), de modo que para algunas condiciones iniciales el sistema evolucionará hacia A. Los ejemplos más simples de conjuntos atractores son los puntos de equilibrio asintóticamente estables del sistema.

Ahora que ya hemos definido conjuntos invariantes, nos queda definir un concepto que nos ayudará a responder una de las preguntas clave que tendremos en este trabajo, la cual es determinar las condiciones para la supervivencia (o extinción) de poblaciones. Desde el punto de vista matemático esto corresponde a identificar las *cuencas de atracción* de los conjuntos atractores relevantes en el sistema, es decir, el conjunto de todas las condiciones iniciales que convergen a un atractor particular en el largo plazo, particularmente en nuestro caso a un punto de equilibrio, órbita periódica, etc.

Ésto nos motiva a una definición más formal; sea φ^t el operador evolución de la dinámica del modelo (2.1), la **cuenca de atracción** $\mathcal{B}(A)$ de un conjunto atractor A se define como

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

donde $U \in \mathbb{R}^n$ es una vecindad abierta de A tal que $\varphi^t(U) \subset U$, $\forall t \geq 0$ (U es invariante) y además $\bigcap_{t>0} \varphi^t(U) = A$ (el flujo de U tiende a A).

Como consecuencia directa de la unicidad de soluciones de (2.1), las órbitas del sistema coinciden o son disjuntas, luego el retrato de fase se puede descomponer en una unión disjunta de órbitas, donde cada una de ellas corresponde topológicamente a alguna de las tres opciones siguientes:

i. Imagen biunívoca de un intervalo de $\mathbb{R}$,

ii. Un punto,

iii. Difeomorfa a un círculo.

En el caso **ii.** (la trayectoria del sistema es un punto), la órbita se llama **punto de equilibrio** y corresponde a un punto x^* tal que $\phi^t(x^*) = x^*$ para todo $t \in T \subset \mathbb{R}$. Equivalentemente, un punto de equilibrio x^* es tal que anula el campo de vectores en (2.1), esto es, $f(x^*) = 0$. Es decir, el operador de evolución lleva un equilibrio en sí mismo. Equivalentemente, un sistema en un estado de equilibrio permanece en él por siempre. Es por esto que un equilibrio representa el comportamiento más simple de un sistema dinámico.

En el caso **iii.** (la trayectoria del sistema es difeomorfa a un círculo), la órbita se conoce como una **órbita periódica** y es tal que se puede representar como

$$\gamma = \{\varphi^t x = x \ : \ \text{para} \ \ 0 \leq t \leq \tau\},$$

donde $\tau > 0$ es el menor tiempo tal que $\varphi^t x = x$, y se llama el **periodo** de γ (ver figura 2.4). Además, una órbita cerrada aislada es llamada un **ciclo límite**.

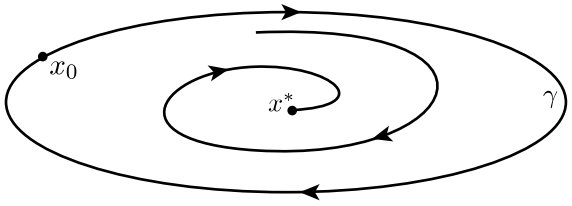


Figura 2.4: Órbita periódica γ en $\mathbb{R}^2$ pasando por el punto x_0. Las órbitas en el interior de γ convergen al punto de equilibrio x^*.

El teorema de existencia y unicidad tiene un corolario importante; **trayectorias diferentes nunca se interceptan**. Si dos trayectorias se interceptaran, entonces habría dos soluciones comenzando desde el mismo punto (el punto de cruce), y esto violaría la parte de unicidad del teorema. Más intuitivamente, una trayectoria no puede moverse en dos direcciones a la vez.

Para lidiar con las nociones de "comportamiento a largo plazo" o asintótico de las órbitas, debemos definir los conceptos de conjunto α y ω límites. Sea $x_0 \in X$. Los conjuntos

$$\omega - \text{lím}(x_0) = \{x \in X \ : \ \exists\{t_n\} \text{ con } t_n \to \infty, \text{ tal que } \varphi^{t_n}(x_0) \to x \text{ para } n \to \infty\},$$
$$\alpha - \text{lím}(x_0)\{x \in X \ : \ \exists\{t_n\} \text{ con } t_n \to -\infty, \text{ tal que } \varphi^{t_n}(x_0) \to x \text{ para } n \to \infty\},$$

son llamados conjunto **ω-límite** y **α-límite**, respectivamente.

Intuitivamente, el $\alpha - \text{lím}(x_0)$ es el conjunto dónde la órbita de x_0 "nace" y el $\omega - \text{lím}(x_0)$ es donde la órbita "muere". Ver figura 2.5

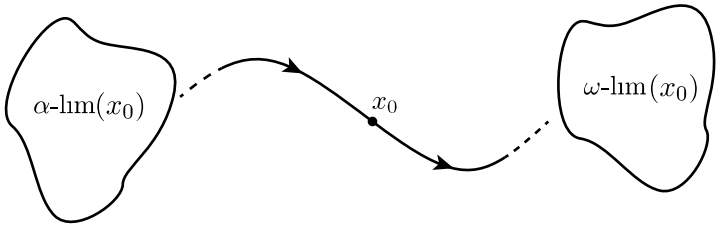


Figura 2.5: Conjuntos ω-límite y α-límite de un punto $x_0 \in X$.

2.2. Equivalencia y clasificación topológica de sistemas dinámicos

Presentaremos nociones sobre la geometría del retrato de fase cerca de puntos de equilibrio genéricos, concretamente hiperbólicos, y se definirá su clasificación topológica.

Considere un sistema dinámico continuo definido por

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

donde f es una función $C^r,\ r \geq 1$. Sin pérdida de generalidad supongamos que $x_0 = 0$ es un equilibrio del sistema, es decir, $f(x_0) = 0$; en caso contrario basta trasladar el equilibrio existente al origen del sistema de coordenadas. Sea $A = Df(x_0)$ la matriz Jacobiana de (2.2) en x_0, con n_+, n_0 y n_- los números de valores propios de A (contando multiplicidad) con parte real negativa, cero y positiva respectivamente.

Entonces, un equilibrio es llamado **hiperbólico** si $n_0 = 0$, es decir, si no hay valores propios en el eje imaginario. Además hay tres distintos escenarios para la estabilidad de puntos de equilibrio hipérbólicos, los cuales son

i. Atractor: si $n_- = 0$ y $n_+ = n$,

ii. Repulsor: si $n_- = n$ y $n_+ = 0$,

iii. Silla hiperbólica: si $n_- n_+ \neq 0$.

Como hemos mencionado, nos interesa estudiar las características generales (cualitativas) del comportamiento de los sistemas dinámicos, en particular, para clasificarlos y compararlos con otros sistemas. La comparación de cualquier objeto se basa en una relación de equivalencia, que nos permite definir clases de objetos equivalentes y estudiar transiciones entre estas clases. Por lo tanto, debemos especificar un criterio para definir dos sistemas dinámicos como *cualitativamente similares* o *equivalentes*. Tal definición debe cumplir con algunos criterios intuitivos generales. Por ejemplo, consideramos que dos sistemas dinámicos son equivalentes si sus retratos de fase son *cualitativamente similares*, es decir, si un retrato puede obtenerse de otro mediante una transformación continua preservando sus características principales; una idea intuitiva puede verse en la figura 2.6.

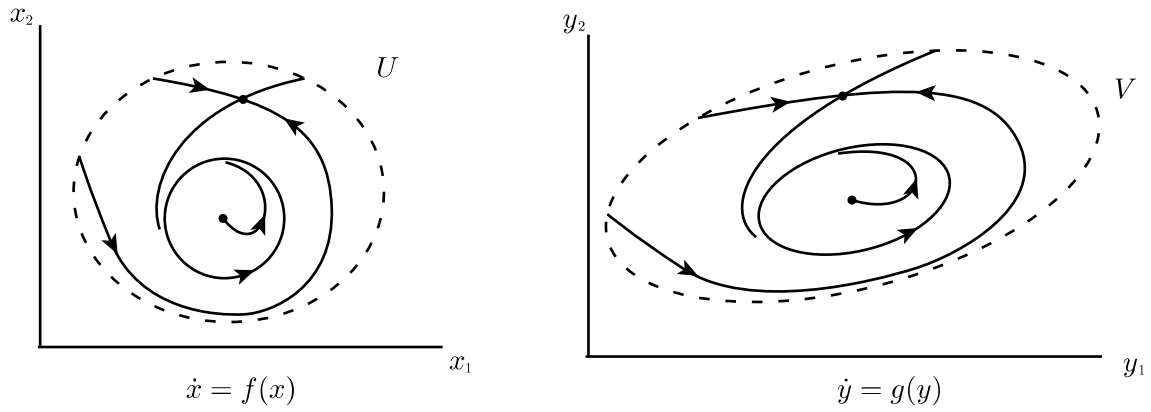


Figura 2.6: Retratos de fase de dos sistemas localmente topológicamente equivalentes.

Consideremos dos sistemas dinámicos (X, T, φ^t) y (Y, T, ψ^t) como en (2.3)

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x), \quad x \in X \subset \mathbb{R}^2, \\ \dot{y} &= g(y), \quad y \in Y \subset \mathbb{R}^2, \end{aligned} \tag{2.3}$$

Entonces (X, T, φ^t) es **topológicamente equivalente** a (Y, T, ψ^t) si existe un homeomorfismo

$$h \ : \ X \to Y,$$

llevando órbitas del primer sistema al segundo, preservando la dirección del tiempo. Además una equivalencia topológica entre ambos flujos queda definida por

$$h(\varphi^t(x)) = \psi^{\tau_y(t)}(y),$$

donde $y = h(x)$ y τ_y es una función creciente de t para todo y.

La relación $t \mapsto \tau_y(t)$ indica que en general en una equivalencia topológica la escala temporal podría no preservarse. Cuando dos sistemas son localmente topológicamente equivalentes es posible definir el homeomorfismo h tal que los respectivos retratos de fase tienen el mismo número de equilibrios, órbitas periódicas y sus estabilidades son las mismas, es decir, se preserva la estabilidad de los conjuntos invariantes y la orientación de las órbitas.

Además, por el **Teorema de Hartman-Grobman** [28, 29], si el campo vectorial del sistema (2.2) tiene un equilibrio hiperbólico x^*, es decir $n_0 = 0$, entonces cerca de ese punto de equilibrio el sistema es localmente topológicamente equivalente a su linealización. Mas formalmente, existe un homeomorfismo local h definido sobre una vecindad $U \subset \mathbb{R}^n$ de x^* que lleva órbitas del flujo de (2.2) en órbitas del flujo lineal de

$$\dot{\xi} = Df(x^*)\xi = A\xi, \tag{2.4}$$

preservando el sentido de las órbitas.

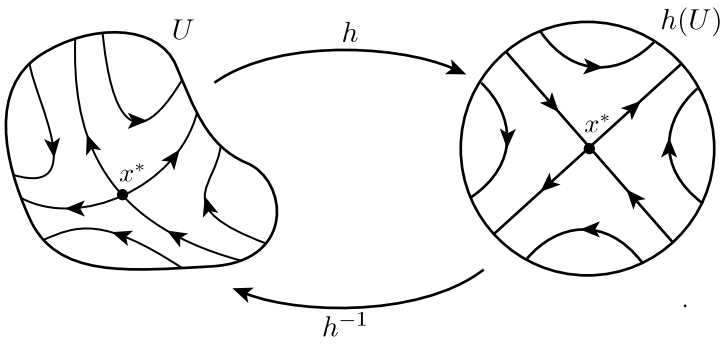


Figura 2.7: Linealización de órbitas cerca de un punto de equilibrio hiperbólico x^*.

El próximo teorema nos da una clasificación topológica de equilibrios hiperbólicos.

Teorema 2.2.1. *Los retratos de fase del sistema (2.2) cerca de dos puntos de equilibrios x_0 e y_0, son localmente topológicamente equivalentes si y sólo si estos equilibrios tienen el mismo número n_- y n_+ de valores propios con parte real negativa y positiva, respectivamente.*

La prueba está basada en el Teorema de Hartman-Grobman. Ver Kuznetsov [28].

El comportamiento cualitativo de las soluciones de un sistema lineal bidimensional cerca de un punto de equilibrio es ampliamente conocido [28, 29]. Se tienen los siguientes casos:

i. Los valores propios $\lambda_{1,2}$ son reales y distintos. Entonces el punto de equilibrio es hiperbólico y puede ser:

- Un nodo repulsor; para $\lambda_1, \lambda_2 > 0$,
- Un nodo atractor; para $\lambda_1, \lambda_2 < 0$,
- Un punto silla; para $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$.

ii. Los valores propios son complejos conjugados; $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$, con $\beta \neq 0$. Entonces el punto de equilibrio puede ser:

- Un centro no hiperbólico; para $\alpha = 0$,
- Un foco atractor; para $\alpha < 0$,
- Un foco repulsor; para $\alpha > 0$.

iii. Los valores propios $\lambda_{1,2} = \lambda$ son reales e iguales, distintos de cero. Enronces el punto de equilibrio puede ser:

- Un nodo estelar atractor (repulsor); para $\lambda < 0$ (> 0) con dos vectores propios linealmente independientes,
- Un nodo atractor (repulsor) de una tangente; para $\lambda < 0$ (> 0) con un vector propio linealmente independiente.

Para el comportamiento de las soluciones en sistemas de más dimensiones cerca de un punto de equilibrio, particularmente para un sistema tridimensional con $n = 3$, $n_- = 2$ y $n_+ = 1$, se tienen los siguientes casos:

i. Los valores propios son reales y distintos. Entonces el punto de equilibrio es un punto silla,

ii. Los valores propios positivos son complejos conjugados. Entonces el punto de equilibrio es un punto silla-foco.

2.3. Variedades invariantes y cuencas de atracción

Las *variedades estables e inestables* son estructuras que nos ayudan a descubrir la geometría del flujo global de un sistema dinámico. Más aún, en ocasiones, estos objetos invariantes actúan como *separatrices* que dividen regiones que contienen trayectorias con dinámicas cualitativamente diferentes a largo plazo, es decir, son las fronteras de distintas cuencas de atracción.

Antes de definir *variedades invariantes globales*, es necesario presentar la definición de **variedades estables e inestables locales** de un punto de equilibrio x^* del sistema (2.2). Esto es, dada una vecindad U de x^*:

$$W^s_{loc}(x^*) = \{x \in U \ : \ \varphi^t(x) \to x^* \text{ cuando } t \to \infty, \text{ y } \varphi^t(x) \in U \text{ para todo } t \geq 0\},$$
$$W^u_{loc}(x^*) = \{x \in U \ : \ \varphi^t(x) \to x^* \text{ cuando } t \to -\infty, \text{ y } \varphi^t(x) \in U \text{ para todo } t \leq 0\},$$

Es decir, $W^s_{loc}(x^*)$ corresponde a todos los puntos en una vecindad a x^* que en el futuro ($t > 0$) convergen al punto de equilibrio x^*. Análogamente, $W^u_{loc}(x^*)$ corresponde a todos los puntos en una vecindad a x^* que en el pasado ($t < 0$) provienen del punto de equilibrio x^*.

Además, el **teorema de la variedad estable** [28, 29] nos dice que si el sistema (2.2) tiene un punto de equilibrio hiperbólico, entonces existen los conjuntos $W^s_{loc}(x^*)$ y $W^u_{loc}(x^*)$, que son variedades diferenciales de la misma dimensión n_- y n_+ que los espacios propios E^s y E^u del sistema linealizado (2.4), tal que $W^s_{loc}(x^*)$ y $W^u_{loc}(x^*)$ son tangentes a E^s y E^u en x^*, respectivamente. Además, $W^s_{loc}(x^*)$ y $W^u_{loc}(x^*)$ son de clase C^r, es decir, la misma clase de diferenciabilidad que f. Este resultado está ilustrado en la figura 2.8.

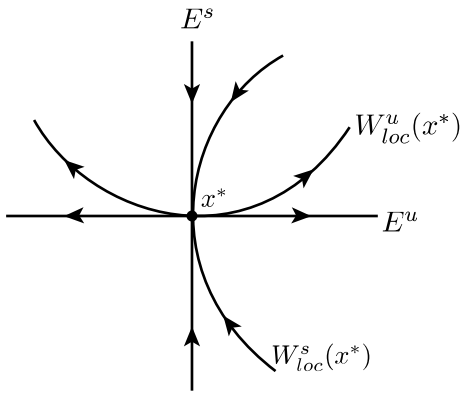


Figura 2.8: Variedades locales $W^s_{loc}(x^*)$ y $W^u_{loc}(x^*)$ tangentes a los espacios propios E^s y E^u respectivamente, en un punto de equilibrio hiperbólico x^* del sistema (2.2).

Las variedades invariantes locales $W^s_{loc}(x^*)$ y $W^u_{loc}(x^*)$ tienen su análogo global $W^s(x^*)$ y $W^u(x^*)$, obtenidos dejando que los puntos de $W^s_{loc}(x^*)$ fluyan al pasado ($t < 0$) y aquellos puntos en $W^u_{loc}(x^*)$ fluyan al futuro ($t > 0$), es decir:

$$W^s(x^*) = \bigcup_{t\leq 0} \varphi^t(W^s_{loc}(x^*)) = \{x \in \mathbb{R}^n \ : \ \varphi^t(x) \to x^* \text{ con } t \to -\infty\}, \tag{2.5}$$
$$W^u(x^*) = \bigcup_{t\geq 0} \varphi^t(W^u_{loc}(x^*)) = \{x \in \mathbb{R}^n \ : \ \varphi^t(x) \to x^* \text{ con } t \to \infty\}.$$

En general no es posible encontrar expresiones analíticas para variedades estables e inestables globales, y se debe recurrir a herramientas computacionales. Más adelante en el capítulo 3 se profundizará en los métodos que existen para calcular variedades invariantes estables e inestables. Además en el capítulo 6 se presentará un nuevo método para variedades invariantes 3D.

La existencia y unicidad de soluciones de (2.2) nos aseguran de que dos variedades estables (o inestables) de puntos de equilibrio distintos no se pueden interceptar, ni tampoco se pueden interceptar a sí mismas. Sin embargo, intersecciones de variedades estables con inestables del mismo punto de equilibrio o de puntos de equilibrios distintos sí puede ocurrir, generando un tipo de comportamiento más complicado. Estos fenómenos son conocidos como órbitas (o conexiones) heteroclínicas y homoclínicas y se definirán en la sección 2.4.

Es importante notar que los dominios de atracción de atractores distintos son disjuntos y están separados por variedades estables de dimensión $n-1$. La clave para distinguir entre las cuencas de atractores diferentes radica en la identificación de un punto u órbita periódica silla. Si la variedad estable asociada a este objeto silla es $(n-1)$ dimensional, entonces actúa como frontera de las cuencas de atracción. Es por ésto que las variedades estables son consideradas **separatrices**.

Consideremos como ejemplo un modelo Lotka-Volterra de competencia entre dos especies que fue presentado en [31], dado por

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(3 - x - 2y), \\ \dot{y} &= y(2 - x - y). \end{aligned} \tag{2.6}$$

donde x e y representan la población de cada especie y son no negativas. Este modelo tiene 4 puntos de equilibrios, dos atractores representando la extinción de una de las especies cada uno, un repulsor en el origen siendo la extinción de toda la población y un punto silla representando coexistencia de las poblaciones.

El retrato de fase 2.9 muestra que una especie generalmente conduce a la otra a la extinción. Las trayectorias que comienzan debajo de la variedad estable del punto silla, en la región gris, conducen a la extinción de la población y, mientras que las que comienzan desde arriba, región blanca, conducen a la extinción de la población x. Entonces la variedad estable del punto silla actúa como separatriz de la cuenca de atracción del punto (3,0) y la cuenca de atracción del punto de equilibrio (0,2).

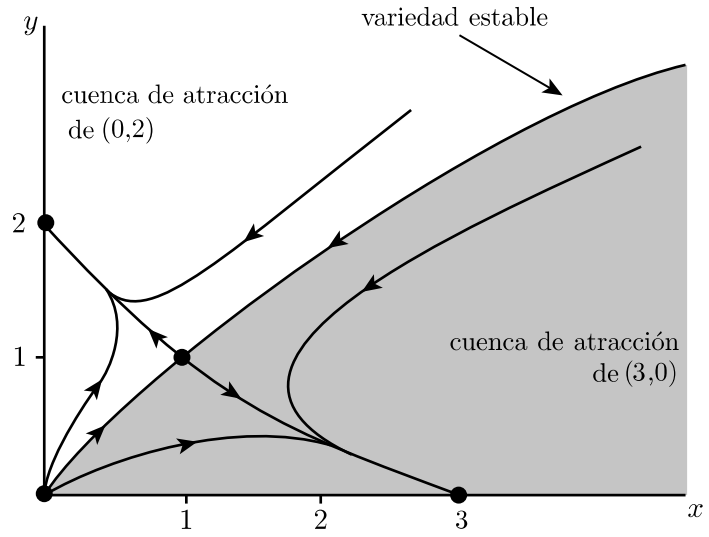


Figura 2.9: Retrato de fase del modelo (2.6). La región blanca es la cuenca de atracción del punto de equilibrio (0,2) y la región gris es la cuenca de atracción del punto de equilibrio (3,0). La variedad estable del punto silla actúa como separatriz de estas regiones.

Esta dicotomía que ilustran las dos cuencas de atracción de la figura 2.9 se puede encontrar en otros modelos de competencia y ha llevado a los biólogos a formular el principio de exclusión competitiva, que establece que dos especies que compiten por el mismo recurso limitado por lo general no pueden coexistir [2, 31].

2.4. Estabilidad Estructural y Bifurcaciones

Hay sistemas dinámicos cuyo retrato de fase (en algún dominio) no cambia cualitativamente bajo una perturbación suficientemente pequeña; estamos hablando de sistemas *estructuralmente estables*. En caso contrario, hablamos de sistemas *estructuralmente inestables*.

Considere los sistemas

$$\dot{x} = f(x), \tag{2.7}$$

$$\dot{x} = g(x) \tag{2.8}$$

con $x \in X$ y f, g de clase C^r con $r \geq 1$. Definimos una distancia entre (2.7) y (2.8) en una región cerrada $\Omega \subset X$ como

$$d_1 = ||f - g||_1 = \sup_{x \in \Omega} \{||f(x) - g(x)|| + ||Df(x) - Dg(x)||\}$$

donde $Df(x)$ y $Dg(x)$ denotan la matriz Jacobiana de f, g evaluada en $x \in \Omega$ respectivamente. Decimos que los sistemas (2.7) y (2.8) son **ε-cercanos** en Ω si $d_1 \leq \varepsilon$.

Además, si $\Omega \subset X$ es abierto, un campo de vectores f de clase C^r, con $r \geq 1$, se dice **estructuralmente estable** si existe $\varepsilon > 0$ tal que $\forall g \in \Omega$ de clase C^r que sea ε-cercano a f en Ω, se tiene que f y g son topológicamente equivalentes en Ω. Si un campo de vectores f no es estructuralmente estable, se dice que es **estructuralmente inestable**.

Ver por ejemplo la figura 2.10(a), en donde el comportamiento cualitativo de las trayectorias no se ven afectadas bajo pequeñas perturbaciones, en cambio en 2.10(b) bajo alguna pequeña perturbación del sistema el equilibrio podría moverse fuera del dominio Ω, dejando sólo un equilibrio en el sistema.

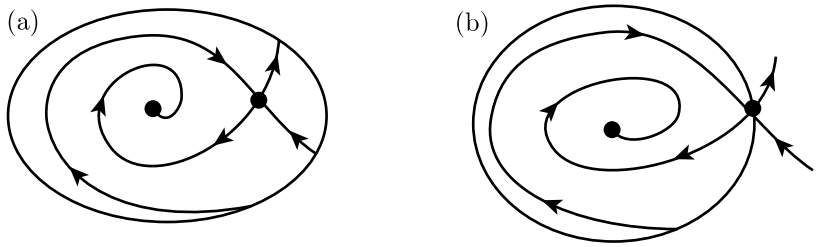


Figura 2.10: (a) Campo de vectores estructuralmente estables, (b) Campo de vectores estructuralmente inestables.

En general, es común encontrarse con sistemas dinámicos provenientes de aplicaciones que dependen de parámetros, los cuales aparecen de la modelación [2, 28]. Estos sistemas pueden sufrir cambios en sus retratos de fase al variar sus parámetros. En el caso de tiempo continuo escribimos el sistema de la siguiente forma

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x = x(t) \in \mathbb{R}^n, \ \alpha \in \mathbb{R}^m, \tag{2.9}$$

donde x y α representan las variables de fase y parámetros, respectivamente. Sin pérdida de generalidad, consideraremos que el sistema (2.9) tiene en $\alpha = 0$ un equilibrio $x = 0$. En efecto, mediante una traslación siempre podemos construir un sistema topológicamente equivalente a (2.9) con esas características. Consideremos el retrato de fase del sistema (2.9) (de ser necesario se puede considerar el retrato de fase en una región parámetro dependiente $U_\alpha \in \mathbb{R}^n$). A medida de que los parámetros varían, también el retrato de fase varía, existiendo dos posibilidades: o el sistema sigue siendo topológicamente equivalente al original, o bien su topología cambia y ocurren cambios en la estructura cualitativa.

La aparición de un retrato de fase topológicamente no-equivalente bajo la variación de parámetros se llama **bifurcación**. El valor α en el que el sistema pasa por una bifurcación es llamado **valor de bifurcación**. Además, el conjunto de todos estos valores de bifurcacion nos define un **conjunto de bifurcación**.

En general, distinguimos 2 tipos de bifurcaciones para (2.9). Por un lado, las **bifurcaciones locales** involucran puntos de equilibrio y se estudia el campo de vectores de (2.9) cerca de ellos. Pueden ser analizadas completamente mediante cambios en las propiedades de la estabilidad local. Al momento de una bifurcación local, se tiene $n_0 \neq 0$ y el equilibrio es no hiperbólico. Por otro lado, las **bifurcaciones globales** involucran cambios topológicos que afectan regiones más grandes del espacio de fase y no pueden ser detectados de forma exclusiva mediante un análisis lineal de los puntos de equilibrio.

Un **diagrama de bifurcación** es una partición del espacio de parámetros inducida por la equivalencia topológica. Típicamente es deseable obtener el diagrama de bifurcación como resultado del análisis cualitativo de un sistema dinámico dado, ya que clasifica de una manera muy condensada todos los comportamientos no-equivalentes del sistema y las transiciones entre ellos (bifurcaciones) bajo variaciones de parámetros.

Decimos que la **codimensión** de una bifurcación es la diferencia entre la dimensión del espacio de parámetros y la dimensión del correspondiente conjunto de bifurcación. También corresponde al número mínimo de parámetros que es necesario variar para que la bifurcación ocurra de manera estructuralmente estable.

Bajo ciertas condiciones, diferentes diagramas de bifurcación en sistemas distintos tienen comportamientos predecibles, siguiendo ciertas reglas. Esto hace que los diagramas de bifurcación de los sistemas que surgen de diversas aplicaciones se vean similares, obteniéndose diagramas universales de bifurcación [28].

Para las bifurcaciones locales de equilibrios y puntos fijos, los diagramas universales de bifurcación son proporcionados por **formas topológicas normales**. Ésta es una de las nociones centrales en la teoría de la bifurcación.

Consideremos el sistema

$$\dot{y} = g(y, \beta; \sigma), \quad x \in \mathbb{R}^n,\ \beta \in \mathbb{R}^m,\ \sigma \in \mathbb{R}^l, \tag{2.10}$$

con g de clase C^r, $r \geq 1$. Asumimos que el sistema (2.10) tiene en $\beta = 0$ un equilibrio $y = 0$, satisfaciendo m condiciones de bifurcación que determinan una codimensión m para este equilibrio. Aquí σ es un vector de coeficientes σ_i con $i = 1, \ldots, l$, de los polinomios involucrados en (2.10). En cualquier caso, en las situaciones más simples, los coeficientes σ_i toman un número finito de valores enteros [28]. Entonces, el sistema (2.10) es llamado una **forma normal** para una bifurcación si cualquier sistema genérico (2.9) con equilibrio $x = 0$ que satisface las mismas condiciones de bifurcación en $\alpha = 0$ es topológicamente equivalente cerca del origen a (2.10) para algunos valores de coeficientes σ_i.

Además, el sistema (2.10) tiene la característica de contener solamente los términos esenciales que capturan la dinámica de la bifurcación, transformando a (2.10) en su versión "más simple posible", en la menor dimensión factible para que ocurra dicha bifurcación. Cualquier sistema que tenga un cierto tipo de bifurcación es localmente topológicamente equivalente (cerca del equilibrio), a la forma normal de esa bifurcación [31].

En todos los casos que consideraremos, dicen que un sistema satisface una condición genérica (o típica) si cumple con ciertas desigualdades de la forma:

$$N_i[f] \neq 0, \quad i = 1, \ldots, s.$$

donde cada N_i es alguna función de determinadas derivadas parciales de $f(x, \alpha)$ con respecto a x o α evaluadas en $(x; \alpha) = (0; 0)$. Los valores σ_i están determinados por los valores de N_i, $i = 1, 2, \ldots s$. Las condiciones que se expresan en términos de derivadas parciales de $f(x, 0)$ con respecto a x evaluada en $x = 0$ son llamadas condiciones de no degeneración. Todas las otras condiciones, en las cuales las derivadas de $f(x, \alpha)$ con respecto a los parámetros α están involucradas, son llamadas condiciones de transversalidad. El papel de estos dos tipos de condiciones es diferente, las condiciones de no degeneración garantizan que la singularidad no es demasiado degenerada (es decir, es típica en una clase de equilibrios que satisfacen las condiciones de bifurcación dadas), mientras que las condiciones de transversalidad aseguran que los parámetros "desplieguen" esta singularidad de una manera genérica.

2.4.1. Bifurcaciones de codimensión uno

Consideraremos el caso más simple de condiciones de bifurcaciones; cuando el sistema (2.9) depende sólo de un parámetro:

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x = x(t) \in \mathbb{R}^n, \ \alpha \in \mathbb{R}, \tag{2.11}$$

donde f es de clase C^r, $r \geq 1$.

Supongamos que el sistema (2.11) tiene un equilibrio x^* hiperbólico para el valor de parámetro α. Como hemos mencionado, bajo una pequeña variación del parámetro α, el punto de equilibrio del sistema se mueve un poco pero permanece hiperbólico. Pero puede suceder que para cierta variación más drástica del parámetro $\alpha = \alpha^*$, el equilibrio $x = x^*$ puede perder hiperbolicidad, genéricamente, de dos maneras diferentes;

- **i.** Un valor propio real simple de la matriz Jacobiana $Df(x^*, \alpha^*)$ se acerca a cero y tenemos $\lambda_1 = 0$,
- **ii.** Un par de valores propios complejos simples de la matriz Jacobiana $Df(x^*, \alpha^*)$ alcanzan el eje imaginario y tenemos $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $w_0 > 0$.

Sin pérdida de generalidad, en lo que sigue vamos a considerar $(x^*, \alpha^*) = (0, 0)$. Para el caso **i.** se presentarán dos bifurcaciones; la bifurcación Silla-Nodo y la bifurcación Transcrítica, ambas bifurcaciones pueden ocurrir en sistemas de al menos 1 dimensión. Para el caso **ii.** presentaremos la bifurcación de Hopf, la cual puede ocurrir en sistemas de al menos 2 dimensiones.

2.4.2. Bifurcación Silla-Nodo

La bifurcación Silla-Nodo está asociada a la aparición de un valor propio $\lambda_1 = 0$. Esta bifurcación se caracteriza por tener dos equilibrios que se acercan entre sí cuando el parámetro α tiende al valor de bifurcación $\alpha = 0$. En el límite, cuando $\alpha = 0$, estos equilibrios colapsan en un mismo punto no hiperbólico (momento de la bifurcación), para luego desaparecer al pasar la bifurcación.

Teorema 2.4.1. *Sea el sistema unidimensional*

$$\dot{x} = f(x, \alpha),$$

con f de clase C^r, $r \geq 1$, $x \in \mathbb{R}$ y $\alpha \in \mathbb{R}$ con equilibrio $x = 0$ para un valor de bifurcación $\alpha = 0$. Supongamos que se satisfacen las siguientes condiciones,

(SN.1) $f(0, 0) = 0$,

(SN.2) $\lambda = f_x(0, 0) = 0$,

(SN.3) $f_{xx}(0, 0) \neq 0$,

(SN.4) $f_\alpha(0, 0) \neq 0$.

Entonces existe un cambio de coordenadas invertible y un cambio de parámetros que transforman el sistema en la forma normal topológica de una bifurcación Silla-Nodo

$$\dot{y} = \beta \pm y^2,$$

en una vecindad de $(x, \alpha) = (0, 0)$. Se pueden ver más detalles de este teorema y su demostración en [28].

Esta forma normal tiene un diagrama de bifurcación como se muestra en la figura 2.11 en el plano (β, y), para el caso de la forma normal $\dot{y} = \beta + y^2$. Si tomamos un β fijo, podemos determinar fácilmente el número de equilibrios en el sistema para este valor de parámetro. Para valores de $\beta < 0$ existen dos ramas de equilibrios, una estable (superior) y otra inestable (inferior), determinados por la ecuación $\beta = -y^2$. A medida que β se varía hacia al valor de bifurcación $\beta = 0$, ambos equilibrios comienzan a acercarse hasta que en el límite coinciden en un sólo equilibrio no hiperbólico $y = 0$, para luego desaparecer cuando $\beta > 0$, dejando el sistema sin puntos de equilibrios.

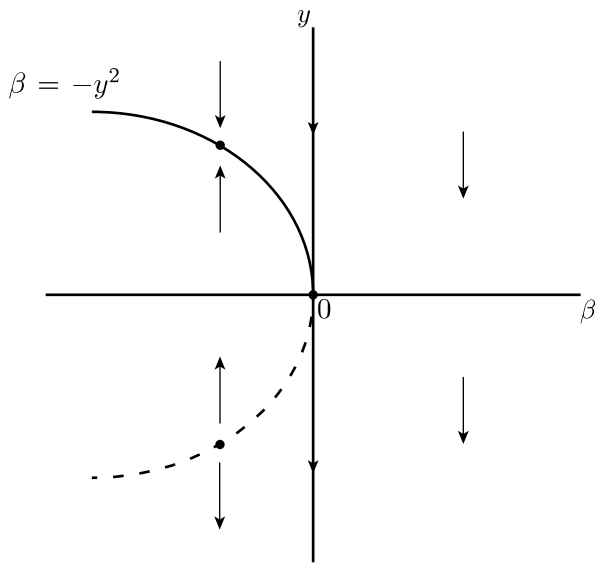


Figura 2.11: Diagrama de bifurcación Silla-Nodo en el plano (β, y) con valor de bifurcación $\beta = 0$ para la forma normal $\dot{y} = \beta + y^2$.

2.4.3. Bifurcación Transcrítica

La bifurcación Transcrítica corresponde al intercambio de estabilidad de puntos de equilibrio. Esta bifurcación también ocurre cuando $\lambda_1 = 0$, pero requiere otras condiciones de genericidad. Es típica de sistemas donde siempre hay un punto de equilibrio presente sin importar el valor de los parámetros.

Teorema 2.4.2. *Sea el sistema unidimensional*

$$\dot{x} = f(x, \alpha),$$

con f suave, $x \in \mathbb{R}$ y $\alpha \in \mathbb{R}$ con equilibrio $x = 0$ para un valor de bifurcación $\alpha = 0$. Supongamos que se satisfacen las siguientes condiciones,

(T.1) $f(0, 0) = 0$,

(T.2) $\lambda = f_x(0, 0) = 0$,

(T.3) $f_{xx}(0, 0) \neq 0$,

(T.4) $f_{x\alpha}(0, 0) \neq 0$.

Entonces existe un cambio de coordenadas invertible y un cambio de parámetros que transforman el sistema en la forma normal topológica de una bifurcación Transcrítica

$$\dot{y} = \beta y \pm y^2$$

en una vecindad de $(x, \alpha) = (0, 0)$. *Se pueden ver más detalles de este teorema y su demostración en [28].*

Esta forma normal tiene un diagrama de bifurcación como se muestra en la figura 2.12 en el plano (β, y), para el caso de la forma normal $\dot{y} = \beta y - y^2$. Para $\beta < 0$ existen dos ramas de equilibrios, una estable (superior) y otra inestable (inferior), determinados por la ecuación $y = \beta$ e $y = 0$. A medida que el parámetro β se varía hacia el valor de bifurcación $\beta = 0$, los equilibrios se acercan hasta coincidir en un punto no hiperbólico en el límite $\beta = 0$, para luego intercambiar su estabilidad para valores de $\beta > 0$, es decir, la rama superior ahora es inestable y la rama inferior es estable.

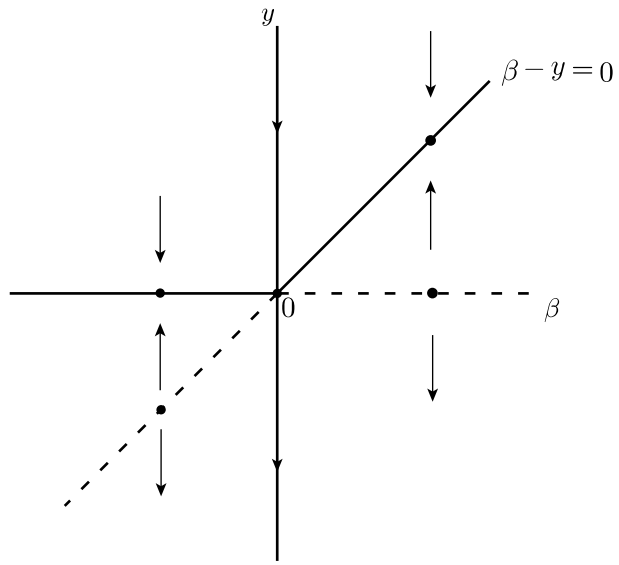


Figura 2.12: Diagrama de bifurcación Transcrítica en el plano (β, y) con valor de bifurcación $\beta = 0$ para la forma normal $\dot{y} = \beta y - y^2$.

2.4.4. Bifurcación de Hopf

La bifurcación de Hopf asegura la aparición o desaparición de un ciclo límite infinitesimal que rodea un equilibrio. La aparición de dos valores propios complejos conjugados hacen que este equilibrio sea un foco, el cual se vuelve no hiperbólico cuando los valores propios son de la forma $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$ con $\omega_0 > 0$. Para que esta bifurcación ocurra se necesita que la dimensión del sistema sea mayor o igual a 2.

Para saber si ocurre una aparición o desaparición de un ciclo límite, se necesita definir el **primer coeficiente de Lyapunov**. Considere un sistema bidimensional de la forma

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\omega_0 \\ \omega_0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(x, y; 0) \\ g(x, y; 0) \end{pmatrix},$$

con $f(0) = g(0) = 0$ y $Df(0) = Dg(0) = 0$. Entonces el **primer coeficiente de Lyapunov** [29, 32] está definido por

$$\ell_1(0) = \frac{1}{16}(f_{xxx} + f_{xyy} + g_{xxy} + g_{yyy}) + \frac{1}{16\omega_0}\Big(f_{xy}(f_{xx} + f_{yy}) - g_{xy}(g_{xx} + g_{yy}) - f_{xx}g_{xx} + f_{yy}g_{yy}\Big), \tag{2.12}$$

donde todas las derivadas parciales están evaluadas en (0,0;0).

Teorema 2.4.3. *Sea el sistema bidimensional*

$$\dot{x} = f(x, \alpha),$$

con f suave, $x \in \mathbb{R}^2$ y $\alpha \in \mathbb{R}$ con equilibrio $x = 0$ para un valor de bifurcación $\alpha = 0$. Supongamos que se satisfacen las siguientes condiciones,

(H.1) $f(0, 0) = 0$,

(H.2) $\lambda_{1,2} = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha)$, *donde* $\lambda_{1,2}$ *son los valores propios de la matriz jacobiana* $Df(0, 0)$, *con* $\mu(0) = 0$ *y* $\omega(0) = \omega_0 > 0$,

(H.3) $\ell_1(0) \neq 0$, *donde* $\ell_1(0)$ *es el primer coeficiente de Lyapunov, definido en (2.12),*

(H.4) $\mu'(0) \neq 0$.

Entonces existe un cambio de coordenadas invertible y un cambio de parámetros que transforman el sistema en la forma normal topológica de una bifurcación de Hopf

$$\begin{pmatrix} \dot{y_1} \\ \dot{y_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta & -1 \\ 1 & \beta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} \pm (y_1^2 + y_2^2) \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix},$$

en una vecindad de $(x, \alpha) = (0, 0)$. Se pueden ver más detalles de este teorema y su demostración en [28].

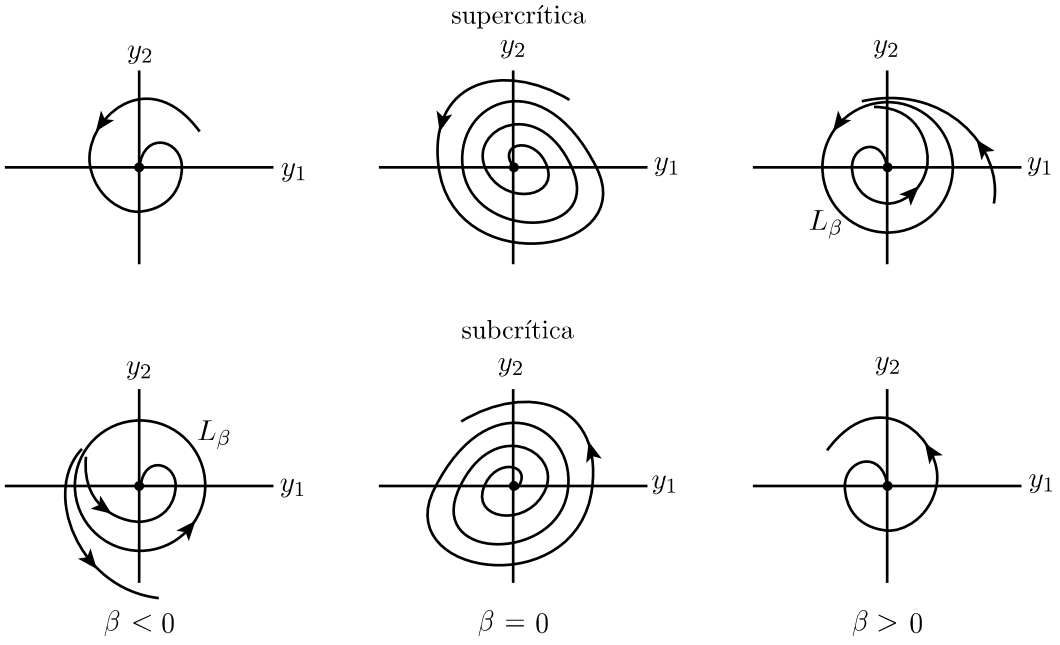


Figura 2.13: Bifurcación de Hopf supercrítica (arriba) y subcrítica (abajo) en el plano (y_1, y_2).

Esta forma normal tiene un espacio de fase de la bifurcación como se muestra en la figura 2.13 en el plano (y_1, y_2), para el caso supercrítica $\ell_1(0) < 0$ y subcrítica $\ell_1(0) > 0$. En el caso de una bifurcación de Hopf supercrítica, existe un ciclo límite L_β para valores positivos de β, es decir, después de la bifurcación en $\beta = 0$. En caso contrario se dice que la bifurcación de Hopf es subcrítica y el ciclo L_β existe para valores negativos de β.

2.4.5. Bifurcaciones Homoclínica y Heteroclínica

Hasta ahora, hemos visto bifurcaciones locales, como lo son la bifurcación silla-nodo, transcrítica y de Hopf. Las bifurcaciones homoclínicas y heteroclínicas son bifurcaciones globales y son caracterizadas por la falta de transversalidad entre la variedad estable e inestable de órbitas periódicas o de equilibrios.

Diremos que dos variedades $M, N \subset \mathbb{R}^n$ se **interceptan transversalmente** si existen n vectores linealmente independientes, tal que cada uno sea tangente a al menos una de estas variedades en cualquier punto de intersección (ver figura 2.14). Es decir

$$\begin{aligned} M \pitchfork N &\iff T_xN + T_xM \simeq \mathbb{R}^n \quad \forall x \in M \cap N \\ &\iff \dim(T_xN + T_xM) = n \end{aligned}$$

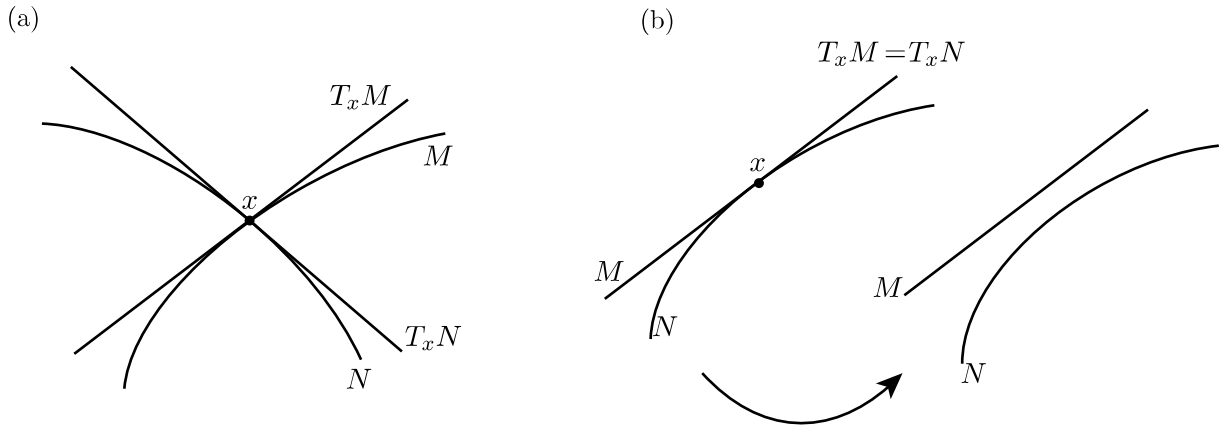


Figura 2.14: (a) Intersección transversal entre variedades M y N. Se muestran sus vectores tangentes T_xM y T_xN en x, respectivamente. (b) Intersección no transversal, bajo pequeñas perturbaciones esta intersección se rompe.

Una intersección transversal persiste bajo pequeñas perturbaciones C^1 de las variedades, en cambio una intersección no transversal se rompe bajo pequeñas perturbaciones. Las bifurcaciones homoclínicas y heteroclínicas no pueden ser detectados de forma exclusiva mediante un análisis lineal de los puntos de equilibrio. Es decir, las bifurcaciones globales involucran cambios topológicos que afectan regiones más grandes del espacio de fase.

Consideremos el sistema dinámico

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \tag{2.13}$$

donde f es de clase C^r, $r \geq 1$.

Definición 2.4.1. *Una órbita Γ_0 que comienza en $x \in \mathbb{R}^n$ es llamada* ***homoclínica*** *a un equilibrio x_0 del sistema (2.13), si $\varphi^t x \to x_0$ a medida que $t \to \pm\infty$.*

Definición 2.4.2. *Una órbita Γ_0 que comienza en $x \in \mathbb{R}^n$ es llamada* ***heteroclínica*** *a los puntos de equilibrio x_1 y x_2 de un sistema de la forma de (2.9), si $\varphi^t x \to x_1$ a medida que $t \to -\infty$ y $\varphi^t x \to x_2$ mientras $t \to \infty$.*

Si x_0 es un punto hiperbólico, es claro que la órbita homoclínica Γ_0 al equilibrio x_0 pertenece al conjunto de la intersección de su variedad estable e inestable:

$$\Gamma_0 \subset W^u(x_0) \cap W^s(x_0)$$

De manera similar, una órbita heteroclínica Γ_0 a equilibrios x_1 y x_2 satisfacen:

$$\Gamma_0 \subset W^u(x_1) \cap W^s(x_2)$$

La figura 2.15 muestra ejemplos de órbitas homoclínicas y heteroclínicas a un punto silla si $n = 2$, mientras que la figura 2.16 muestra algunos ejemplos relevantes para $n = 3$.

Notemos que las definiciones de bifurcaciones heteroclínicas y homoclínicas no requieren que el equilibrio sea hiperbólico. La figura 2.17 muestra, por ejemplo, una órbita homoclínica a un punto silla con un valor propio $\lambda_1 = 0$. Además las órbitas homoclínicas pueden interpretarse como un pulso de onda, mientras que órbitas heteroclínicas se pueden interpretar como frentes de onda.

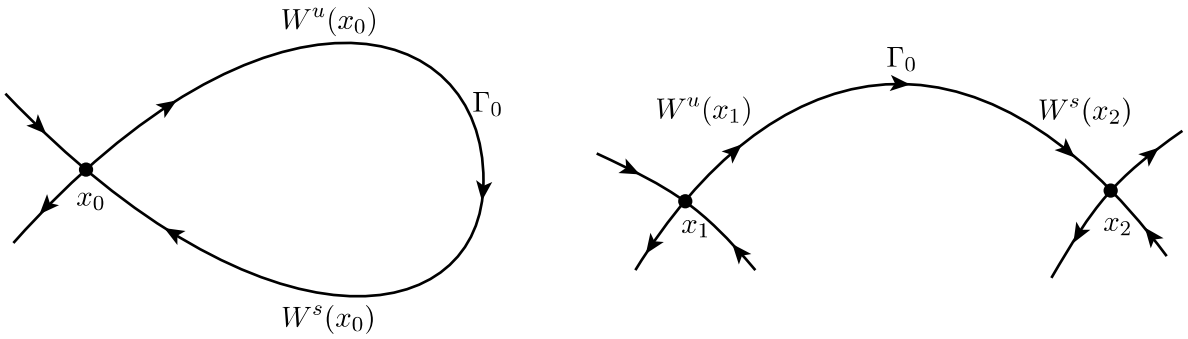


Figura 2.15: Curvas heteroclínica (derecha) y homoclínica (izquierda) para $n = 2$.

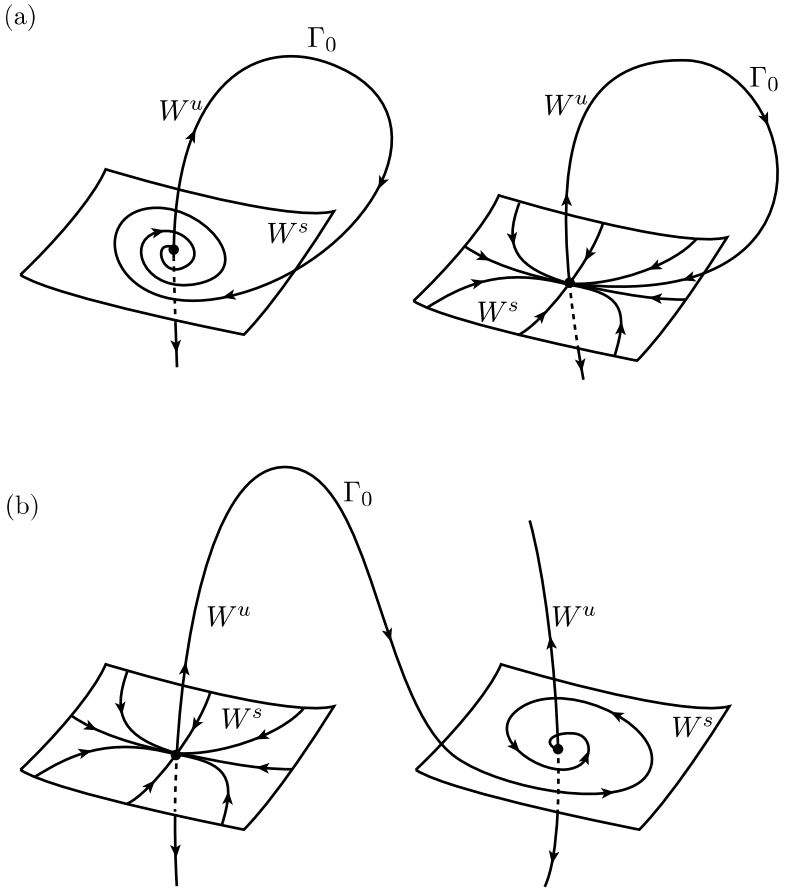


Figura 2.16: (a) Órbita homoclínica a punto silla-foco (izquierda) y órbita homoclínica a punto silla (derecha) para $n = 3$. (b) Curva heteroclínica entre punto silla a punto silla foco para $n = 3$.

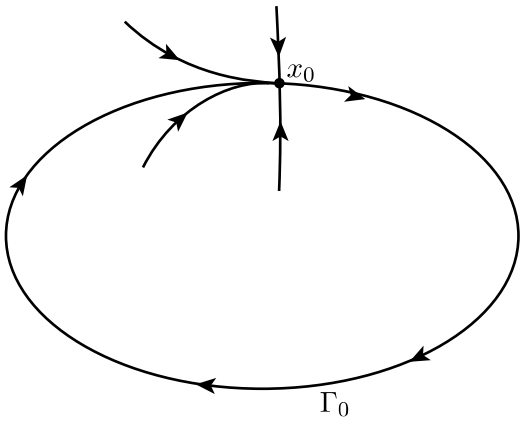


Figura 2.17: Órbita homoclínica Γ_0 a un equilibrio silla-nodo.

2.4.6. Bifurcación Bogdanov-Takens

Las bifurcaciones locales Silla-Nodo, Transcrítica y de Hopf que hemos visto son de codimensión uno. La bifurcación Bogdanov-Takens es una bifurcación local de un punto de equilibrio en una familia de dos parámetros, es decir, es de codimensión dos porque dos parámetros deben variar para que la bifurcación ocurra. Ocurre cuando el equilibrio crítico tiene un valor propio cero de multiplicidad (algebraica) dos. Para que esta bifurcación ocurra se necesita que la dimensión del sistema sea mayor o igual a 2.

Consideremos el sistema planar

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^2, \alpha \in \mathbb{R}^2, \tag{2.14}$$

donde f es de clase C^r, $r \geq 1$. Asumamos que el origen $x = 0$ es un punto de equilibrio con dos valores propios cero en $\alpha = 0$

$$\lambda_{1,2} = 0,$$

tal que la matriz Jacobiana $Df(0,0)$ es nilpotente y diferente de la matriz nula. Para $\alpha = 0$, la ecuación (2.14) puede ser escrita como

$$\dot{x} = Df(0,0)x + F(x), \tag{2.15}$$

donde $F(x)$ contiene todos los términos cuadráticos y de orden superior $\mathcal{O}(||x^2||)$. La matriz $Df(0,0)$ tiene un único vector propio linealmente independiente v_1 el cual corresponde al valor propio 0 repetido. Además, podemos encontrar un vector propio generalizado v_2 que es solución de la ecuación

$$Df(0,0)v_2 = v_1.$$

Sea la matriz $P = [v_1\ v_2]$ cuyas columnas son los vectores propios linealmente independientes v_1, v_2. Luego, el cambio de coordenadas

$$y = P^{-1}x, \tag{2.16}$$

es una aplicación que lleva el campo de vectores f a un sistema C^∞-conjugado definido por

$$g = P^{-1} \circ f \circ P. \tag{2.17}$$

En particular, en $\alpha = 0$ el sistema (2.15) toma la siguiente forma

$$\dot{y} = Dg(0,0)y + \left(P^{-1} \circ F \circ P\right)(y), \tag{2.18}$$

donde $Dg(0,0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$.

Expandiendo $\dot{y} = g(y)$ como una serie de Taylor con respecto a $y = (y_1, y_2)$ alrededor de $(y_1, y_2) = (0,0)$, obtenemos

$$\begin{aligned}
\dot{y_1} &= y_2 + a_{00}(\alpha) + a_{10}(\alpha)y_1 + a_{01}(\alpha)y_2 + \frac{1}{2}a_{20}(\alpha)y_1^2 + a_{11}(\alpha)y_1y_2 + \frac{1}{2}a_{02}(\alpha)y_2^2 + \mathcal{O}(||y||^3), \\
\dot{y_2} &= b_{00}(\alpha) + b_{10}(\alpha)y_1 + b_{01}(\alpha)y_2 + \frac{1}{2}b_{20}(\alpha)y_1^2 + b_{11}(\alpha)y_1y_2 + \frac{1}{2}b_{02}(\alpha)y_2^2 + \mathcal{O}(||y||^3),
\end{aligned}$$

donde los coeficientes $a_{ij}(\alpha)$ y $b_{ij}(\alpha)$ son funciones suaves que pueden ser encontradas a partir de (2.14), (2.16) y (2.17). En particular para $\alpha = 0$, a partir de (2.15) y (2.18), tenemos que $a_{00}(0) = a_{10}(0) =$

$a_{01}(0) = b_{00}(0) = b_{10}(0) = b_{01}(0) = 0$. Con esta configuración, se puede demostrar el siguiente resultado para la forma normal de la bifurcación Bogdanov-Takens:

Teorema 2.4.4. *Supongamos que el sistema (2.14) tiene un equilibrio $x = 0$ para un valor de bifurcación $\alpha = 0$. Supongamos que las siguientes condiciones se satisfacen,*

(BT.1) $\lambda_{1,2} = 0$, *donde* $\lambda_{1,2}$ *son los valores propios de la matriz jacobiana* $Df(0,0)$ *no nula,*

(BT.2) $f_x(0,0) \neq 0$,

(BT.3) $a_{20}(0) + b_{11}(0) \neq 0$,

(BT.4) $b_{20}(0) \neq 0$,

(BT.5) la transformación

$$(x, \alpha) \mapsto (f(x,\alpha), tr\left(Df(x,\alpha)\right), det\left(Df(x,\alpha)\right)),$$

es regular en el punto $(x, \alpha) = (0, 0)$.

Entonces existe un cambio de coordenadas invertible y un cambio de parámetros que transforman el sistema en la forma normal topológica de una bifurcación Bogdanov-Takens

$$\begin{cases} \dot{y_1} = y_1, \\ \dot{y_2} = \beta_1 + \beta_2 y_1 + y_1^2 + s y_1 y_2, \end{cases}$$

donde $s = sign[b_{20}(a_{20}(0) + b_{11}(0))] = \pm 1$. *La construcción de esta forma normal no es única. Esta forma normal fue presentada por Bogdanov, mientras que Takens derivó la siguiente forma normal equivalente*

$$\begin{cases} \dot{y_1} = y_2 + \beta_2 y_1 + y_1^2, \\ \dot{y_2} = \beta_1 + s y_1^2 \end{cases}$$

donde $s = \pm 1$. *Se pueden ver más detalles de este teorema y su demostración en [28].*

En una vecindad de $(x, \alpha) = (0, 0)$ la forma normal de la bifurcación Bogdanov-Takens dada por

$$\begin{cases} \dot{y_1} = y_1, \\ \dot{y_2} = \beta_1 + \beta_2 y_1 + y_1^2 - y_1 y_2, \end{cases}$$

tiene un diagrama de bifurcación como se muestra en la figura 2.18 en el plano (β_1, β_2), donde H corresponde a una curva de bifurcación de Hopf supercrítica, P corresponde a una curva de bifurcación homoclínica, T_+ y T_- son curvas de bifurcación Silla-Nodo. En la región 1, para valores de parámetro cercanos al valor crítico de bifurcación, el sistema no tiene puntos de equilibrio pero al pasar por una curva de bifurcación Silla-Nodo (T_-) aparecen dos equilibrios un punto silla y un atractor (repulsor) en la región 2. El equilibrio atractor (repulsor) pasa por una bifurcación de Hopf (H) generando un ciclo límite en la región 3 y cambiando de estabilidad. Este ciclo se degenera en una órbita homoclínica P del punto silla, luego en la región 4 la órbita homoclínica se rompe y ambos equilibrios colisionan en una bifurcación Silla-Nodo T_+.

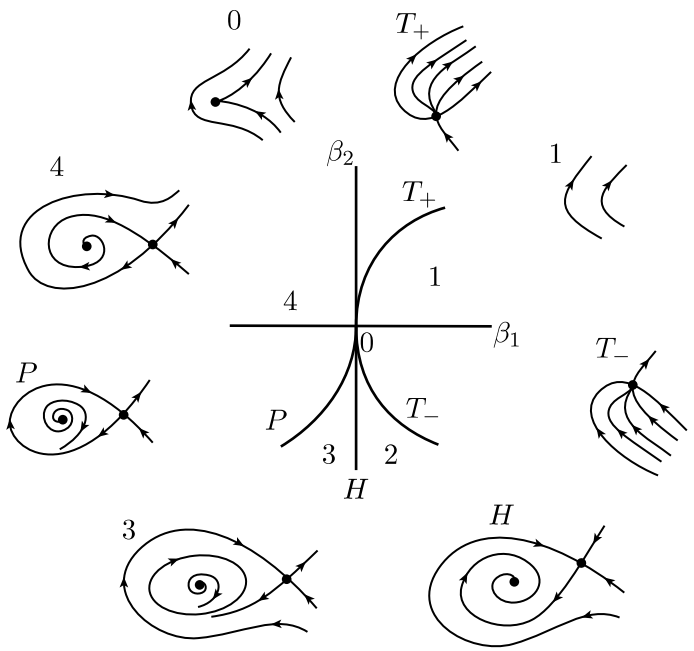


Figura 2.18: Bifurcación de Bogdanov-Takens en el plano (β_1, β_2) para la forma normal de Bogdanov con $s = -1$.

2.5. Conexiones homoclínica y heteroclínica en ecuación de reacción difusión

Las órbitas heteroclínicas y homoclínicas son de importancia en el análisis de sistemas de reacción difusión al utilizar un enfoque de sistemas dinámicos. En particular, son clave para estudiar soluciones del tipo de onda viajera ya que pueden interpretarse como frentes de onda o como un pulso de onda. En esta sección presentaremos un ejemplo que ilustra este concepto.

Este ejemplo se encuentra en [2], donde se desarrolla el caso más simple de una ecuación de difusión no lineal del tipo

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \tag{2.19}$$

Es una extensión natural del modelo de crecimiento logístico de poblaciones cuando la población se dispersa por difusión lineal, que está modelada por la ecuación diferencial parcial

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1-u) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \tag{2.20}$$

donde k y D son parámetros positivos. El modelo (2.20) fue sugerido por Fisher (1937) como una versión determinista del modelo estocástico de la dispersión espacial de un gen en una población. Esta ecuación y sus soluciones de onda viajera se han estudiado ampliamente ([2],[33]), como también la forma más general con una clase de funciones $f(u)$ apropiadas reemplazando a $ku(1-u)$. La ecuación (2.20) es un caso de interés porque es un prototipo unidimensional que admite soluciones de frente de onda viajera, que luego extenderemos en el capítulo 5 al caso de más dimensiones.

En primer lugar, es conveniente reescalar el sistema (2.20), considerando los siguientes cambios de variables

$$t^* = kt, \qquad x^* = x\left(\frac{k}{D}\right)^{1/2}. \tag{2.21}$$

Omitiendo los asteriscos de (2.21) en busca de simplicidad en la notación, (2.20) queda de la forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1-u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \tag{2.22}$$

la cual es la situación espacialmente homogénea. Los estados estacionarios de (2.22) son $u = 0$ y $u = 1$, que son inestables y estables respectivamente. Esto sugiere que debemos buscar soluciones de frente de onda en (2.22) para las cuales $0 \leq u \leq 1$, es decir, buscar órbitas heteroclínicas entre ambos estados; el caso de u negativo no tiene un significado biológico por lo cual no estudiaremos ese caso. Si una solución del tipo de onda viajera existe, entonces puede ser escrita como en (1.4), entonces

$$u(x,t) = U(z), \qquad z = x - ct, \tag{2.23}$$

donde c es la velocidad de la onda. En lo que sigue utilizamos la notación $U(z)$ en vez de $u(z)$ para evitar confusión. Dado que (2.23) es invariante si $x \to -x$, c puede ser tanto negativo como positivo, pero para este ejemplo asumiremos que c es no negativo. Sustituyendo (2.23) en (2.22), tenemos que $U(z)$ satisface

$$U'' + cU' + U(1-U) = 0, \tag{2.24}$$

donde U' y U'' denotan diferenciación con respecto a z una y dos veces, respectivamente. Una solución de frente de onda típica es cuando U en uno de sus extremos (por ejemplo en $z \to -\infty$) se encuentra en un estado de equilibrio, y cuando $z \to +\infty$ está en otro punto de equilibrio. Entonces tenemos un problema de valores propios para determinar para cuál o cuáles valores de c existe una solución no negativa U de (2.24), que satisface

$$\lim_{z\to-\infty} U(z) = 1, \qquad \lim_{z\to+\infty} U(z) = 0.$$

No se abordará el problema de cómo la solución de onda de desplazamiento podría evolucionar a partir de la ecuación diferencial parcial (2.22) con las condiciones iniciales dadas $u(x,0)$. Estudiaremos el modelo (2.24) para U en el espacio de fase (U,V) con $V = U'$, es decir

$$\begin{cases} U' = V, \\ V' = -cV - U(1-U). \end{cases} \tag{2.25}$$

Este sistema tiene dos puntos de equilibrio; (0, 0) y (1, 0). Luego de un análisis de estabilidad lineal, obtenemos que los valores propios λ asociados a los puntos de equilibrio.

1. Los valores propios de (0,0) son

$$\lambda_{0\pm} = \frac{1}{2}\left(-c \pm (c^2-4)^{1/2}\right).$$

Entonces (0,0) es un nodo estable si $c^2 > 4$, y un foco estable para $c^2 < 4$.

2. Los valores propios de (1,0) son

$$\lambda_{1\pm} = \frac{1}{2}\left(-c \pm (c^2+4)^{1/2}\right).$$

Entonces (1,0) es un punto silla.

Si $c \geq 2$ podemos ver que el origen es un nodo estable y el caso particular de $c = 2$ da a lugar a un nodo estable degenerado. Si $c^2 < 4$, el origen es un foco estable, entonces las soluciones oscilan en una vecindad del origen. La figura 2.19 ilustra el espacio de fase para $c^2 > 4$, en donde por argumentos de continuidad, al bosquejar las trayectorias se puede inferir que hay una trayectoria de (1,0) a (0,0) que está completamente contenida en el cuadrante $U \geq 0$ y $U' \leq 0$, con $0 \leq U \leq 1$ para todas las velocidades de onda $c \geq c_{min} = 2$, y en términos del sistema original (2.20), la velocidad de la onda c debe satifacer:

$$c \geq c_{min} = 2(kD)^{1/2}.$$

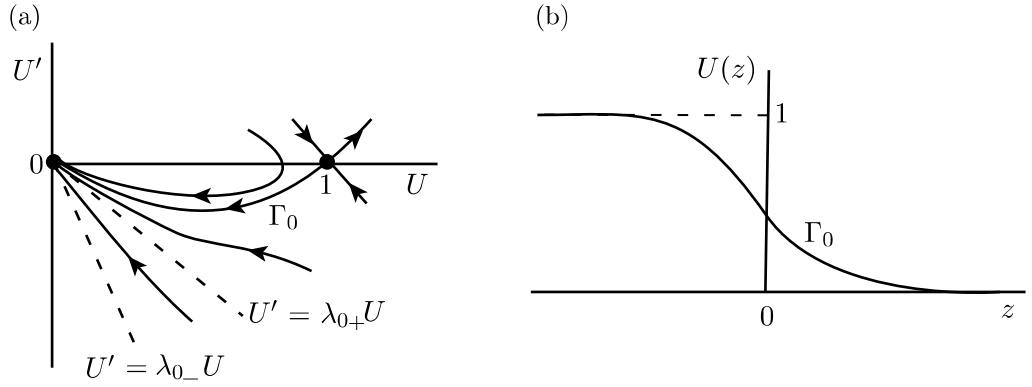


Figura 2.19: (a) Retrato de fase para la ecuación diferencial ordinaria (2.25) con soluciones de onda viajera, aquí $c^2 > 4$. (b) Frente de onda viajera para la ecuación diferencial parcial (2.22), la velocidad de la onda es $c \geq 2$.

La figura 2.19(b) es un bosquejo de una solución de onda viajera típica. Si bien existen ondas viajeras para $c < 2$ éstas no son realistas biológicamente, ya que (0,0) al ser un foco atractor las soluciones espiralean alrededor del origen tomando valores negativos de U.

Pero no todas las condiciones iniciales de $u(x,0)$ de la ecuación original de Fisher-Kolmogoroff (2.20) evolucionarán a una solución de onda viajera y se busca determinar también cual es la velocidad c para la cual este tipo de soluciones existen. Este problema y su generalización ha sido ampliamente estudiado [33] y se ha probado que si $u(x,0)$ tiene un soporte compacto, por ejemplo

$$u(x,0) = u_0(x) \geq 0, \qquad u_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x \leq x_1, \\ 0 & \text{si } x \geq x_2, \end{cases} \tag{2.26}$$

donde $x_1 < x_2$ y $u_0(x)$ es continuo en $x_1 < x < x_2$, entonces la solución $u(x,t)$ de (2.20) evoluciona a una solución de frente de onda $U(z)$ con $z = x - 2t$. Es decir, evoluciona a la solución de onda con velocidad mínima $c_{min} = 2$. Para condiciones iniciales diferentes de (2.26) la solución depende en el comportamiento de $u(x,0)$ cuando $x \to \pm\infty$.

Por otro lado, de manera mas general, consideremos ahora que (2.19) tiene dominio $x_1 \leq x \leq x_2$, con condiciones de frontera tipo Neumann cero, es decir

$$u_x(x_1, t) = u_x(x_2, t) = 0.$$

Entonces $u(x, t)$ es constante en la frontera. Si buscamos soluciones de tipo onda viajera utilizando (2.23), tenemos que

$$\begin{aligned} u(x_1, t) = U(z) = p_1, \qquad & z = x_1 - ct, \ \forall t, \\ u(x_2, t) = U(z) = p_2, \qquad & z = x_2 - ct, \ \forall t. \end{aligned}$$

Donde p_1 y p_2 son puntos de equilibrio en el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias asociado. Una órbita heteroclínica desde p_1 a p_2 corresponde a una solución de frente de onda en (2.19). Dada una condición inicial $U(0) = U_0$ en la órbita heteroclínica, por definición

$$\begin{aligned} U_0 \to p_1, \qquad & z \to -\infty, \\ U_0 \to p_2, \qquad & z \to +\infty. \end{aligned}$$

Entonces, por el cambio de variable (2.23) cuando la variable independiente $t \to -\infty$, entonces $z \to +\infty$. Lo mismo sucede cuando $t \to +\infty$, entonces $z \to -\infty$. Luego, la solución $u(x, t)$ en (2.19) de tipo de onda viajera es

$$\begin{aligned} u(x, t) = U_0, \qquad & x - ct = 0, \\ u(x, t) \to p_2, \qquad & t \to -\infty, \\ u(x, t) \to p_1, \qquad & t \to +\infty. \end{aligned}$$

Es decir, la órbita heteroclínica (frente de onda) corresponde a una solución $u(x, t)$ que pasa por U_0, yendo desde el estado estacionario p_2 hasta p_1.

Volviendo al ejemplo de la ecuación de Fisher-Kolmogoroff (2.20), podemos ver que tiene una solución del tipo de frente de onda uniendo los puntos estacionarios 0 con 1 considerando $t > 0$, como se muestra en la figura 2.19 en el panel (b) para $z > 0$. Este frente de onda corresponde a una órbita heteroclínica entre los equilibrios 1 a 0 para $z > 0$, como vemos en la figura 2.19 en el panel (a). Otros tipos de soluciones de onda viajera son los pulsos de onda, los cuales corresponden a órbitas homoclínicas, además también tenemos ondas periódicas, las cuales corresponden a órbitas periódicas, que cumplen las condiciones:

$$\begin{aligned} U(z) &= U(x + T), \qquad \forall z, \\ u(x - ct) &= u(x - ct + T), \quad \forall x, t. \end{aligned}$$

Capítulo 3

Métodos numéricos para el cálculo de variedades invariantes

Las variedades estables son de vital importancia para separar diferentes cuencas de atracción y son clave para comprender el comportamiento global de un sistema. Además, en el capítulo 2 se presentó la importancia de encontrar órbitas heteroclínicas uniendo dos puntos de equilibrio, ya que se pueden interpretar como frentes de onda y se caracterizan por la intersección de variedades estables e inestables de diferentes puntos de equilibrio. Por otro lado, las órbitas homoclínicas pueden asociarse a un pulso de onda y se caracterizan por la intersección de variedades estables e inestables de un mismo punto de equilibrio. Todos estos conceptos tienen en común que son objetos globales que normalmente no tienen expresiones analíticas, por lo que deben encontrarse numéricamente.

Además, hoy en día existen varios métodos computacionales para encontrar las bifurcaciones de codimensión uno y dos con alta precisión. Estos métodos se implementan en paquetes de software estándar tales como AUTO [34], CONTENT [35] y MATCONT [36] que permiten encontrar puntos de bifurcación numéricamente y verificar las condiciones de genericidad y transversalidad de bifurcaciones, mediante el monitoreo de funciones test adecuadas en sus rutinas. De esta manera, uno puede detectar y continuar una bifurcación de interés en el espacio de parámetros.
Estos mismos softwares de continuación, como característica estándar, también pueden encontrar una órbita homoclínica y luego continuarla en (al menos dos) parámetros. Un enfoque es encontrar una órbita periódica con periodo suficientemente grande T, el cual puede ser continuado en dos parámetros como una aproximación de una órbita homoclínica. Un método numérico más confiable es representar la órbita homoclínica en sí misma como un segmento de órbita que comienza cerca del equilibrio p a lo largo del espacio propio inestable $E^u(p)$ y termina cerca del equilibrio en el espacio propio estable $E^s(p)$. Este método está implementado en HOMCONT [37] extensión de AUTO. HOMCONT también contiene varias funciones test que permiten detectar y luego continuar (en al menos tres parámetros) bifurcaciones globales de estas órbitas de codimensión hasta dos. Además, los métodos basados en el método de Lin [38] permiten encontrar incluso órbitas homoclínicas y heteroclínicas más complicadas con varios retornos cercanos a una vecindad del equilibrio u órbita periódica.

Para el resto de este capítulo, consideremos el campo de vectores

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \tag{3.1}$$

donde $x \in \mathbb{R}^n$, $\alpha \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros, y f es de clase C^r, $r \geq 1$. Supongamos que el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio p tipo silla hiperbólico, cuyos valores propios asociados son $\lambda_1^s, \ldots, \lambda_{n-1}^s > 0$ estables y $\lambda_n < 1$ inestable. Es decir, la dimensión de su variedad invariante estable es $n-1$ y la dimensión de la variedad inestable es uno.

Si bien las variedades estables e inestables unidimensionales de campos de vectores son curvas que se pueden encontrar fácilmente mediante la integración a partir de una condición inicial, el cálculo de variedades globales invariantes de dimensión dos (o superior) sigue siendo bastante desafiante. El desarrollo de herramientas computacionales para su cálculo ha sido un área de investigación activa últimamente, ver por ejemplo los estudios [39, 40]. Particularmente, el método para calcular variedades globales invariantes bidimensionales de manera precisa ha sido presentado en [41] el año 2011, que consiste en la continuación de segmentos de órbita que son definidas como soluciones de problemas de valor en la frontera (*boundary value problems* BVP) adecuados.

Consideramos una función

$$u \ : \ [0,1] \mapsto \mathbb{R}^3, \tag{3.2}$$

que satisface la ecuación diferencial

$$u'(t) = Tf(u(t)). \tag{3.3}$$

Notemos que (3.3) es simplemente una versión equivalente de (3.1) después de un reescalamiento del tiempo. En (3.3) el tiempo de integración en un segmento de órbita es siempre 1. Entonces, el tiempo de integración del sistema (3.1) aparece como un parámetro explícito T en (3.3). La función u representa un único segmento de órbita de (3.3), siempre que se especifiquen condiciones de borde adecuadas en uno o en ambos extremos $u(0)$ y $u(1)$.

Particularmente, uno de los softwares que utilizaremos en este memoria es AUTO, que resuelve problemas de valor en la frontera usando el método de colocación ortogonal con polinomios por partes [39, 42]. Luego este método fue implementado para CONTENT, MATCONT, y otros paquetes de softwares [41]. Este método es muy preciso y permite la selección de una malla adaptativa.
La malla con $N+1$ puntos se define como

$$\{0 = t_0 < t_1 < \cdots < t_N = 1\},$$

con $N \in \mathbb{N}$ y

$$h_j = t_j - t_{j-1}, \qquad (1 \leq j \leq N).$$

Se define un espacio de polinomios por partes $\mathcal{P}_h^m$ como

$$\mathcal{P}_h^m = \{p_h \in C[0,1] \mid p_h|_{[t_{j-1}, t_j]} \in \mathcal{P}^m\},$$

donde $\mathcal{P}^m$ es el espacio de polinomios de grado menor o igual a m. El método de las colocaciones ortogonales con polinomios por partes consiste en encontrar los polinomios $p_h \in \mathcal{P}_h^m$, tal que la función u es representada por éstos polinomios en los intervalos de una malla con $N+1$ puntos t_j, $j = 0, \ldots N$, donde $u(0)$ y $u(1)$ son el primero y último punto de malla, respectivamente. Se requiere que la ecuación diferencial (3.3) se satisfaga en ciertos puntos interiores de los intervalos de la malla, llamados puntos de Gauss. En conjunto con las restricciones de continuidad y las condiciones de borde, se obtiene un

conjunto de ecuaciones que determina todos los coeficientes $(m+1) \times N$ de los polinomios y el tiempo de integración T de forma única. Existe un análisis de error riguroso que muestra el orden (en términos del tamaño máximo de malla) en el que la solución aproximada converge al segmento de la órbita verdadera; ver [39] para más detalles. Si la solución u del BVP es suficientemente suave, entonces el orden de precisión del método de colocaciones es m, es decir, para p_h un polinomio aproximado tenemos que

$$||p_h - u||_\infty = \mathcal{O}(h^m),$$

donde $h = \max h_j$. Para los puntos de malla t_j principales, tenemos superconvergencia

$$\max_j |p_h(t_j) - u(t_j)| = \mathcal{O}(h^{2m}).$$

3.1. Cálculo de variedades mediante continuación de segmentos de órbita

Encontrar la solución para problemas de valores de frontera en dos puntos son una característica clave de softwares de continuación numérica, como AUTO [34], CONTENT [35] y MATCONT [36]. Es posible encontrar y luego seguir una solución de un BVP bien planteado en los parámetros, y se hace un uso extensivo de esta capacidad para el cálculo de variedades invariantes, mediante la definición de BVPs que definen familias de segmentos de órbita de interés. La configuración general puede formularse para campos vectoriales autónomos en cualquier dimensión espacial, pero nos restringiremos aquí al caso de un espacio de fase con $n = 3$ por simplicidad. Más detalles sobre estos métodos se pueden encontrar en [39, 40]. Más específicamente, consideramos la función (3.2) que satisface la ecuación diferencial (3.3).

Una vez que se ha encontrado una solución numérica del BVP asociada a (3.3), se puede seguir fácilmente en un parámetro del sistema con el método de continuación de *pseudo-arclength* estándar [39]. De hecho, esta es la técnica estándar en AUTO , CONTENT y MATCONT para la continuación de una órbita periódica, que se representa como una solución de (3.3) sujeta a la condición de frontera $u(0) = u(1)$ (más una condición de fase), en cuyo caso el parámetro es el período T. De manera similar, una órbita homoclínica se representa en la extensión HOMCONT de AUTO como una solución de (3.3) sujeta a las condiciones de frontera $u(0) \in E^u(p)$ y $u(1) \in E^s(p)$ (nuevamente, más una condición de fase), donde T debe ser suficientemente grande para garantizar la precisión de la representación [43].

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

Ahora explicaremos como se puede calcular una parte relevante de la variedad estable $W^s(p)$ de dos dimensiones, independientemente de si esta variedad está involucrada en una bifurcación global o no. La idea general de este método es aprovechar el Teorema de la Variedad Estable enunciado en el capítulo 2, sección 2.3, el cual dice que $W^s(p)$ es tangente en p al espacio propio lineal $E^s(p)$, entonces podemos representar una parte de interés de $W^s(p)$ por una familia de segmentos de órbitas de un parámetro (de longitud suficiente), cuyo punto final se encuentra en el espacio propio $E^s(p)$ y a una distancia $\delta > 0$ suficientemente cerca de p para obtener una buena aproximación. Más formalmente, la familia se parametriza mediante una subvariedad unidimensional adecuada en $E^s(p)$, donde es conveniente

distinguir entre los casos en que los autovalores estables λ_1^s y λ_2^s son complejos o reales. Cuando λ_1^s y λ_2^s son complejos conjugados, entonces necesitamos que

$$u(0) = p + \delta v, \tag{3.4}$$

donde $v \in E^s(p)$ es un vector fijo de norma 1. Notemos que, siempre necesitaremos que la condición de borde del punto final $u(1)$ (inicial $u(0)$ si es una variedad inestable) se encuentre en $E^s(p)$, lo que significa que el tiempo total de integración de T en (3.4) de u debe ser negativo en (3.4).

Como se puede ver en la figura 3.1(a), el parámetro δ parametriza una familia de órbitas $\{u_\delta(t),\ t \in [0,1]\}_\delta$ que están en $W^s(p)$, siempre que δ sea lo suficientemente pequeño para asegurar que $E^s(p)$ es una representación precisa de $W^s(p)$ localmente cerca de p.

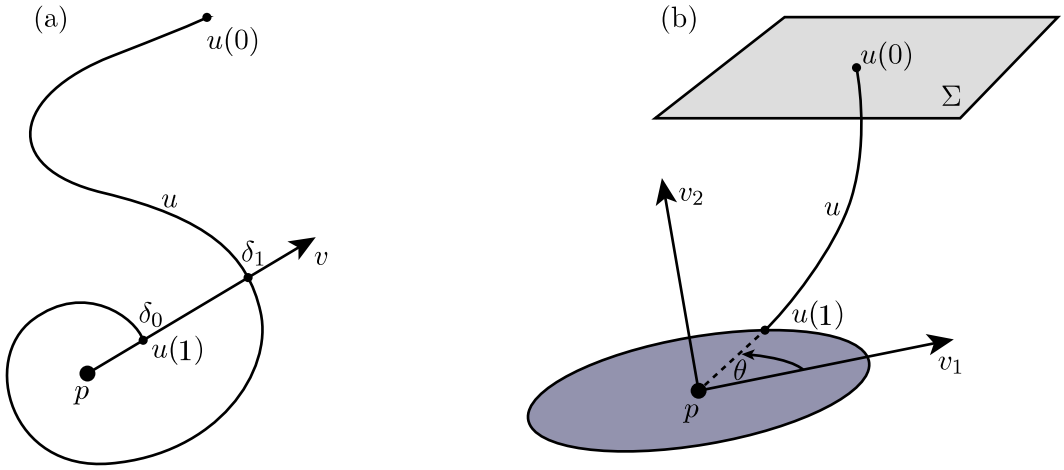


Figura 3.1: Bosquejo de un segmento de órbita u terminando cerca de un equilibrio p con valores propios complejos (a) y con valores propios reales (b). La segunda condición de borde puede dejarse libre o restringirse para quedar en una subvariedad bidimensional Σ.

Debido a la naturaleza en espiral de la dinámica en $W^s(p)$ cerca de p, es suficiente variar δ en un intervalo fijo pequeño $[\delta_0, \delta_1)$. Aquí δ_1 puede ser encontrado por la intersección entre la continuación del punto final $u(1)$ con el vector v. Notemos que el intervalo $[\delta_0, \delta_1)$ define un dominio fundamental en el vector v, es decir que cada órbita en la aproximación de $W^s(p)$ lo intercepta exactamente una vez. La condición de frontera de (3.4) también se puede usar para calcular una variedad estable (o inestable) de una órbita periódica tipo silla.

La estrategia para el cálculo de esta familia de órbitas que aproximan a $W^s(p)$ por continuación en AUTO se puede dividir en dos pasos generales:

i. Especificar una órbita inicial, con punto final a una distancia δ_0 de p en la dirección de v. Ésta órbita inicial u_{δ_0} se encuentra mediante continuación en el tiempo de integración T, suficientemente grande para obtener la representación de la sección deseada de W^s, y se monitorea su segunda intersección con el vector v para obtener δ_1, tal como se ve en la figura 3.1(a).

ii. La colección de segmentos de órbita se obtiene al fijar el tiempo de integración T y continuando u_{δ_0} en δ sobre el intervalo $[\delta_0, \delta_1)$.

A veces es conveniente especificar otras condiciones de borde para el punto inicial $u(0)$, por ejemplo con una longitud de arco L fija. Esto se puede lograr monitoreando una función definida por

$$L = T \int_0^1 ||f(u(s))||ds.$$

Entonces, ahora en el paso **i.** la continuación para la órbita inicial es en los parámetros (T, L), la cual se detiene para un L especificado. Luego en el paso **ii.** se fija el parámetro L dejando libre T, entonces la continuación de u_{δ_0} es en los parámetros (δ, T).

Otra estrategia para definir el punto inicial, es definir una segunda condición de frontera, dada por

$$F(u(0)) = F^*,$$

donde $F^* \in \mathbb{R}$ es un parámetro fijo. Entonces ahora la segunda condición de frontera se obtiene restringiendo $u(0)$ a una subvariedad $\Sigma = \{x \in \mathbb{R}^n \ : \ F(x) = 0\}$, como en la figura 3.1(b).

Ahora en el paso **i.** la continuación para la órbita inicial es en los parámetros (T, F^*), la cual se detiene cuando $u(0)$ se encuentra en Σ, es decir cuando $F^* = 0$. Luego en el paso **ii.** se fija el parámetro F^* dejando libre T, entonces la continuación de u_{δ_0} es en los parámetros (δ, T).

Cuando λ_1^s y λ_2^s son reales, entonces necesitamos que

$$u(1) = p + \delta \left(\cos(\theta) \frac{v_1}{|\lambda_1^s|} + \sin(\theta) \frac{v_2}{|\lambda_2^s|} \right). \tag{3.5}$$

El parámetro $\theta \in [0, 2\pi)$ define un dominio fundamental que parametriza una familia de órbitas $\{u_\theta(t), \ t \in [0, 1]\}_\theta$ que aproximan $W^s(p)$, mediante una elipse en $E^s(p)$. Las órbitas u_θ interceptan la elipse exactamente una sóla vez para cada θ fijo. Ver figura 3.1(b).

Tomando una elipse en lugar de un círculo para las condiciones de borde, nos ayuda en los cálculos ya que se ajusta a las diferentes tasas de crecimiento de las órbitas cerca de p. Observamos que es preferible usar la condición de frontera (3.3) en vez de (3.5) cuando los valores propios son complejos conjugados, porque es difícil elegir una elipse en $E^s(p)$ a la cual el flujo (en espiral) es transversal. Para la mayoría de las elipses vamos a poder encontrar 4 puntos donde el flujo en espiral es tangente a la elipse, lo que significa que partes de la variedad se están cubriendo 2 veces cuando θ recorre $[0, 2\pi)$. Esto es un problema que puede evitarse completamente por las condiciones de borde de (3.3), ya que un flujo que espiralea es transversal a cualquier vector $v \in E^s(p)$.

La estrategia para el cálculo de esta familia de órbitas que aproximan $W^s(p)$ por continuación en AUTO es análogo que para el caso de valores propios complejos, con la diferencia de que ahora en el paso **i.** la órbita inicial u_{θ_0} con $\theta_0 \in [0, 2\pi]$ se encuentra sobre la elipse definida por (3.5) y no es necesario monitorear una segunda intersección. Además, las estrategias para especificar otras condiciones de borde para el punto inicial $u(0)$ son exactamente las mismas que las descritas anteriormente.

3.3. Tolerancias

Para esta memoria en general se utilizó el software AUTO , para el cual se deben 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 solución con el método Newton/Chord 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 [39, 44] es de 8 cuando se trata de la búsqueda de soluciones especiales precisas, como bifurcaciones. Además, después de 3 iteraciones por el método de Newton [44], el jacobiano se congela, es decir, AUTO usa el método de Newton completo para las primeras 3 iteraciones y el método Chord [44] para la iteración 4 hasta la iteración 7. Después de la última iteración, el paso se ajustó con la mitad del tamaño. Esto se repitió hasta alcanzar convergencia.

Capítulo 4

Cuencas de atracción en un modelo de depredación con doble efecto Allee

Una de las preguntas clave en dinámica de población es determinar las condiciones para la supervivencia (o extinción) de poblaciones. En este capítulo investigamos la naturaleza del umbral Allee y cuencas de atracción en un modelo de depredación con doble efecto Allee sobre las presas y un comportamiento competitivo para los depredadores. Esto corresponde a identificar las cuencas de atracción $\mathcal{B}(\mathbf{A})$ de conjuntos atractores $\mathbf{A}$ relevantes en el sistema. Esto implica encontrar y caracterizar las fronteras de las cuencas correspondientes en el espacio de fase. Típicamente esto es un gran reto dado que los objetos que actúan como frontera entre dos cuencas diferentes son variedades invariantes de un sistema, los que pueden pasar por cambios topológicos en bifurcaciones. Para ésto, se hace un uso extenso de herramientas analíticas de la teoría de sistemas dinámicos y análisis de bifurcaciones con herramientas computacionales para determinar el diagrama de bifurcación completo. Las bifurcaciones locales de este modelo incluyen silla-nodo, transcrítica y bifurcación de Hopf, mientras que los fenómenos globales incluyen bifurcaciones homoclínicas, conexiones y ciclos heteroclínicos. Identificamos el umbral Allee, el cual es o bien un ciclo límite, una órbita homoclínica, conexión heteroclínica o una variedad estable de un equilibrio. Esta estrategia basada en bifurcaciones y análisis de variedades invariantes nos permite identificar los mecanismos matemáticos que producen los reordenamientos de separatrices en el espacio de fase. De esta manera, podemos dar una explicación geométrica total de cómo el umbral Allee y las cuencas de atracción pasan por transiciones críticas. Este enfoque se complementa con un estudio de la dinámica cerca del infinito. De esta manera, determinamos las condiciones tales que las cuencas de atracción son conjuntos acotados o no acotados en el espacio de fase. En general, estos resultados nos permiten mostrar una descripción completa de los retratos de fase, los umbrales de extinción y las cuencas de atracción de nuestro modelo bajo la variación de parámetros. Este trabajo fue publicado en [1].

4.1. Modelo con doble efecto Allee

Se considera un modelo depredador-presa con doble efecto Allee fuerte sobre la población de las presas, con la motivación de estudiar las condiciones para la extinción y supervivencia de las poblaciones. El modelo viene dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\mathbf{X}: \begin{cases} \dot{x} = \dfrac{rx}{x+n}\left(1-\dfrac{x}{k}\right)(x-m) - qxy, \\ \\ \dot{y} = sxy - dy - cy^2. \end{cases} \tag{4.1}$$

Aquí, el tamaño de la población de las presas y depredadores vienen dados por $x(t)$ e $y(t)$, respectivamente, con $t \geq 0$. Estudiamos las soluciones de (4.1) en el primer cuadrante, es decir, $(x(t), y(t)) \in \Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid x \geq 0,\ y \geq 0\}$. Los parámetros $r > 0$ y $s > 0$ representan la tasa de crecimiento intrínseco de las poblaciones x e y respectivamente, $k > 0$ es la capacidad de carga de las presas, $q > 0$ es el consumo máximo per cápita de los depredadores y $d > 0$ es la tasa de mortalidad natural de los depredadores. Por otro lado, $c > 0$ es una tasa de competencia entre depredadores. Por lo tanto, el término $-cy^2$ también denota la existencia de una tasa de muerte dependiente de la densidad, dado por el factor $-cy$ [45]; ver también [46, 2] y sus referencias para más detalle. Finalmente, los parámetros m y n están relacionados con el doble efecto Allee en el modelo y serán explicados más abajo.

El modelo (4.1) presenta efecto Allee sobre la población de las presas [11, 45, 47, 48, 49]. Este fenómeno está caracterizado por una tendencia de la tasa de crecimiento de la población a decrecer bajo cierto nivel crítico [8]. Típicamente, una población con efecto Allee enfrenta dificultades al crecer desde bajas densidades y evitar la extinción. Más aún, la tasa de crecimiento de la población se hace negativa indicando la existencia de un umbral de extinción, más comúnmente conocido como umbral del efecto Allee, el cual la población tiene que superar para poder sobrevivir y evitar la extinción [8, 9, 10]. Entre las causas que pueden generar un efecto Allee en una población se encuentran la dificultad de encontrar parejas fértiles o una baja interacción social [11, 12, 13]. Otras causas incluyen efecto Allee generado por depredación [14, 15, 16, 17, 18]: Para bajas densidades, las poblaciones pueden mostrar dificultad para defenderse o esconderse de los depredadores [19, 20, 21, 22]. En algunos casos dos o más efectos Allee pueden impactar simultáneamente en una única población en un fenómeno que ha sido llamado el doble efecto Allee [12, 23, 24].

En (4.1) el doble efecto Allee viene dado por el término $A(x) = 1 - \dfrac{m+n}{x+n}$, el cual multiplica la expresión de crecimiento logístico clásico en la ecuación de las presas. La forma que tiene $A(x)$ fue propuesta en [50] y representa una mayor tasa de extinción en poblaciones pequeñas que en otros enfoques de modelación; por lo tanto, el término $A(x)$ encaja muy bien con el concepto de dos efectos Allee simultáneos en la misma población.

Los dos efectos Allee en $A(x)$ pueden ser interpretados al reescribir la expresión como un producto de dos factores $A(x) = \dfrac{1}{x+n}(x-m)$, cada uno representando un efecto Allee independiente. El primer factor $(x-m)$, con $0 < m < k$, es la expresión matemática más familiar para indicar un efecto Allee fuerte multiplicativo [46, 51]. En particular, para una población aislada, el parámetro m usualmente se interpreta como el umbral Allee, es decir, la densidad de la población mínima viable que garantiza la supervivencia a largo plazo. Por otro lado, el segundo factor, $\dfrac{1}{x+n}$, representa la presencia de un segundo efecto Allee debido a una fracción $n > 0$ de la población que no es fértil [52, 53]. A medida que el número de miembros estériles n de la población aumenta, la función Allee $A(x)$ decrece y por lo tanto la población tiene mayores dificultades para crecer.

El efecto Allee y sus consecuencias para la ecología y la conservación han sido objeto de investigaciones durante décadas [48, 54], sin embargo, hasta donde sabemos, solo unos pocos trabajos han abordado el tema de múltiples efectos Allee. Por ejemplo, en [24, 53], los autores usan la misma expresión para $A(x)$ que en (4.1) con el objetivo de comparar sus propiedades con los modelos de depredación con

el efecto Allee simple. A su vez, nuestro objetivo en este trabajo es ampliar el análisis para incluir un fenómeno adicional de competencia entre los depredadores y abordar la cuestión de cuáles son los posibles umbrales Allee en el modelo.

De hecho, algunos de los avances recientes más importantes en modelos de población con efecto Allee se centran en la estabilidad de los puntos de equilibrio, el número de ciclos límite y el análisis de bifurcación local [55, 56, 57, 58]. Sin embargo, hasta donde sabemos, solo unos pocos trabajos han investigado las características de los umbrales Allee y las cuencas de atracción y su relación con las bifurcaciones bajo los parámetros del sistema en modelos de depredación [59, 60, 61, 62], y mucho menos en presencia de múltiples efectos Allee. En un modelo bidimensional como (4.1), el objeto matemático que corresponde al umbral Allee es la frontera (unidimensional) de la cuenca del origen. Para el ejemplo específico del modelo (4.1), identificamos tres escenarios posibles: el umbral Allee corresponde a (i) la variedad estable de un equilibrio distinguido en el espacio de fase, (ii) ciclo límite, (iii) o a una órbita homoclínica.

Mediante herramientas analíticas de la teoría de sistemas dinámicos [29] y análisis numérico de bifurcaciones [28, 63] determinamos el diagrama de bifurcación incluyendo bifurcaciones locales y globales. Encontramos tres puntos de codimensión dos que actúan como centros de organización para la dinámica: curvas de bifurcaciónes heteroclínicas, homoclínicas, Hopf, silla nodo y transcrítica emanan de estos puntos de codimensión dos, y por lo tanto subdividen el espacio de parámetros en varias regiones abiertas con retratos de fase característicos.

Esto nos permite identificar los mecanismos matemáticos en (4.1) que producen reordenamientos de las variedades estables involucradas. De esta forma, podemos dar una explicación geométrica completa de cómo el umbral Allee sufre transiciones críticas. Este enfoque de bifurcaciones es complementado con un estudio de la dinámica cerca del infinito. De esta forma, podemos determinar las condiciones para las cuales las cuencas de atracción son conjuntos acotados o no acotados en el espacio de fase. Estos resultados nos permiten mostrar una descripción completa de los retratos de fase, los umbrales de extinción y cuencas de atracción de (4.1) bajo la variación de parámetros.

4.2. Preliminares

Antes de comenzar un análisis de (4.1), lo transformamos en un sistema polinomial. Ésto es logrado realizando un reescalamiento del tiempo y transformación de coordenadas:

$$(x, y, t) \;\mapsto\; \left(kx, \frac{y}{q}, (x+n)t\right), \tag{4.2}$$

seguido por el siguiente cambio de parámetros

$$(r, n, k, q, s, c, d, m) \mapsto (r, N, k, q, S, C, d, M) := \left(r, \frac{n}{k}, k, q, sk, \frac{c}{q}, d, \frac{m}{k}\right). \tag{4.3}$$

Las transformaciones (4.2) y (4.3) en el sistema (4.1) definen un sistema polinomial en Ω dado por

$$\mathbf{Y}: \begin{cases} \dot{x} = x\left[r(1-x)(x-M) - y(x+N)\right], \\ \\ \dot{y} = y(x+N)(Sx - d - Cy). \end{cases} \tag{4.4}$$

La ventaja de este paso preliminar es que (4.4) es un sistema polinomial que es equivalente a (4.1) en el sentido que las órbitas del sistema $\mathbf{X}$ son llevadas a órbitas del sistema $\mathbf{Y}$ de una manera biunívoca que

preserva la orientación temporal de las soluciones [29, 28]. Más aún, (4.4) tiene un vector de parámetros reducido, de seis parámetros positivos (r, N, S, d, C, M), que también hace que sea más fácil de analizar. Notemos que ahora $0 < M < 1$. Por lo tanto, por simplicidad, denotamos el nuevo espacio de parámetros como $\Lambda := \mathbb{R}^5_+ \times]0, 1[$: en particular todos los parámetros son positivos.

4.3. Las soluciones son acotadas y no negativas

De ahora en adelante trataremos el sistema $\mathbf{Y}$ como un campo vectorial en Ω. La restricción de $\mathbf{Y}$ a lo largo del eje x viene dado por $\mathbf{Y}(x, 0) = (xr(1-x)(x-M), 0)^\top$, que define un flujo estrictamente horizontal. Similarmente, a lo largo del eje y tenemos que $\mathbf{Y}(0, y) = (0, -yN(Cy + d))^\top$, el cual es un flujo estrictamente vertical. Por lo tanto, el campo vectorial $\mathbf{Y}$ es invariante a lo largo de los ejes coordenados. Por lo tanto, cada órbita de $\mathbf{Y}$ en el interior del primer cuadrante se mantiene dentro de esta región abierta, y las soluciones que comienzan en el primer cuadrante se mantienen no negativas. Más aún, es fácil ver que ninguna trayectoria a lo largo de los ejes coordenados converge al infinito cuando el tiempo avanza.

Ahora nuestro objetivo es demostrar que ninguna trayectoria en el interior del primer cuadrante converge al infinito a medida que el tiempo avanza. Para hacer esto, es suficiente estudiar el comportamiento de las soluciones de $\mathbf{Y}$ en el infinito a medida que $x, y \to \infty$ por medio de la compactificación de Poincaré [51, 55].

Para estudiar las soluciones cuando $x \to \infty$ consideramos la transformación de coordenadas y el reescalamiento del tiempo dado por

$$(x, y, t) \longmapsto \left(\frac{1}{\hat{u}}, \frac{\hat{v}}{\hat{u}}, \hat{u}^2 t\right), \quad \hat{u} > 0, \hat{v} \geq 0. \tag{4.5}$$

De esta manera, la transformación (4.5) define el siguiente sistema

$$\mathbf{Y}_{\hat{u}\hat{v}} : \begin{cases} \dot{\hat{u}} = \hat{u}\left[r(\hat{u}-1)(M\hat{u}-1) + \hat{v}(N\hat{u}+1)\right]; \\ \\ \dot{\hat{v}} = \hat{v}\left[r(\hat{u}-1)(M\hat{u}-1) + (N\hat{u}+1)(S - d\hat{u} + \hat{v} - C\hat{v})\right]. \end{cases} \tag{4.6}$$

Las órbitas de $\mathbf{Y}$ en el infinito a medida que $x \to \infty$ pueden ser estudiadas al investigar la dinámica de $\mathbf{Y}_{\hat{u}\hat{v}}$ en la recta invariante $\hat{u} = 0$ para $v \geq 0$. El origen $\mathbf{0}_{\hat{u}\hat{v}} = (0, 0)$ es siempre un punto de equilibrio de (4.6), y cuando $C > 1$, además tenemos el equilibrio $q_C = \left(0, \frac{r+s}{C-1}\right)$. Las matrices Jacobianas asociadas a estos equilibrios son

$$D\mathbf{Y}_{\hat{u}\hat{v}}(\mathbf{0}_{\hat{u}\hat{v}}) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & r+s \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad D\mathbf{Y}_{\hat{u}\hat{v}}(q_c) = \begin{pmatrix} r + \frac{r+s}{C-1} & 0 \\ -\frac{(d+r+Mr+Nr)(r+s)}{C-1} & -(r+s) \end{pmatrix},$$

respectivamente. Por medio del teorema de Hartman-Grobman, es fácil verificar que $\mathbf{0}_{\hat{u}\hat{v}}$ es un repulsor hiperbólico y q_c es una silla hiperbólica. En particular, q_C es un atractor en el eje $\hat{v}$. Los posibles escenarios para el sistema (4.6) se muestran en la figura 4.1.

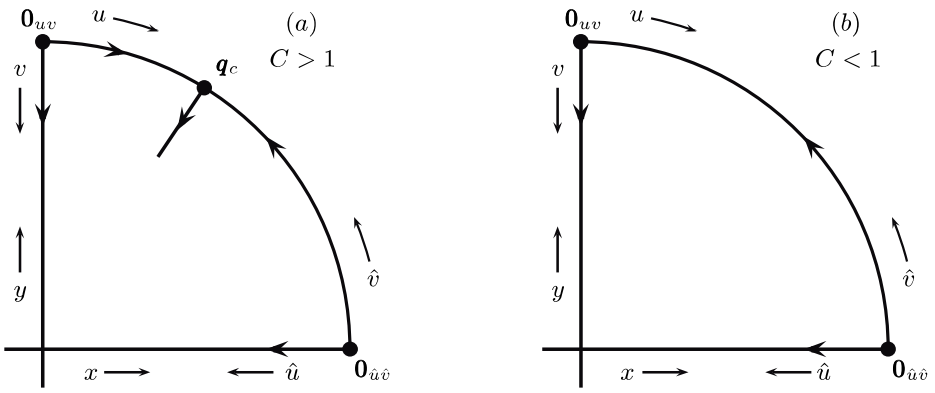


Figura 4.1: Bosquejos de la dinámica local de los equilibrios en el infinito para $C > 1$ en el panel (a) y para $C \leq 1$ en el panel (b).

El resultado obtenido hasta el momento nos permite concluir sobre la dinámica de (4.4) en el infinito cuando $x \longrightarrow \infty$, pero esto no es suficiente para concluir algo sobre la dinámica cuando $y \longrightarrow \infty$. Por lo tanto, ahora consideramos la siguiente transformación

$$(x, y, t) \longmapsto \left(\frac{u}{v}, \frac{1}{v}, v^2 t\right), \quad v > 0, u \geq 0. \tag{4.7}$$

La transformación (4.7) define el siguiente sistema

$$\mathbf{Y}_{uv} : \begin{cases} \dot{u} = u\left[r(v-u)(u-Mv) - (u+Nv)(1+Su-dv-C)\right] \\ \\ \dot{v} = -v(u+Nv)(Su-dv-C) \end{cases} \tag{4.8}$$

De una manera similar al caso previo de (4.6), las órbitas de $\mathbf{Y}$ en el límite a medida que $y \to \infty$ pueden ser estudiadas al investigar la dinámica de $\mathbf{Y}_{uv}$ a lo largo de la recta invariante $v = 0$ con $u \geq 0$. Los puntos de equilibrio asociados son

$$\mathbf{0}_{uv} = (0, 0), \quad \text{y} \quad \left(\frac{C-1}{r+s}, 0\right)_{uv} \text{ si } \quad C > 1. \tag{4.9}$$

En particular, el segundo equilibrio en (4.9) corresponde a q_C en (4.6), y por lo tanto mantendremos esta notación. La matriz Jacobiana asociada al punto de equilibrio q_C es

$$D\mathbf{Y}_{uv}(q_C) = \begin{pmatrix} -\frac{(C-1)^2}{r+s} & \frac{(C-1)^2(d+r(1+M+N))}{(r+s)^2} \\ 0 & \frac{(C-1)(Cr+s)}{(r+s)^2} \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto q_C es un punto silla de (4.8). Notemos que esto es consistente con el resultado análogo para (4.6).

Por otro lado, la matriz Jacobiana asociada a $\mathbf{0}_{uv}$ es la matriz nula

$$D\mathbf{Y}_{uv}(\mathbf{0}_y) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

Entonces es un punto de equilibrio no hiperbólico y no podemos aplicar el teorema de Hartman-Grobman. Por lo tanto, usamos la técnica de blow-up [64] para obtener información sobre la dinámica cercana a $\mathbf{0}_{uv}$. Consideremos el blow-up horizontal dado por la transformación

$$(u, v) \longmapsto (x, xy), \tag{4.10}$$

Donde aquí, por simplicidad, reutilizaremos las variables (x, y) para denotar las nuevas coordenadas. Notemos que la transformación (4.10) es singular en $\mathbf{0_{uv}}$ dado que lleva el origen a la recta $x = 0$. Luego adicionalmente a (4.10), utilizaremos un reescalamiento del tiempo

$$t \mapsto \frac{t}{x},$$

y obtenemos un nuevo campo de vectores, denotado $\tilde{\mathbf{Z}}$, dado por

$$\tilde{\mathbf{Z}} : \begin{cases} \dot{x} = x\left[C(1+Ny) - x(y-1)(My-1)r + (1+Ny)(dxy - 1 - Sx)\right]; \\ \\ \dot{y} = y(1+Ny + x(y-1)(My-1)r). \end{cases}$$

El único equilibrio de $\tilde{\mathbf{Z}}$ en la recta $x = 0$ es el origen $\mathbf{0}_{xy} = (0, 0)$ y su matriz Jacobiana es

$$D\tilde{\mathbf{Z}}(\mathbf{0}_{xy}) = \begin{pmatrix} C-1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto, $\mathbf{0}_{xy} = (0, 0)$ es una silla hiperbólica para $\tilde{\mathbf{Z}}$ si $C < 1$, y un repulsor hiperbólico si $C > 1$. Se hizo también un análisis similar con un blow-up vertical, pero no entregó información adicional y por lo tanto no se mostrarán los cálculos respectivos a ese blow-up. Volviendo al sistema (4.8) por medio de un blowing-down, el eje $x = 0$ vuelve a $\mathbf{0_{uv}}$ y obtenemos el retrato de fase local correspondiente a $\mathbf{0_{uv}}$ en la figura 4.1. Finalmente, es fácil de ver desde (4.9) que el caso $C = 1$ en (4.8) corresponde al colapso de $\mathbf{0_{uv}}$ con q_C. De la dependencia continua de soluciones de ecuaciones diferenciales ordinarias con respecto a la variación de parámetros [28, 29], se deduce que el retrato de la fase local en $\mathbf{0_{uv}}$ para $C = 1$ es cualitativamente equivalente al de la figura 4.1(b).

En conclusión, ninguna trayectoria de (4.4) comenzando en el primer cuadrante Ω converge al infinito a medida que $t \to \infty$.

4.4. Puntos de equilibrio

El sistema (4.4) tiene tres puntos de equilibrio en el eje x, los cuales son $(0, 0)$, $(M, 0)$ y $(1, 0)$. La estabilidad local viene dada por sus valores propios de sus correspondientes matrices Jacobianas. En el caso del origen, la matriz Jacobiana asociada es

$$DY(0,0) = \begin{pmatrix} -Mr & 0 \\ 0 & -Nd \end{pmatrix}.$$

Por lo tanto el punto de equilibrio $(0, 0)$ es un nodo atractor. Para el caso de $(M, 0)$ obtenemos

$$DY(M,0) = \begin{pmatrix} Mr(1-M) & -M(N+M) \\ 0 & (N+M)(SM-d) \end{pmatrix}.$$

En este caso, los valores propios son $\lambda_M = (N+M)(SM-d)$ y $\lambda'_M = Mr(1-M)$. Notemos que $\lambda'_M > 0$ ya que $0 < M < 1$. Por otro lado, el signo de λ_M depende del signo de $SM - d$.

Finalmente, para $(1, 0)$ tenemos que

$$DY(1,0) = \begin{pmatrix} r(M-1) & -(N+1) \\ 0 & (N+1)(S-d) \end{pmatrix}$$

con valores propios $\lambda_1 = (N+1)(S-d)$ y $\lambda'_1 = r(M-1) < 0$.

Podemos resumir estos resultados con el siguiente lema

Lema 4.4.1. *Las siguientes afirmaciones se cumplen para el sistema (4.4):*

1. *El punto* $(0,0)$ *es un equilibrio atractor.*
2. *Si* $d < MS$*, el punto* $(M,0)$ *es un equilibrio repulsor. Si* $d > MS$*, el punto* $(M,0)$ *es un equilibrio tipo silla.*
3. *Si* $d < S$*, el punto* $(1,0)$ *es un equilibrio tipo silla. Si* $d > S$*, el punto* $(1,0)$ *es un equilibrio atractor.*

Los casos intermedios para ambos equilibrios $(M,0)$ y $(1,0)$ corresponden a bifurcaciones transcríticas. Estos casos son explicados más adelante en la sección 4.6.1.

Ahora estudiaremos puntos de equilibrio en el interior del primer cuadrante $int(\Omega)$. Sea $p = (a, y_a)$ las coordenadas de un punto de equilibrio en $int(\Omega)$. Por lo tanto, al reemplazar las coordenadas y_a y a en (4.4) obtenemos las siguientes condiciones algebraicas

$$y_a = \frac{Sa - d}{C} \qquad \text{y} \qquad r(1-a)(a-M) - y_a(a+N) = 0 \tag{4.11}$$

Reemplazando la segunda ecuación de (4.11) en la primera obtenemos

$$a^2(Cr+S) + a(SN - d - Cr(M+1)) + (CrM - dN) = 0. \tag{4.12}$$

Las soluciones de esta ecuación cuadrática en a son

$$a_+ = \frac{D + \sqrt{\Delta}}{2(Cr+S)} \qquad \text{y} \qquad a_- = \frac{D - \sqrt{\Delta}}{2(Cr+S)}, \tag{4.13}$$

con $\Delta \geq 0$, donde

$$\Delta := \Delta(S,d) = (Cr(M+1) + d - NS)^2 + 4(Cr+S)(dN - CrM) \tag{4.14}$$

y

$$D = Cr(M+1) + d - NS.$$

Denotemos por $p_+ = (a_+, y_{a_+})$ y $p_- = (a_-, y_{a_-})$ estos puntos de equilibrio. Antes de indicar las condiciones para que p_+ y p_- estén en int(Ω), definiremos los siguientes conjuntos en el plano de parámetros (S,d):

$$\mathbf{I} = \{(S,d) \in \mathbb{R}^2_+ \,|\, d > S\},$$

$$\mathbf{II} = \{(S,d) \in \mathbb{R}^2_+ \,|\, MS < d < S\},$$

$$\mathbf{III} = \left\{(S,d) \in \mathbb{R}^2_+ \,|\, 0 < d < MS, S < \frac{C(1-M)r}{M+N}\right\} \cap \Delta^{-1}(0,\infty),$$

$$\mathbf{IV} = \mathbb{R}^2_+ \setminus (\mathbf{I} \cup \mathbf{II} \cup \mathbf{III}).$$

En la figura 4.2 podemos ver un bosquejo de estar regiones y sus fronteras en el plano (S,d).

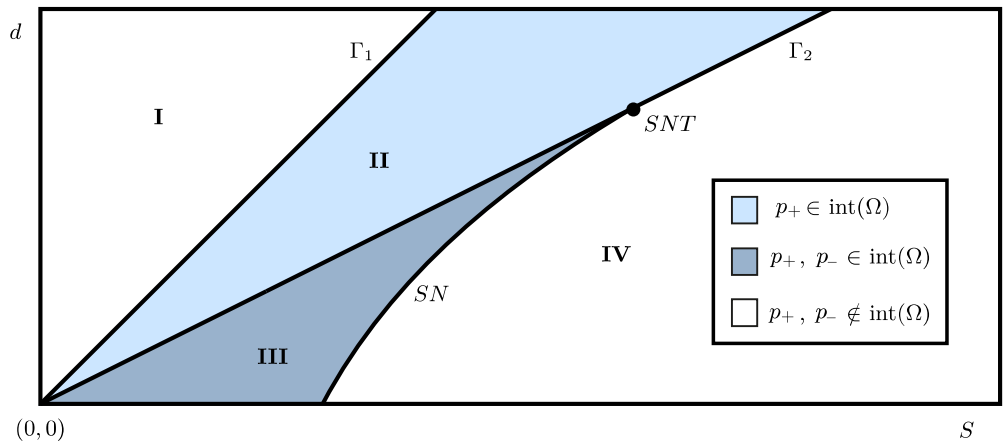


Figura 4.2: Bosquejos de las curvas Γ_1, Γ_2 y SN así como las regiones abiertas **I**–**IV** en el plano (S, d). El código de colores indica si p_+ o p_- están en $\text{int}(\Omega)$.

Lema 4.4.2. *Las siguientes afirmaciones se cumplen para el sistema (4.4):*

1. *Si* $(S, d) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{IV}$*, no hay equilibrios en int*(Ω)*.*
2. *Si* $(S, d) \in \mathbf{II}$*, solo el equilibrio* $p_+ \in \text{int}(\Omega)$*.*
3. *Si* $(S, d) \in \mathbf{III}$*, ambos equilibrios* $p_+, p_- \in \text{int}(\Omega)$*.*

La prueba del Lema 4.4.2 está basada en los siguientes argumentos algebraicos. De (4.13) es claro que la condición $\Delta \geq 0$ es necesaria para tener ambos puntos de equilibrios en $\text{int}(\Omega)$. Como $d > 0$, la ecuación $\Delta(S, d) = 0$ en (4.14) define implícitamente una curva en el plano (S, d) dada por el gráfico de la función

$$d = \delta(S) := -(Cr(1 + M + 2N) + NS) + 2\sqrt{Cr(1 + N)(M + N)(Cr + S)}. \tag{4.15}$$

a lo largo de la cual hay una única raíz (doble) $a_+ = a_-$. Luego si $d > \delta(S)$ el descriminante $\Delta > 0$ entonces (4.12) tiene dos raíces reales. En particular, probaremos más adelante que a lo largo de la curva $d = \delta(S)$, la raíz (doble) es positiva sólo si $S < \frac{C(1-M)r}{M+N}$, y por lo tanto el equilibrio asociado está en $\text{int}(\Omega)$. Definamos el segmento de interés como

$$SN = \left\{ (S, d) \in \mathbb{R}^2_+ |\ \Delta(S, d) = 0 \ \text{ y } \ S < \frac{C(1 - M)r}{M + N} \right\}. \tag{4.16}$$

Ahora analizaremos cómo cualquier equilibrio puede entrar al conjunto $\text{int}(\Omega)$ al cruzar la frontera $\partial\Omega$. Primero que todo, de la sección 4.3, ningún equilibrio puede entrar (o salir) del interior del primer cuadrante por el eje y. De hecho, el eje y es un conjunto invariante y su único equilibrio es hiperbólico, por lo tanto no puede colisionar con ningún otro equilibrio. Por un razonamiento similar, tenemos que ningún equilibrio puede bifurcarse desde el infinito hacia Ω.

Pongamos atención ahora a los equilibrios que cruzan el eje x desde el cuarto cuadrante al primer cuadrante. Para $S = 0$ y para cada $d \geq 0$ tenemos que $\Delta(0, d) > 0$, y $y_a < 0$ independiente del signo de a. Por lo tanto, en la frontera $S = 0$ en el espacio de parámetros no hay equilibrios en $\text{int}(\Omega)$ ya que $y_{a_-} < 0$ y $y_{a_+} < 0$. De las ecuaciones (4.11) la coordenada y_a cambia de signo sólo si $d = S$ (con $a = 1$)

o $d = MS$ (con $a = M$). Sustituyendo $d = S$ y (4.13) en la primera ecuación de (4.11) obtenemos la expresión

$$y_{a_\pm} = -\frac{S\big(C(1-M)r + S(1+N) \pm |(C(1-M)r + S(1+N))|\big)}{2C(Cr+S)}.$$

Notemos que $S > 0 > \frac{C(M-1)r}{1+N}$, por lo tanto $y_{a_+} = 0$ y el punto p_+ coincide con $(1, 0)$. Por continuidad de las coordenadas de equilibrios con respecto a los parámetros, las coordenadas $y_{a_+} < 0$ y $y_{a_-} < 0$ para cada $(S, d) \in \mathbf{I}$. Por lo tanto, cuando un punto (S, d) ingresa a la región **II** desde la región **I** cruzando la línea recta

$$\Gamma_1 := \{(S, d) \in \mathbb{R}^2_+ |\, d = S\} \tag{4.17}$$

entonces el punto p_+ entra al primer cuadrante en el espacio de fase.

Similarmente, denotemos

$$\Gamma_2 := \{(S, d) \in \mathbb{R}^2_+ |\, d = MS\}. \tag{4.18}$$

Es fácil comprobar que el punto $(S, d) = \left(\frac{C(1-M)r}{M+N}, M\frac{C(1-M)r}{M+N}\right) \in \Gamma_2$ (llamado SNT en la figura 4.2) es una tangencia cuadrática entre Γ_2 y la curva $\Delta(S, d) = 0$. Por lo tanto, en SNT tenemos que $a_+ = a_- = M$, $y_{a_+} = y_{a_-} = 0$ y $\Delta = 0$. Por lo tanto, si $(S, d) = SNT$ ambos equilibrios p_+ y p_- coinciden con el equilibrio $(M, 0)$. En particular, se deduce que el segmento SN es cualitativamente como en la figura 4.2.

Sustituyendo $d = MS$ y (4.13) en la primera ecuación de (4.11) obtenemos la expresión

$$y_{a_\pm} = \frac{S\big(C(1-M)r - S(M+N) \pm |C(1-M)r - S(M+N))|\big)}{2C(Cr+S)}.$$

Entonces si $d = MS$ y $S < \frac{C(1-M)r}{M+N}$ entonces $y_{a_-} = 0$ y el punto p_- coincide con $(M, 0)$. Por lo tanto, por argumentos de continuidad, cuando el punto (S, d) entra a la región **III** desde la región **II** cruzando Γ_2, entonces el punto de equilibrio p_- entra al primer cuadrante. A su vez, si $d = MS$ y $S > \frac{C(1-M)r}{M+N}$ entonces $y_{a_+} = 0$ y el punto de equilibrio p_+ coincide con $(M, 0)$. Por lo tanto, cuando el punto (S, d) entra a la región **IV** cruzando Γ_2 desde la región **II**, entonces el punto de equilibrio p_+ deja el primer cuadrante. Como consecuencia, el segmento $\Delta^{-1}(0) \setminus SN$ (no mostrado en la figura 4.2) corresponde a equilibrios que se encuentran fuera de Ω. Esto completa la prueba del Lema 4.4.2.

4.5. Estabilidad de puntos de equilibrio en $int(\Omega)$

La traza y el determinante de la matriz Jacobiana de (4.4) en un equilibrio (a, y_a) tiene la forma

$$tr(DY)(a, y_a) = \frac{1}{C}(dN + CdN - CrM + ((2+C)d + 2C(1+M)r - (1+C)NS)a - (3Cr + (2+C)S)a^2) \tag{4.19}$$

y

$$\det(DY)(a, y_a) = \frac{1}{C}\Big(N + a\Big)\Big(d - Sa\Big)\Big(dN - CrM + 2\big(d + Cr(1+M) - NS\big)a - 3\big(Cr + S\big)a^2\Big), \tag{4.20}$$

respectivamente.

Recordemos que $\det(DY)(a, y_a) = \lambda_1\lambda_2$, donde λ_1, λ_2 son los valores propios de $DY(a, y_a)$. Después de un poco de trabajo algebraico, obtenemos que $\det(DY)(a, y_a)$ se anula si $(S, d) \in \Gamma_1 \cup \Gamma_2 \cup \Delta^{-1}(0) \cup \Gamma_3$, donde

$$\Gamma_3 := \left\{ (S, d) \in \mathbb{R}^2_+ \,|\, d = \frac{CMr}{N} \right\}.$$

En cada una de estas curvas, la matriz $DY(a, y_a)$ tiene un valor propio que se anula. Entonces por los lemas 4.4.1 y 4.4.2 tenemos que $(S, d) \in \Gamma_1 \cup \Gamma_2$ corresponde a una bifurcación transcrítica que ocurre en $(1, 0)$ y $(M, 0)$, respectivamente. Más aún, de (4.13) y (4.16), $(S, d) \in SN \subset \Delta^{-1}(0)$ corresponde a una bifurcación silla nodo de los equilibrios en $\text{int}(\Omega)$. A su vez, si $(S, d) \in \Delta^{-1}(0) \setminus SN$ entonces una bifurcación silla nodo ocurre para equilibrios que se encuentran fuera de Ω. Finalmente, si $(S, d) \in \Gamma_3$ el determinante $\det(DY)(a, y_a) = 0$ para coordenadas negativas de $y_a < 0$. Se obtiene que el signo de $\det(DY)(a, y_a)$ es contante en las regiones abiertas **II** y **III**. Por lo tanto, eligiendo valores representativos de parámetros $r = 1$, $M = 0.5$, $N = 2.07719$ y $C = 7$ obtenemos $\det(DY)(p_+) > 0$ para $(S, d) \in \mathbf{II} \cup \mathbf{III}$, y $\det(DY)(p_-) < 0$ para $(S, d) \in \mathbf{III}$. Luego por la dependencia continua de $\det(DY)$ con respecto a los parámetros, el punto de equilibrio p_+ es un nodo o un foco, y el equilibrio p_- es un punto silla.

Por otro lado, definamos la función

$$H(S, d) = dN + CdN - CrM + ((2 + C)d + 2C(1 + M)r - (1 + C)NS)a_+ - (3Cr + (2 + C)S)a_+^2, \tag{4.21}$$

donde a_+ es la coordenada x del punto p_+ definida en (4.13). Por lo tanto, de (4.19) tenemos que $tr(DY)(p_+) = \frac{H(S,d)}{C}$.

El teorema Hartman-Grobman nos permite resumir los hallazgos de esta sección en el siguiente teorema

Teorema 4.5.1. *Las siguientes afirmaciones se cumplen en el sistema (4.4):*

1. *Si $(S, d) \in \mathbf{III}$, el equilibrio p_- es un punto silla.*
2. *Si $(S, d) \in (\mathbf{II} \cup \mathbf{III}) \cap H^{-1}(0, \infty)$, el equilibrio p_+ es un repulsor.*
3. *Si $(S, d) \in (\mathbf{II} \cup \mathbf{III}) \cap H^{-1}(-\infty, 0)$, el equilibrio p_+ es un atractor.*

En la siguiente sección, veremos que la ecuación $H(S, d) = 0$ define una bifurcación de Hopf para el equilibrio p_+, la cual no se muestra en la figura 4.2. Esta curva de bifurcación de Hopf está contenida en las regiones **II** y **III**, cruzando la recta Γ_2 y termina en la intersección con la curva SN. Por lo tanto, en este punto de intersección tenemos que $tr(DY)(a, y_a) = 0$ y $DY(a, y_a) = 0$ simultáneamente, y el equilibrio tiene un único valor propio repetido $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$. Ésta es una condición necesaria para que el sistema (4.4) pase por una bifurcación de Bogdanov-Takens [28, 29].

4.6. Cuencas de atracción y condiciones de supervivencia

El análisis local de los equilibrios en la sección 4.4 muestra la existencia de varios fenómenos de bifurcación. Esta sección amplía el análisis de bifurcación para incluir fenómenos globales tales como conexiones homoclínicas y heteroclínicas. Mediante un cuidadoso estudio de las variedades invariantes relevantes implicadas, también mostramos todos los posibles retratos de fase y cuencas de atracción de los objetos atractores.

En lo que sigue, consideraremos S y d como parámetros de continuación, mientras se mantendrán fijos los parámetros $r = 1$, $M = 0.5$, $N = 2.07719$ y $C = 7$. Con estos valores se realiza un análisis numérico de bifurcación con AUTO.

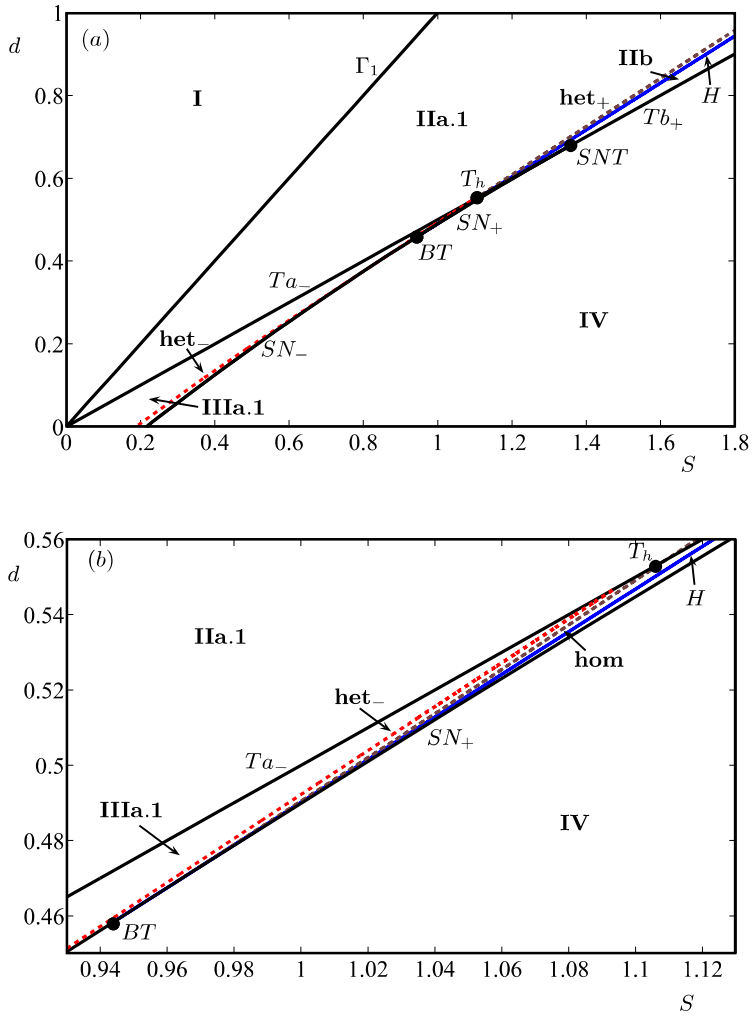


Figura 4.3: Diagrama de bifurcación (4.4) en el plano (S, d) obtenido por continuación numérica en el panel (a). El plano (S, d) ha sido fraccionado en varias regiones abiertas, separadas por curvas de bifurcación silla nodo (SN), transcrítica (Γ_1 y $\Gamma_2 := Ta_- \cup Ta_+ \cup Tb_- \cup Tb_+ \cup \{T_h\} \cup \{SNT\}$), Hopf ($H$), homoclínica (**hom**) y heteroclínica (**het**$_+$, **het**$_-$). El panel (b) muestra un acercamiento de la sección alrededor del punto Bogdanov-Takens BT y el punto T_h. Los valores de parámetros $r = 1$, $M = 0.5$, $N = 2.07719$ y $C = 7$ se mantienen fijos.

La figura 4.3(a) muestra el diagrama de bifurcación de (4.4) en el plano (S, d). La figura 4.3(b) muestra un acercamiento a una región del mismo diagrama para distinguir mejor entre las diferentes curvas de bifurcación. Adicionalmente, en la figura 4.4. se muestra un bosquejo topológicamente equivalente al mismo diagrama de bifurcación mostrado en la figura 4.3.

4.6.1. Diagrama de bifurcación

Todas las curvas de bifurcación que han sido detectadas analíticamente en la sección 4.4 también fueron encontradas numéricamente y se muestran en las figuras 4.3 y 4.4, en donde la notación se mantiene. Para completar, comencemos resumiendo las bifurcaciones locales. La curva etiquetada como SN corresponde a una bifurcación silla-nodo definida analíticamente en (4.16); por lo tanto, para cualquier $(S, d) \in SN$, los equilibrios p_- y p_+ coinciden. Una curva de bifurcación de Hopf para p_+ etiquetada como H y definida por (4.21), intercepta la curva SN en un punto Bogdanov-Takens BT.

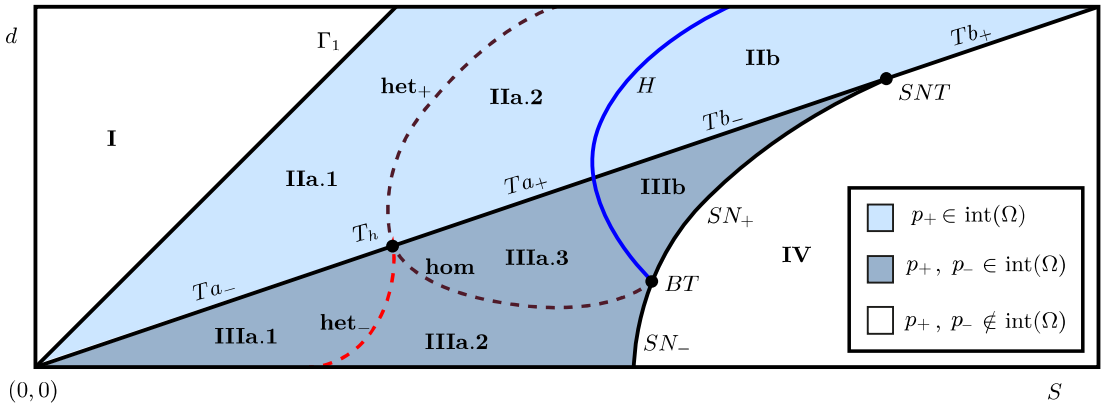


Figura 4.4: Bosquejo topológico del diagrama de bifurcación del sistema (4.4) en el plano (S, d) obtenido por el análisis de la sección 4.4 y la figura 4.3.

Similarmente, la curva Γ_1 corresponde a una bifurcación transcrítica definida por (4.17). Más precisamente, si (S, d) cruza la curva Γ_1, el equilibrio p_+ se mueve del primer cuadrante hacia el cuarto cuadrante del plano (x, y) (o viceversa) a través del equilibrio $(1, 0)$. La curva

$$\Gamma_2 = Ta_- \cup Ta_+ \cup Tb_- \cup Tb_+ \cup \{T_h\} \cup \{SNT\},$$

definida originalmente en (4.18), está formada por los segmentos Ta_-, Ta_+, Tb_- y Tb_+. Del análisis en la sección 4.4, cada uno de estos segmentos corresponde a una bifurcación transcrítica: Si (S, d) cruza la curva $Ta_- \cup Ta_+ \cup Tb_- \cup \{T_h\}$, el equilibrio p_- se mueve desde el primer cuadrante hacia el cuarto cuadrante del plano (x, y) (o viceversa) a través del equilibrio $(M, 0)$; a su vez, si (S, d) cruza el segmento Tb_+, los equilibrios involucrados en la bifurcación transcrítica son p_+ y $(M, 0)$. La transición ocurre en el punto etiquetado como $SNT \in \Gamma_2 \cap SN$, el cual es también un punto final de la curva silla nodo SN. Para $(S, d) = SNT$, los tres puntos de equilibrios p_-, p_+ y $(M, 0)$ efectivamente coinciden en un único punto.

Las figuras 4.3 y 4.4 también incluyen tres curvas de bifurcaciones globales. En general, estas curvas no se pueden encontrar analíticamente, ni tampoco pueden ser detectadas por un estudio estándar de valores propios y tienen que ser calculadas con herramientas computacionales avanzadas, como hemos visto en el capítulo 3. Una curva de bifurcación homoclínica etiquetada como **hom** emana desde el punto BT. Para cualquier $(S, d) \in$ **hom** hay una órbita homoclínica al punto silla p_- uniendo el punto p_+. La curva **hom** termina en el punto $T_h \subset \Gamma_2$. Por otro lado, el segmento etiquetado como $\mathbf{het}_+$ corresponde a la formación de un ciclo heteroclínico entre $(M, 0)$ y $(1, 0)$. La curva $\mathbf{het}_+$ puede ser vista como la continuación de una bifurcación homoclínica **hom** que pasó por una bifurcación transcrítica en $(S, d) = T_h$. Finalmente hay una tercera curva, etiquetada como $\mathbf{het}_-$, que emana desde T_h y corresponde a una bifurcación heteroclínica entre p_- y $(1, 0)$.

4.6.2. Retratos de fase, separatrices y cuencas de atracción

En definitiva, las curvas de bifurcación en las figuras 4.3 y 4.4 dividen el primer cuadrante del plano de parámetros (S, d) en varias regiones abiertas. El retrato de fase de (4.4) cambia cualitativamente sólo si los valores de parámetros (S, d) se mueven desde una de esas regiones abiertas a otra diferente, cruzando una curva de bifurcación. A su vez, el comportamiento cualitativo de (4.4) se mantiene topologicamente igual si la variación de parámetros (S, d) no implica el paso a una región diferente en el plano (S, d). En las siguientes descripciones, $\delta > 0$ y $\epsilon > 0$ denotarán números suficientemente pequeños.

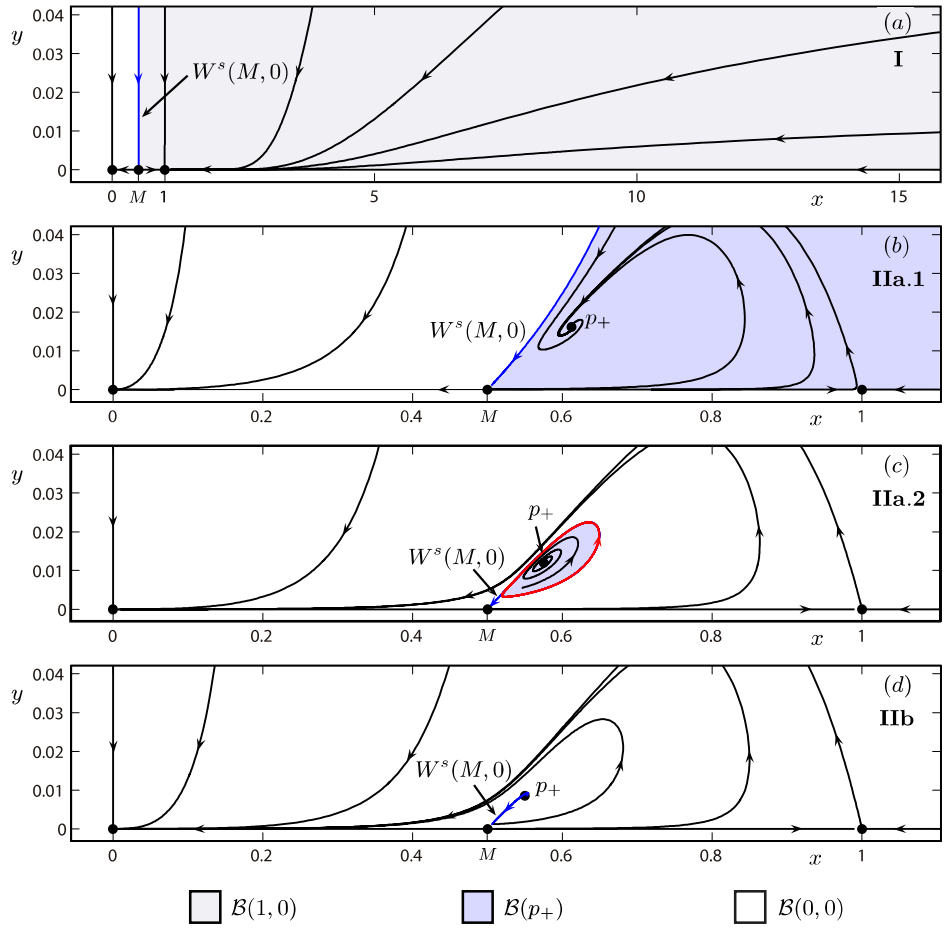


Figura 4.5: Los retratos de fase (4.4) para $(S, d) = (0{,}4, 0{,}8) \in$ **I** en el panel (a), $(S, d) = (1{,}0674, 0{,}5384) \in$ **IIa.1** en el panel (b), $(S, d) = (1{,}2773, 0{,}65) \in$ **IIa.2** en el panel (c) y $(S, d) = (1{,}3073, 0{,}66) \in$ **IIb** en el panel (d). El código de color indica diferentes cuencas de atracción del espacio de fase.

La figura 4.5 muestra retratos de fase representativos para la dinámica de (4.4) cuando $(S, d) \in$ **I** (panel (a)), $(S, d) \in$ **IIa.1** (panel (b)), $(S, d) \in$ **IIa.2** (panel (c)), y $(S, d) \in$ **IIb** (panel (d)). Aprovechamos el Teorema de la Variedad Estable [28, 29] enunciado en el capítulo 2, sección 2.3, el cual dice que $W^s(M, 0)$ es tangente en $(M, 0)$ al espacio propio lineal $E^s(M, 0)$. Por lo tanto, como vimos en el capítulo 3, podemos aproximar $W^s(M, 0)$ por la órbita que comienza en el espacio propio $E^s(M, 0)$ a una distancia δ suficientemente pequeña del equilibrio $(M, 0)$. Además, esta órbita se encuentra en una vecindad-$O(\delta^2)$ de $W^s(M, 0)$. En nuestro caso, consideramos $\delta = 10^{-5}$.

En la figura 4.5, el código de color indica las diferentes cuencas de atracción en el espacio de fase.

La cuenca de atracción del origen $\mathcal{B}(0,0)$ es blanca, la región gris corresponde a $\mathcal{B}(1,0)$, y la región celeste es $\mathcal{B}(p_+)$. La figura 4.5 es útil porque muestra claramente todas las subdivisiones de las cuencas de atracción y sus fronteras asociadas. Por ejemplo, en las regiones **I** y **IIa.1**, la variedad $W^s(M,0)$ en color azul emerge como la separatriz de $\mathcal{B}(0,0)$; en la región **IIa.2**, la frontera es un ciclo límite inestable (curva roja en la figura 4.5(c)); y en la región **IIb**, el único atractor es el origen y, por lo tanto, $\mathcal{B}(0,0)$ sólo tiene como frontera los ejes coordenados. Sin embargo, la cuestión de cómo estas cuencas y separatrices se extienden en el plano de fase para valores más grandes de ambas poblaciones aún no se ha respondido. La figura 4.6 muestra un bosquejo topológico de diferentes retratos de fase de (4.4) en el primer cuadrante compactificado cuando $(S,d) \in$ **I** (panel (a)), $(S,d) \in$ **IIa.1** (panel (b)), $(S,d) \in$ **het**$_+$ (panel (c)), $(S,d) \in$ **IIa.2** (panel (d)), $(S,d) \in$ **IIb** (panel (e)) y $(S,d) \in$ **IV** (panel (f)). Estos bosquejos topológicos son el resultado de incorporar los resultados de la dinámica de (4.4) en el infinito de la sección 4.3, más un análisis cuidadoso de las consecuencias de los fenómenos de bifurcaciones de las figuras 4.3 y 4.4.

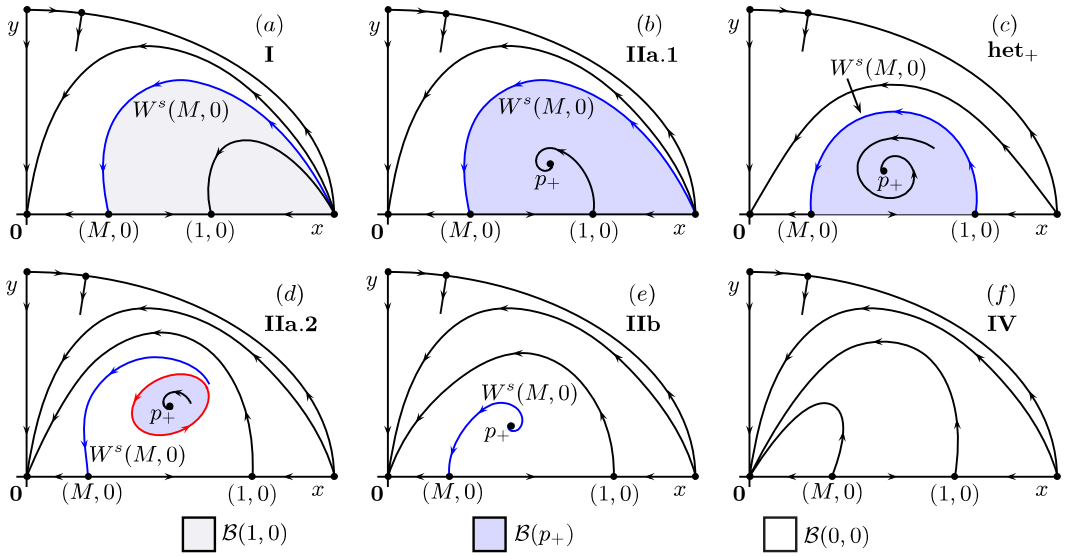


Figura 4.6: Bosquejos topológicos de los retratos de fase en la compactificación de (4.4) y sus cuencas de atracción, cuando $(S,d) \in$ **I** (panel (a)), $(S,d) \in$ **IIa.1** (panel (b)), $(S,d) \in$ **het**$_+$ (panel (c)), $(S,d) \in$ **IIa.2** (panel (d)), $(S,d) \in$ **IIb** (panel (e)) y $(S,d) \in$ **IV** (panel (f)).

Veamos ahora los diferentes retratos, las cuencas de atracción y sus fronteras con más detalle. Si $d > S$ entonces $(S,d) \in$ **I** y la variedad estable $W^s(M,0)$ forma la frontera entre la cuenca de atracción del origen $\mathcal{B}(0)$ y la cuenca $\mathcal{B}(1,0)$ del atractor $(1,0)$. Como no hay otros equilibrios en Ω, se deduce del análisis en la sección 4.3 que $W^s(M,0)$ se extiende al infinito para $t \to -\infty$. Demostraremos a continuación que, en nuestro escenario, $W^s(M,0)$ tiene que extenderse hasta el equilibrio en el infinito ubicado en $y = 0$ a medida que $x \to \infty$; ver figura 4.6(a). Si $d = S$ entonces $(S,d) \in \Gamma_1$ y el retrato de fase (no mostrado) es cualitativamente equivalente a la figura 4.6(a). En la figura 4.6(b), si $d = S - \epsilon$ y $(S,d) \in$ **IIa.1**, hay un punto de equilibrio atractor p_+ en el primer cuadrante. La cuenca de atracción $\mathcal{B}(p_+)$ puede verse como una continuación de $\mathcal{B}(1,0)$ luego de la bifurcación transcrítica en Γ_1 cuando $d = S$; en este caso, $W^s(M,0)$ se transforma en la frontera entre $\mathcal{B}(p_+)$ y $\mathcal{B}(0)$. Como $W^s(M,0)$ converge al infinito cuando $t \to -\infty$, la cuenca $\mathcal{B}(p_+)$ es no acotada. A medida que (S,d) se mueve hacia la curva **het**$_+$ desde la región **IIa.1**, la separatriz $W^s(M,0)$ se acerca al punto silla $(1,0)$. En el límite cuando $(S,d) \in$ **het**$_+$, en la figura 4.6(c), la variedad estable $W^s(M,0)$ une los equilibrios $(M,0)$ con $(1,0)$ para

formar un ciclo heteroclínico. Simultáneamente, la cuenca $\mathcal{B}(p_+)$ se transforma en un conjunto acotado. A medida que (S,d) entra a la región **IIa.2** cruzando la curva **het**$_+$, en la figura 4.6(d), se bifurca un ciclo límite inestable. La formación del ciclo heteroclínico en la figura 4.6(c) es la consecuencia de la intersección transversal de $W^s(M,0)$ con la variedad inestable unidimensional $W^u(1,0)$. De hecho, a medida que el parámetro (S,d) cruza la curva **het**$_+$ desde la región **IIa.1** hacia **IIa.2** (o viceversa), ambas variedades invariantes intercambian su posición relativa. Del teorema de Flujo tabular [64] se deduce que la intersección de $W^s(M,0)$ con $W^s(1,0)$ es posible sólo si, para $(S,d) \in$ **IIa.1**, $W^s(M,0)$ se extiende al equilibrio en el infinito para $y=0$ a medida que $x \to \infty$. De la dependencia continua del flujo bajo variación de parámetros, la misma proposición acerca de $W^s(M,0)$ se cumple para la región **I**.

La órbita periódica en la figura 4.6(d) forma la frontera de la cuenca del atractor p_+. Este ciclo límite inestable desaparece en una bifurcación de Hopf subcrítica cuando $(S,d) \in$ **H** y por lo tanto, si $(S,d) \in$ **IIb**, en la figura 4.6(e), el equilibrio p_- es ahora un repulsor. Finalmente, en la figura 4.6(f), si (S,d) entra a la región **IV** al cruzar el segmento Tb_+, el punto p_- se mueve al cuarto cuadrante y no hay equilibrios en el interior del primer cuadrante; el único atractor del sistema es el origen. En particular, si $(S,d) \in Tb_+$ el retrato de fase es cualitativo al de la figura 4.6(f).

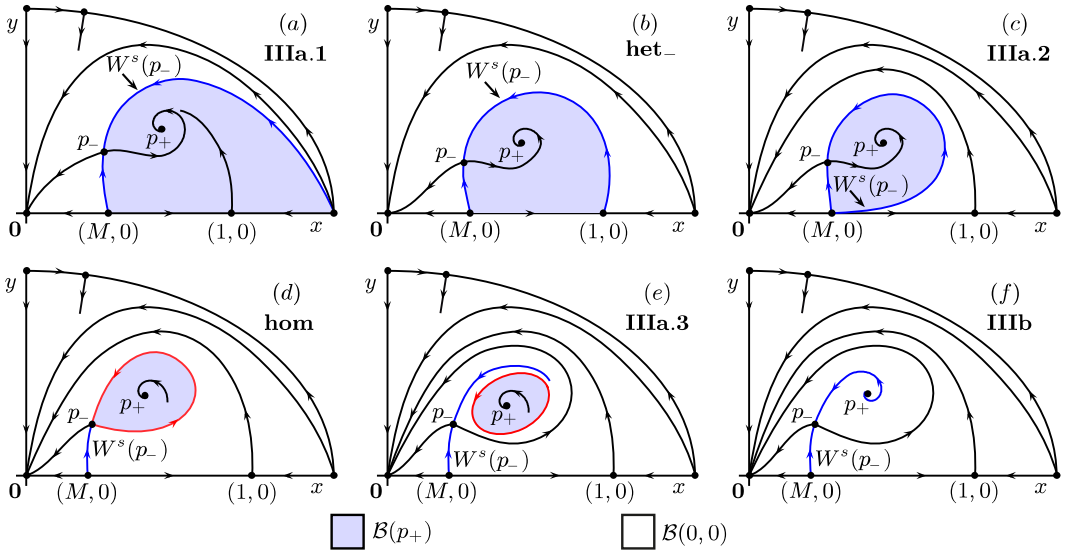


Figura 4.7: Bosquejos topológicos de los retratos de fase en la compactificación de (4.4) y sus cuencas de atracción, cuando $(S,d) \in$ **IIIa.1** (panel (a)), $(S,d) \in$ **het**$_-$ (panel (b)), $(S,d) \in$ **IIIa.2** (panel (c)), $(S,d) \in$ **hom** (panel (d)), $(S,d) \in$ **IIIa.3** (panel (e)) y $(S,d) \in$ **IIIb** (panel (f)).

Del mismo modo, la figura 4.7 muestra bosquejos topológicos de los diferentes retratos de fase del sistema (4.4) cuando $(S,d) \in$ **IIIa.1** (panel (a)), $(S,d) \in$ **het**$_-$ (panel (b)), $(S,d) \in$ **IIIa.2** (panel (c)), $(S,d) \in$ **hom** (panel (d)), $(S,d) \in$ **IIIa.3** (panel (e)) y $(S,d) \in$ **IIIb** (panel (f)). En la figura 4.7(a), cuando $(S,d) \in$ **IIIa.1**, el equilibrio p_+ es un atractor, al igual que en la región **IIa.1** de la figura 4.6(b), pero ahora también se encuentra en Ω el punto silla p_-. La variedad estable $W^s(p_-)$ separa $\mathcal{B}(p_+)$ de $\mathcal{B}(0)$ y ambas cuencas de atracción son no acotadas. Si $(S,d) \in$ **het**$_-$, en la figura 4.7(b), la rama superior de $W^s(p_-)$ forma una conexión heteroclínica entre p_- y $(1,0)$; esto obliga a $\mathcal{B}(p_+)$ a convertirse en un conjunto acotado al igual que en la transición heteroclínica en **het**$_+$; en la figura 4.6(c). A medida que (S,d) cruza **het**$_-$ hacia la región **IIIa.2** en la figura 4.7(c) la conexión heteroclínica se rompe. En particular, por un razonamiento análogo a los mencionados para la región **I**, se deduce que en la región

IIIa.1 la variedad estable $W^s(p_-)$ converge ($t < 0$) al equilibrio en el infinito situado en $y = 0$ a medida que $x \to \infty$. Cuando (S, d) se acerca a la curva **hom** y la rama superior de $W^s(p_-)$ se mueve cada vez mas cerca del lado derecho de $W^u(p_-)$, el área de la cuenca $\mathcal{B}(p_+)$ se reduce. En el límite, cuando $(S, d) \in$ **hom** en la 4.7(d), una órbita homoclínica a p_- se transforma en la frontera de la cuenca del atractor p_+. Como consecuencia, si (S, d) cruza hacia la región **IIIa.3** en la figura 4.7(e), un ciclo límite inestable se bifurca y se transforma en la frontera de $\mathcal{B}(p_+)$. Finalmente, en la figura 4.7(f), este ciclo desaparece con la bifurcación de Hopf subcrítica cuando (S, d) cruza la curva *hom* hacia la región **IIIb**.

A fin de brindar un análisis completo, desde la dependencia continua de la dinámica con respecto a la variación de parámetros, es fácil verificar que el retrato de fase correspondiente al segmento $\mathbf{Ta}_-$ es cualitativamente como el de la figura 4.6(b). Del mismo modo, el retrato de fase correspondiente al segmento $\mathbf{Tb}_-$ es cualitativamente como el de la figura 4.6(e); el retrato de fase correspondiente al segmento $\mathbf{Tb}_+$ es cualitativamente como el de la figura 4.6(f); y el retrato de fase correspondiente al punto T_h es cualitativo al de la figura 4.6(c). Por otro lado, si $(S, d) \in SN_- \cup SN_+$, los puntos $p_+ = p_-$ coinciden en un equilibrio parcialmente hiperbólico. Si $(S, d) \in SN_-$, el equilibrio tiene una variedad estable unidimensional $W^s(p_+)$ el cual separa las cuencas $\mathcal{B}(p_+)$ y $\mathcal{B}(0, 0)$.

Las figuras 4.6 y 4.7 son también útiles para determinar los posibles escenarios de supervivencia y coexistencia. Por ejemplo, la supervivencia a largo plazo de ambas especies puede ocurrir sólo si los parámetros (S, d) están en aquellos conjuntos donde p_+ existe y tiene alguna cuenca de atracción no vacía, es decir, si $(S, d) \in \mathbf{IIa.1} \cup \mathbf{het}_+ \cup Ta_- \cup \{T_h\} \cup \mathbf{IIIa.1} \cup \mathbf{het}_- \cup \mathbf{IIIa.2} \cup \mathbf{hom} \cup \mathbf{IIIa.3}$. En todos estos casos, el umbral Allee es la frontera en común entre $\mathcal{B}(0, 0)$ y $\mathcal{B}(p_+)$. Este hecho resalta lo relevante que es encontrar la frontera de la cuenca $\mathcal{B}(p_+)$ para determinar las condiciones de coexistencia. Otro tipo de situación a largo plazo puede ocurrir si $(S, d) \in \mathbf{IIb} \cup \mathbf{IIIb} \cup \mathbf{IV}$. En este caso, cualquier órbita genérica en Ω converge al origen conduciendo a ambas especies a la extinción; la excepción es $W^s(M, 0)$ en las regiones **IIb** y **IIIb**. Por lo tanto, si $(S, d) \in \mathbf{IIb} \cup \mathbf{IIIb} \cup \mathbf{IV}$, no hay un umbral Allee en $\text{int}(\Omega)$. El escenario final ocurre si $(S, d) \in \mathbf{I}$: una condición inicial en $\mathcal{B}(1, 0)$ conduce a la supervivencia a largo plazo de la especie de las presas y la extinción de los depredadores.

Notemos que las rutinas numéricas implementadas en AUTO para verificar las no degeneraciones en bifurcaciones nos permiten extender nuestros hallazgos a un conjunto abierto de parámetros alrededor de aquello que hemos considerado; ver también [63]. Esto nos permite resumir nuestros resultados de la siguiente manera

Resultado 1. *Existe un conjunto abierto de parámetros cercanos a* $(r, M, N, C) = (1, 0.5, 2.07719, 7)$ *tal que el diagrama de bifurcación de (4.4) es topológicamente equivalente al de las figuras 4.3 y 4.4. Más aún, el umbral Allee en* $\text{int}(\Omega)$ *satisface lo siguiente*

1. *Si* $(S, d) \in \mathbf{I} \cup \Gamma_1$*, el umbral Allee corresponde a la frontera en común entre* $\mathcal{B}(0, 0)$ *y* $\mathcal{B}(1, 0)$*. Más aún, corresponde a la variedad estable* $W^s(M, 0)$ *del punto* $(M, 0)$*.*

2. *Si* $(S, d) \in \mathbf{IIa.1} \cup \mathbf{het}_+ \cup Ta_- \cup \{T_h\} \cup \mathbf{IIIa.1} \cup \mathbf{het}_- \cup \mathbf{IIIa.2} \cup \mathbf{IIa.2} \cup \mathbf{hom} \cup \mathbf{IIIa.3} \cup SN_-$*, el umbral Allee corresponde a la frontera en común entre* $\mathcal{B}(0, 0)$ *y* $\mathcal{B}(p_+)$*. Más aún,*

   a) *Si* $(S, d) \in \mathbf{IIa.1} \cup \mathbf{het}_+ \cup Ta_- \cup \{T_h\}$*, el umbral Allee corresponde a la variedad estable* $W^s(M, 0)$ *del punto* $(M, 0)$*.*

   b) *Si* $(S, d) \in \mathbf{IIIa.1} \cup \mathbf{het}_- \cup \mathbf{IIIa.2}$*, el umbral Allee corresponde a la variedad estable* $W^s(p_-)$ *del punto* p_-*.*

   c) *Si* $(S, d) \in \mathbf{IIa.2} \cup \mathbf{IIIa.3}$*, el umbral Allee corresponde al ciclo límite inestable que rodea al punto* p_+*.*

d) *Si* $(S,d) \in$ **hom**, *el umbra Allee corresponde a la órbita homoclínica del punto silla* p_-.

e) *Si* $(S,d) \in SN_-$, *el umbral Allee corresponde a la variedad estable* $W^s(p_+)$ *del punto parcialmente hiperbólico* $p_+ = p_-$.

4.7. Conclusiones

Hemos investigado la naturaleza del umbral Allee y las cuencas de atracción en modelo de depredación con efecto Allee doble. La característica principal del modelo es que el doble efecto Allee está presente en la especie de las presas y que la población de depredadores muestra un comportamiento de competencia. Todo el análisis se ha realizado en un sistema cualitativamente equivalente al original que se obtuvo mediante un cambio adecuado de coordenadas y un reescalamiento del tiempo y una reparametrización invertible. Probamos que el modelo está bien formulado en el sentido de que cada trayectoria que comienza desde una condición inicial realista permanece acotada en el primer cuadrante Ω. Este resultado se obtuvo mostrando que los ejes coordenados son invariantes y estudiando el comportamiento en el infinito mediante una compactificación de Poincaré. En particular, hicimos uso de la técnica de blow-up para desingularizar los puntos de equilibrio en el infinito que eran no hiperbólicos y probar que ninguna órbita (realista) puede converger al infinito en tiempo positivo.

Nuestro modelo puede llegar a tener hasta cinco puntos de equilibrio en el primer cuadrante. El origen $(0,0)$ siempre es un equilibrio atractor que promueve la posibilidad de extinción de ambas poblaciones. El punto $(M,0)$ es siempre un equilibrio en Ω. Aquí, $0 < M = \frac{m}{k} < 1$ es el parámetro Allee reescalado; M mide la proporción del parámetro Allee original m sobre la capacidad de carga k. Nuestros hallazgos muestran que el equilibrio $(M,0)$ es un repulsor si $d - ms < 0$; en este caso, la tasa de mortalidad del depredador d es más pequeña que el producto de m y la tasa de crecimiento s del depredador. En el caso opuesto, es decir, $d - ms > 0$, el punto $(M,0)$ es un equilibrio tipo silla. Por otro lado, el punto $(1,0)$ es una silla si $d < sk$. Por lo tanto, si la tasa de mortalidad de la población de depredadores d es más grande que el producto entre la tasa de crecimiento del depredador s y la capacidad de carga del sistema k, el equilibrio $(1,0)$ es estable.

Los dos equilibrios p_+ y p_- corresponden a estados asintóticos con coordenadas positivas. Encontramos condiciones analíticas para que existan estos equilibrios en el interior del primer cuadrante. Además, damos una representación geométrica de estas condiciones algebraicas que nos dice cuántos equilibrios positivos permite el sistema según los valores de los parámetros d y $S = sk$. Más concretamente, el plano (S,d) está dividido en cuatro regiones $\mathbf{I} - \mathbf{IV}$. Si $(S,d) \in \mathbf{I} \cap \mathbf{IV}$ el sistema no tiene equilibrios positivos; en la región **II**, sólo está el equilibrio p_+ ; y en la región **III**, están ambos equilibrios p_+ y p_-. Más aún, la frontera entre las regiones **III** y **IV** determina una curva de bifurcación silla nodo. Por otro lado, la frontera entre **I** y **II** es una curva de bifurcación transcrítica, al igual que la frontera entre **II** y **III**, y entre **II** y **IV**. La estabilidad local de los equilibrios p_+ y p_- también ha sido descrita: por ejemplo, en la región **III**, el punto p_- es un equilibrio tipo silla. A su vez, el punto p_+ cambia de estabilidad en la curva de bifurcación de Hopf H que está contenida en las regiones **II** y **III**. Es un hallazgo interesante que todas estas condiciones analíticas para la existencia y estabilidad de equilibrios positivos implican expresiones algebraicas que dependen de todos los parámetros. En particular, el parámetro n que corresponde al segundo efecto Allee sobre las presas, aparece explícitamente en su forma reescalada $N = \frac{n}{k}$, es decir, como la relación entre n y la capacidad de carga de las presas.

Todos estos resultados analíticos son complementados con un análisis de bifurcación hecho por el paquete de continuación AUTO [34]. Esto nos permite obtener un diagrama de bifurcación completo, mostrando los fenómenos locales y globales en las figuras 4.3 y 4.4. En particular, identificamos tres puntos de codimensión dos que actúan como centros de organización para la dinámica. El primero es

un punto Bogdanov-Takens en la curva de bifurcación silla nodo. Una curva de bifurcación homoclínica **hom** emana desde este punto Bogdanov-Takens. El segundo punto de codimensión dos es un punto heteroclínico transcrítico T_h: este punto es efectivamente el punto de encuentro de cuatro curvas de bifurcación: una curva de bifurcación transcrítica, la curva **hom** y dos curvas de bifurcación homoclínica en las regiones **II** y **III**. El tercer punto de organización, denotado SNT, indica la ocurrencia simultánea de una bifurcación silla nodo entre p_- y p_+ y una curva de bifurcación transcrítica en $(M, 0)$ en lo que es, efectivamente, una colisión de tres equilibrios en el eje x.

El análisis de bifurcación combinado con nuestro conocimiento de la dinámica en el infinito, nos permiten identificar los mecanismos matemáticos que producen una reorganización del espacio de fase. De hecho, un análisis de las variedades invariantes en el primer cuadrante revela cómo las cuencas de atracción se reorganizan bajo la variación de parámetros. Más concretamente, identificamos todas las cuencas de atracción en Ω y tres posibles escenarios para el umbral Allee. Específicamente, la frontera de la cuenca de atracción del origen (es decir, el equilibrio de extinción) puede corresponder ya sea a (i) la variedad estable de un equilibrio tipo silla, (ii) un ciclo límite o (iii) una órbita homoclínica. Este es uno de los aspectos más destacados de este trabajo, es decir, a partir de criterios analíticos y geométricos, poder determinar los posibles escenarios ecológicos de supervivencia, coexistencia o extinción de las dos poblaciones en función de los valores de los parámetros del modelo. Por ejemplo, en el caso (i), el estado inicial de las poblaciones debe estar más allá de la variedad estable unidimensional para evitar la extinción y converger al equilibrio p_+. En el caso (ii), hay un ciclo inestable donde ambas poblaciones oscilan en el tiempo, que sirve como umbral de supervivencia. Finalmente, en el tercer escenario, el umbral Allee es una solución que converge al equilibrio p_- tanto para el futuro como para el pasado.

Notemos que nuestra descripción de las fronteras de las cuencas de atracción es consistente: Consideremos cualquier camino cerrado en el plano (S, d) en las figuras 4.3 y 4.4, y elijamos un punto inicial arbitrario en este circuito desde el cual (S, d) comience a moverse; entonces, independientemente de las curvas de bifurcación que cruce el punto (S, d) a lo largo de este camino, los retratos de fase resultantes al inicio y al final del circuito son siempre los mismos. Además, aunque algunas curvas de bifurcación se hayan encontrado numéricamente, nuestro diagrama de bifurcación es minimal en el sentido de que no se necesita una bifurcación adicional para explicar la transición (o transiciones) entre dos retratos de fase. Por lo tanto, el comportamiento a largo plazo de las poblaciones y su dependencia de los parámetros del modelo se pueden comprender completamente a partir de las figuras 4.3 y 4.4.

Capítulo 5

Modelo de propagación de *Wolbachia* en población de *Aedes aegypti* para disminuir el contagio del dengue

El dengue es una enfermedad infecciosa causada por un virus que es transmitida por mosquitos, principalmente por el *Aedes aegypti*. La infección causa síntomas gripales, y en ocasiones evoluciona hasta convertirse en un cuadro potencialmente mortal, llamado dengue grave o dengue hemorrágico [65]. Es una infección muy extendida que se presenta en todas las regiones de clima tropical del planeta. En los últimos años la transmisión ha aumentado de manera predominante en zonas urbanas y se ha convertido en un importante problema de salud pública. En la actualidad, más de la mitad de la población mundial está en riesgo de contraer la enfermedad y es por esto que la prevención y el control del dengue ha sido un tema de importancia internacional [66].

El control de la propagación del dengue mediante la introducción de la bacteria *Wolbachia* en la población de mosquitos *Aedes aegypti* es actualmente una de las herramientas mas prometedoras para la eliminación del dengue, debido al hecho de que esta bacteria reduce drásticamente la transmisibilidad del dengue. Para lograr los resultados deseados, se requiere una planificación cuidadosa para determinar el número de individuos con *Wolbachia* que es necesario introducir en la población natural de mosquitos. Se espera que los mosquitos infectados con *Wolbachia* remplacen totalmente la población de mosquitos sin *Wolbachia* para garantizar una protección permanente contra la transmisión del dengue a humanos. Entonces en este capítulo se estudia un modelo de propagación en la forma de ecuaciones diferenciales parciales del tipo reacción difusión que describe los aspectos fundamentales de la competencia entre mosquitos con *Wolbachia* y mosquitos sin *Wolbachia* y se busca conocer las condiciones iniciales que convergen a puntos de equilibrio con poblaciones de mosquitos infectados positivas. Esta capítulo se basa es un modelo de dinámica poblacional bidimensional sin difusión espacial, de ecuaciones diferenciales ordinarias de interacción entre mosquitos *Aedes aegypti* silvestres y aquellos infectados con la cepa *wMelPop Wolbachia*, que compiten por los mismos recursos vitales (alimentos, criaderos, etc.) y comparten la misma localidad. Este modelo fue propuesto por Campo-Duarte *et al.* [27].

5.1. *Wolbachia* como una herramienta de control

Los arbovirus son virus transmitidos a los humanos por artrópodos, como el mosquito. La especie de mosquito *Aedes aegypti* es un mosquito invasor ampliamente distribuido en las zonas urbanas y semiurbanas de todas las regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo [67]. La presencia y

abundancia de esta especie de mosquito se correlaciona fuertemente con la persistencia y la proliferación de diferentes infecciones por arbovirus, como la fiebre amarilla, el dengue, el chikungunya y el zika. El virus es transmitido por las hembras de *Aedes aegypti* cuando se alimentan con sangre tomada de individuos humanos.

Recientemente se ha propuesto la liberación de mosquitos hembras *Aedes aegypti* infectados por la bacteria *Wolbachia* como una estrategia prometedora para controlar el dengue y la chikungunya, debido al hecho de que esta bacteria reduce drásticamente la transmisibilidad de diferentes infecciones arbovirales cuando sus transmisores la portan [68, 69, 70, 71], haciendo que los mosquitos no puedan infectarse de dengue, ya que incrementa los periodos de incubación del virus o simplemente bloquea el virus.

La bacteria *Wolbachia* es un género de bacterias que es un parásito intracelular común de muchas especies de artrópodos y se encuentra a menudo en mosquitos antropófilos como *Aedes albopictus* o *Culex quinquefasciatus*, pero no hay ningún registro de *Aedes aegypti* infectado naturalmente por esta bacteria [72]. La propagación de la infección por *Wolbachia* entre la población silvestre de mosquitos se puede lograr mediante liberaciones de campo a gran escala de portadores de *Wolbachia* en alguna localidad objetivo. Tales portadores de *Wolbachia* se "cultivan" en condiciones de laboratorio a través de la reproducción artificial de huevos de mosquitos, que se infectan deliberadamente con el patógeno *Wolbachia* tomado de otras especies de insectos [73].

El programa internacional *Eliminate Dengue* [74] está actualmente probando en el campo esta estrategia en 12 países y ha tenido éxito en Australia [75], Vietnam e Indonesia, en donde la introducción de un número de mosquitos infectados con *Wolbachia* en la población desencadenó un brote de *Wolbachia* cuyo resultado fue la fijación de las bacterias en la población, con más del 90 % de prevalencia con cepas *wMel* y *wMelPop* después de 10 meses desde su liberación. Además, la liberación de mosquitos infectados con *Wolbachia* tiene la ventaja de ser segura para los humanos y el medio ambiente y económica en comparación con otras estrategias de control [76], además de ofrecer protección contra posteriores reinvasiones con mosquitos silvestres provenientes de otra localidad.

5.2. Formulación del modelo sin difusión espacial de mosquitos

A continuación se mostrarán algunos resultados obtenidos por Campo-Duarte *et al.* [27] de un modelo bidimensional sin difusión espacial, el cual será de vital importancia para esta memoria, ya que es éste el modelo que se extenderá al considerar difusión espacial de los mosquitos. Una de las características principales de la Wolbachia es la transmisión vertical y la incompatibilidad citoplasmática [74]. La transmisión vertical corresponde a la transmisión de madre a descendencia, no hay transmisión por contacto y las hembras infectadas tienen descendencia infectada. La incompatibilidad citoplasmática ocurre cuando una hembra no infectada por Wolbachia tiene descendencia con un macho infectado con Wolbachia, y estos huevos son estériles. Estas características están representadas en la Tabla 5.1.

Descendencia de Aedes Aegypti		
Adultos	Infectado ♀	No infectado ♀
Infectado ♂	**Infectado**	**Huevos estériles**
No infectado ♂	**Infectado**	**No infectado**

Tabla 5.1: Incompatibilidad citoplásmica y transmisión vertical de la bacteria *Wolbachia*. Se indica el estado de la descendencia, dependiendo del estado de los padres.

Notemos que la incompatibilidad citoplasmática además facilita la propagación de la infección por *Wolbachia* en poblaciones de insectos silvestres al conferir una cierta ventaja reproductiva a las hembras

que portan *Wolbachia* en la producción de descendencia viable.

Tomando como base un modelo de competencia y añadiendo la propiedad de biestabilidad dependiente de la frecuencia inducida por el fenotipo reproductivo de incompatibilidad citoplasmática, Campo-Duarte *et al.* [27] proponen el siguiente modelo para la dinámica de la población e interacción de hembras *Aedes aegypti* infectadas con *Wolbachia* (W) con hembras *Aedes aegypti* silvestres que están libres de la bacteria (F)

$$\begin{cases} \dot{F} = \left[\Psi_F - \dfrac{R_F}{K_F}(F+W)\right] F\left(\dfrac{F}{K_0} - 1\right) - \delta_F F, & \text{(5.1a)} \\ \dot{W} = \left[\Psi_W - \dfrac{R_W}{K_W}(F+W)\right] W - \delta_W W. & \text{(5.1b)} \end{cases}$$

El parámetro $\Psi > 0$ denota la tasa de nacimientos de nuevos mosquitos, $R = \Psi - \delta > 0$ representa la tasa de crecimiento intrínseco, $\delta > 0$ es la tasa de mortalidad natural de mosquitos, K denota la capacidad de carga del sistema. Para todos los parámetros los subíndices F son para mosquitos silvestres y W para mosquitos con *Wolbachia*. El parámetro K_0 presente en el término $\left(\frac{F}{K_0} - 1\right)$ en la ecuación (5.1a) está relacionado con la incompatibilidad citoplasmática, lo cual se explicará más adelante.

Hay ciertas consideraciones que tomar en cuenta con respecto a los parámetros de (5.1). La cepa *wMelPop Wolbachia* reduce considerablemente la aptitud individual de los portadores de *Wolbachia* y esto se refleja en la siguiente relación entre los parámetros relacionados con los mosquitos

$$\Psi_W < \Psi_F, \qquad R_W < R_F, \qquad \delta_W > \delta_F, \qquad K_W < K_F. \tag{5.2}$$

Las condiciones (5.2) establecen que los mosquitos no infectados son más fértiles y viven más tiempo que sus coetáneos infectados y que la bacteria *Wolbachia* reduce la densidad del mosquito en estado estacionario [77].

La ecuación (5.1a) tiene comportamiento "casi" logístico en la ausencia de portadores de *Wolbachia* (con $W(t) = 0$). Los términos entre corchetes en (5.1) representan la competencia por los mismos recursos entre hembras silvestres y hembras con *Wolbachia*, lo que concuerda con los modelos tradicionales de competencia (ver por ejemplo [7]). Además, la ecuación (5.1a) también incluye el término de depensación crítica $\left(\frac{F}{K_0} - 1\right)$ en la parte de reclutamiento, que se vuelve negativo cuando $F(t) < K_0$ y se mantiene positivo para $F(t) > K_0$. En el contexto del modelo de competencia (5.1), el término de depensación que se introduce es para expresar el efecto que el fenotipo reproductivo de incompatibilidad citoclasmática puede tener en el resultado final de la competencia. La depensación a menudo se refiere al llamado efecto Allee, que básicamente afirma que una aptitud individual promedio tiende a disminuir cuando la densidad de la población se encuentra bajo cierto umbral. Este umbral puede expresarse en el modelo de competencia introduciendo el concepto de "tamaño mínimo de población viable" de hembras no infectadas, el cual se denota más adelante por K_b en la ecuación (5.3) y se puede definir explícitamente por los parámetros del modelo K_F, K_0, Ψ_F y δ_F. Como la presencia de este umbral está modelado por el término de depensación en (5.1a), entonces sólo $F(t)$ presenta el efecto Allee a pesar de su mejor aptitud individual descrita por (5.2), siendo incapaz de sostener la competencia con $W(t)$ para ciertas condiciones iniciales.

El umbral de tamaño mínimo de población viable K_b puede ser estimado a partir de K_0, más aún, $K_b \geq K_0$ como veremos más adelante. De acuerdo con la ecuación (5.1a), el crecimiento instantaneo de mosquitos no infectados $\dot{F}$ se vuelve negativo cuando $F(t) < K_b$ y es positivo cuando $F(t) > K_b$.

Campo-Duarte *et al.* [27] muestran que el sistema (5.1) cuenta con cinco puntos de equilibrios, los cuales son

$$x_0 = (0,0), \qquad x_1 = (0, K_W), \qquad x_2 = (F_c, W_c), \tag{5.3}$$
$$x_3 = (K_b, 0), \qquad x_4 = (K_*, 0),$$

donde K_b, K_*, F_c y W_c vienen dados por las siguientes expresiones

$$K_b = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F - \sqrt{\Delta}}{2R_F}, \qquad F_c = \frac{K_0\left(\Psi_F(K_F - K_W) + \delta_F(K_F + K_W)\right)}{\Psi_F(K_F - K_W) + \delta_F K_W},$$
$$K_* = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F + \sqrt{\Delta}}{2R_F}, \qquad W_c = K_W - F_c,$$

con $\Delta = (R_F K_0 + \Psi_F K_F)^2 - 4R_F K_0 K_F(\Psi_F + \delta_F) \geq 0$ y donde $K_b > 0$ indica el tamaño mínimo de población viable de mosquitos no infectados y $K_* > K_F$. Luego Campo-Duarte *et al.* [27] realizan un análisis de estabilidad local haciendo un estudio de los valores propios de manera analítica para el punto de equilibrio x_2 y utilizando el método Monte Carlo para hacer un cálculo numérico de los valores propios para el resto de los puntos de equilibrio, utilizando los valores de parámetros referenciales de la tabla 5.2. Para complementar, en esta memoria se realizó un nuevo retrato de fase del sistema que se muestra en la figura 5.1, utilizando los valores de parámetro de la tabla 5.2.

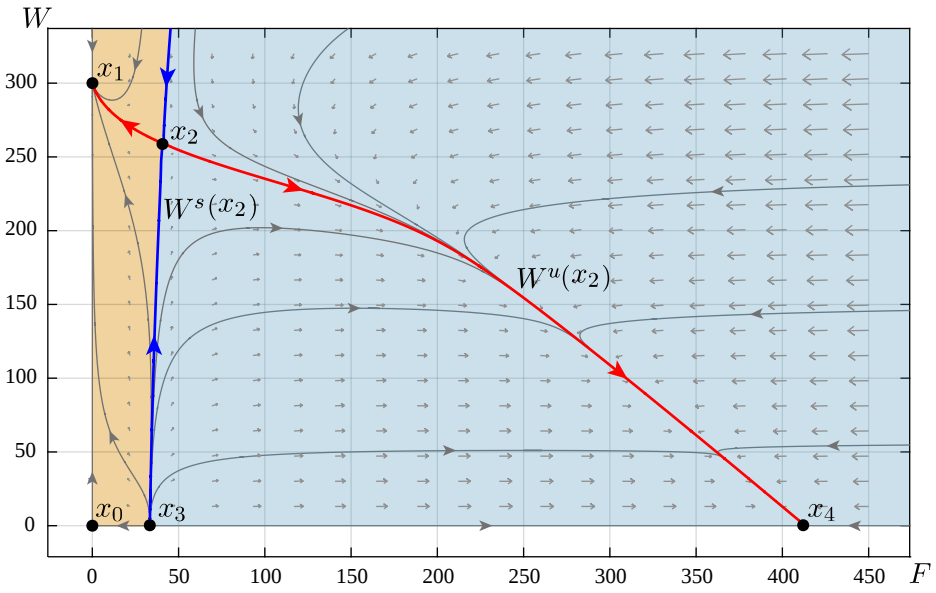


Figura 5.1: Retrato de fase del sistema (5.1) en el plano (F, W). La variedad estable de x_2 es representada por la curva en azul, y la inestable en rojo. La cuenca de atracción de x_1 es la región naranja y la cuenca de atracción de x_4 es la región celeste.

En la figura 5.1 la curva de la variedad estable de x_2 está en azul y la inestable en rojo. Las cuencas de atracción de x_1 y x_4 son las regiones naranja y celeste respectivamente. Además, con respecto a la estabilidad de los puntos de equilibrio se cumple lo siguiente

i. Hay dos puntos silla, x_0 representando la extinción de ambas especies y x_2, que es la coexistencia inestable de ambas especies.

ii. Hay un nodo repulsor x_3, representando la extinción de mosquitos con *Wolbachia*.

iv. Hay dos nodos atractores x_1 y x_4. Cuando $t \to \infty$ se alcanza uno de los dos puntos de equilibrio, dependiendo de las condiciones iniciales. Si $(F(0), W(0))$ está al lado derecho de $W^s(x_2)$, en la región azul del retrato de fase 5.1, entonces se alcanza el equilibrio x_4 lo que significa que los mosquitos con *Wolbachia* se extinguen y persisten los mosquitos no infectados. En cambio, si $(F(0), W(0))$ está al lado izquierdode $W^s(x_2)$, en la región anaranjada del retrato de fase 5.1, se alcanza el equilibrio x_1, lo que significa que los mosquitos con *Wolbachia* persisten en el tiempo y los mosquitos no infectados se extinguen.

Parámetros	Valores
Ψ_F	0.32667
δ_F	0.03333
K_W	300
K_F	374
K_0	30
R_W	0.14667

Tabla 5.2: Valores de parámetros referenciales, obtenidos por Campo-Duarte *et al.* [27].

El sistema dinámico (5.1) es competitivo, eso significa que al aumentar el tamaño de cualquiera de las poblaciones, tiende a decrecer la tasa de crecimiento de la otra población. De acuerdo con este principio, dos especies (o subpoblaciones) que compiten por los mismos recursos no pueden coexistir (o coexisten de manera inestable), y solo una de ellas finalmente debe persistir en la localidad. Es decir, el sistema (5.1) exhibe biestabilidad, lo que se ve reflejado en dos cuencas de atracción en el retrato de fase del sistema, cada una para una especie en ausencia de la otra. Ver figura 5.1.

Finalmente, Campo-Duarte *et al.* [27] demuestran que el resultado final de la competencia depende esencialmente de la frecuencia de la infección por *Wolbachia*. Las hembras infectadas con Wolbachia, a pesar de su menor aptitud individual, tienen más posibilidades de producir descendencia viable que sus coetáneos no infectados debido al fenotipo de incompatibilidad citoplásmica inducida por la infección por *Wolbachia*, mostrando que la coexistencia de dos subpoblaciones de mosquitos es inestable. Además, Campo-Duarte *et al.* [27] aplican un enfoque de control óptimo con un criterio de optimización que busca minimizar el tiempo total de la implementación junto con sus costos subyacentes y con ésto diseñan programas de intervención de control basados en la liberación periódica de mosquitos hembras infectadas con *Wolbachia* para establecer la infección *wMelPop Wolbachia* en la localidad objetivo, garantizando el reemplazo de la población con mosquitos infectados con *Wolbachia* a pesar de su efecto negativo sobre la aptitud individual del mosquito.

5.3. Modelo con difusión espacial

Como vimos en la sección 1.1.1, podemos considerar una extensión natural del modelo (5.1), tomando en cuenta que la población se dispersa por difusión lineal. Entonces se puede obtener un modelo con propagación espacial unidimensional, agregando a (5.1) difusión en un dominio acotado $x \in \Omega = [0, s]$ y factorizando de manera conveniente, tenemos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales parciales

$$\begin{cases} \frac{\partial F}{\partial t} = \left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right) F\left(\frac{F}{K_0} - 1\right) - \delta_F F + D_F \frac{\partial^2 F}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial W}{\partial t} = \frac{W}{K_W}(K_W - F - W)R_W + D_W \frac{\partial^2 W}{\partial x^2}, \end{cases} \tag{5.4}$$

donde las constantes de difusión D_F, D_W para mosquitos sin *Wolbachia* y con *Wolbachia* respectivamente, son todas positivas. Estas constantes nos indican que tan eficientemente los individuos se dispersan en el tiempo y espacio, y si hacemos $D_F = D_W = 0$ recobramos el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias original (5.1) donde no hay difusión espacial de individuos. Dado que las hembras infectadas con *Wolbachia* tienen una menor aptitud individual, se asumirá que $D_W \leq D_F$. Además, para (5.4) se consideran las siguientes condiciones de frontera

$$\frac{\partial F}{\partial x}\Big|_{x\in\partial\Omega} = \frac{\partial W}{\partial x}\Big|_{x\in\partial\Omega} = 0,$$

las cuales nos indican que no hay flujo de individuos en $\partial\Omega$, es decir, los mosquitos no salen ni entran del dominio Ω. Como hemos visto en la sección 1.1.1, esta clase de condiciones de borde se satisfacen con soluciones del tipo de frente de ondas, las cuales serán de nuestro principal interés.

Para disminuir la cantidad de variables y adimensionalizar el sistema, se considera el siguiente cambio de coordenadas y parámetros dados por

$$x \to \frac{x}{S}, \quad t \to \frac{D_F}{S^2}t, \quad D = \frac{D_W}{D_F}, \quad S = \frac{s^2}{D_F},$$

obteniéndose el siguiente sistema de EDP normalizado

$$\begin{cases} \frac{\partial F}{\partial t} = S\left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right) F\left(\frac{F}{K_0} - 1\right) - S\delta_F F + \frac{\partial^2 F}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial W}{\partial t} = S\frac{W}{K_W}(K_W - F - W)R_W + D\frac{\partial^2 W}{\partial x^2}, \end{cases} \tag{5.5}$$

con dominio $x \in \Omega^* = [0, 1]$. Notemos que el parámetro D cumple que $0 < D \leq 1$ y ahora el tamaño del dominio queda explícitamente representado por el parámetro S en (5.5). Este es el modelo que nos ayudará a responder la pregunta de cómo se propagan los mosquitos *Aedes aegypti* silvestres e infectados con *Wolbachia* en el tiempo y el espacio. Al igual como vimos en la sección 1.1.1, la dispersión de insectos puede verse como un fenómeno de frente de onda, y es por eso que estamos buscando soluciones del tipo de onda viajera para el sistema (5.5). Además, recordando que si una solución del tipo de onda viajera existe, entonces puede ser escrita como en (1.4), entonces se considera el cambio

$$F(x,t) = F(x-ct) = F(z), \qquad W(x,t) = W(x-ct) = W(z), \qquad z = x - ct, \tag{5.6}$$

donde $c > 0$ es la velocidad de la onda. Entonces sustituyendo (5.6) en (5.5) se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias de segundo orden:

$$\begin{cases} -c\dot{F} = S\left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right)F\left(\frac{F}{K_0}-1\right) - S\delta_F F + \ddot{F}, \\ -c\dot{W} = S\frac{W}{K_W}(K_W - F - W)R_W + D\ddot{W}, \end{cases} \tag{5.7}$$

y finalmente podemos escribir (5.7) como un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{cases} \frac{dF}{dz} = V_F, \\ \frac{dW}{dz} = V_W, \\ \frac{dV_F}{dz} = S\delta_F F - cV_F - S\left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right)F\left(\frac{F}{K_0}-1\right), \\ \frac{dV_W}{dz} = \frac{W}{DK_W}(F+W-K_W)R_W S - \frac{c}{D}V_W, \end{cases} \tag{5.8}$$

donde F y W mantienen la interpretación del modelo base (5.1) y V_F y V_W representan la tasa de cambio de mosquitos sin *Wolbachia* y con *Wolbachia* respectivamente. Las coordenadas

$$(F(z), W(z), V_F(z), V_W(z))$$

son biológicamente factibles cuando tienen coordenada $(F(z), W(z))$ positivas, es decir, cuando pertenecen a Λ definido por:

$$\Lambda = \{(F, W, V_F, V_W) \in \mathbb{R}^4 \mid F, W \geq 0\}.$$

Ahora todas las soluciones de (5.8) son soluciones del tipo de onda viajera de (5.4). Más aún, las soluciones heteroclínicas uniendo puntos de equilibrio de (5.8) son las soluciones del tipo de frente de onda de (5.4) y serán en las que nos enfocaremos en el resto de este capítulo. Recordemos que debido a (5.6) cuando $t \to \infty$ en el sistema de ecuaciones diferenciales parciales original (5.4), implica que en el sistema de ecuaciones ordinarias (5.8) la variable independiente $z \to -\infty$.

Supongamos que p es un punto de equilibrio de (5.8) con la totalidad de la población infectada con *Wolbachia* o bien un punto de equilibrio de coexistencia. Entonces, nos interesan las variedades invariantes inestables $W^u(p)$, ya que todas las órbitas que la componen convergen al punto de equilibrio p cuando $z \to -\infty$, y de esa manera corresponden a soluciones que convergen a p cuando $t \to \infty$ en el sistema de ecuaciones diferenciales parciales original (5.4). Es decir:

$$t > 0 \Longleftrightarrow z < 0.$$

5.3.1. Puntos de equilibrio

El sistema (5.8) tiene 5 puntos de equilibrio en las coordenadas (F, W, V_F, V_W), los cuales son x_0,x_1,x_2,x_3 y x_5 definidos de la siguiente manera

$$x_0 = (0,0,0,0), \qquad x_1 = (0, K_W, 0, 0), \qquad x_2 = (F_c, W_c, 0, 0)$$
$$x_3 = (K_b, 0, 0, 0), \qquad x_4 = (K_*, 0, 0, 0),$$

donde K_b, K_*, F_c y W_c vienen dados por

$$K_b = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F - \sqrt{\Delta}}{2R_F}, \qquad F_c = \frac{K_0\left(\Psi_F(K_F - K_W) + \delta_F(K_F + K_W)\right)}{\Psi_F(K_F - K_W) + \delta_F K_W},$$
$$K_* = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F + \sqrt{\Delta}}{2R_F}, \qquad W_c = K_W - F_c,$$

con $\Delta \geq 0$, donde

$$\Delta = \Delta(K_0, \delta_F) = (R_F K_0 + \Psi_F K_F)^2 - 4 R_F K_0 K_F (\Psi_F + \delta_F)$$

Notemos que estos puntos de equilibrio son análogos a los puntos de equilibrio encontrados para el modelo sin difusión (5.1). Aquí, el punto de equilibrio del origen x_0 representa la extinción de ambas poblaciones de mosquitos, x_1 es un punto de equilibrio en el eje W donde sólo hay mosquitos con *Wolbachia*, x_3 y x_4 son puntos de equilibrio en el eje F con sólo población de mosquitos silvestres sin *Wolbachia*, finalmente x_2 es un punto de equilibrio que se encuentra en el interior de Λ, el cual representa la coexistencia de ambas poblaciones de mosquitos.

Antes de estudiar las condiciones que se deben cumplir para que estos puntos de equilibrio se encuentren en Λ y sean biológicamente viables, definiremos las siguientes regiones abiertas en el plano (K_0, δ_F):

$$\begin{aligned}
\mathbf{I} \cup \mathbf{II} &= \{(K_0, \delta_F) \in \mathbb{R}^2_+ \mid W_c(K_0, \delta_F) < 0\}, \\
\mathbf{III} &= \{(K_0, \delta_F) \in \mathbb{R}^2_+ \mid W_c(K_0, \delta_F) > 0 \ \mathbf{y} \ \Delta(K_0, \delta_F) < 0\}, \\
\mathbf{IV} &= \{(K_0, \delta_F) \in \mathbb{R}^2_+ \mid \Delta(K_0, \delta_F) > 0\}.
\end{aligned}$$

En la figura 5.2 podemos ver estas regiones y sus fronteras en el plano (K_0, δ_F).

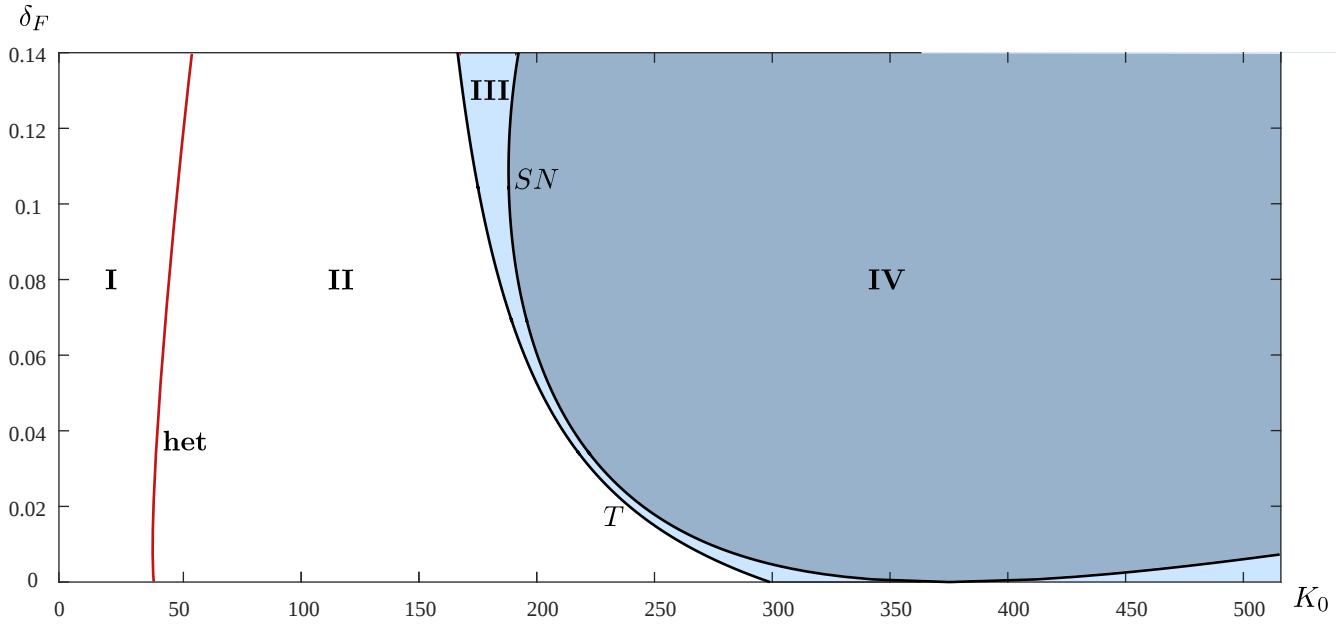


Figura 5.2: Diagrama de bifurcación parcial para el modelo (5.8). Se pueden ver las curvas Ty SN, así como las regiones abiertas **I**,**II**, **III** y **IV** en el plano (K_0, δ_F). En la región $\mathbf{I} \cup \mathbf{II}$ todos los puntos de equilibrio tienen coordenadas (F, W) no negativas. En la región **III** el punto de equilibrio x_2 para a tener coordenada W negativa, colapsando con el punto de equilibrio x_3 con una bifurcación transcrítica dada por la curva T. Finalmente en la curva SN los equilibrios x_3 y x_4 colapsan entre sí en una bifurcación silla-nodo, pasando a la región **IV** donde sólo están los puntos de equilibrio x_0 y x_1 con coordenadas (F, W) positivas. La curva **het** corresponde a una bifurcación heteroclínica entre el punto x_4 y x_0, encontrada buscando intersecciones transversales entre $W^u(x_4)$ y $W^s(x_0)$ para coordenadas (K_0, δ_F) representativas. Para este diagrama de bifurcación se toman valores fijos para los demás parámetros definidos en la tabla 5.2.

Lema 5.3.1. *Las siguientes afirmaciones se cumplen para el sistema 5.8:*

1. *Si* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$*, todos los equilibrios están en* Λ*.*
2. *Si* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{III}$*,* x_0*,* x_1*,* x_3 *y* x_4 *están en* Λ*.*
3. *Si* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{IV}$*, sólo* x_0 *y* x_1 *están en* Λ*.*

La prueba del Lema 5.3.1 está basado en los siguientes argumentos algebraicos. En primer lugar, F_c, W_c, K_b y K_* deben ser todos positivos, ya que representan coordenadas F y W en los puntos de equilibrio. Dada las condiciones impuestas en (5.2) la no negatividad se cumple naturalmente para F_c,K_b y K_* sin necesidad de imponer condiciones extras. La coordenada W_c presente en el punto de equilibrio x_2 experimenta cambios de signo a medida que los parámetros varían, entonces $W_c(K_0, \delta_F) = 0$ define implícitamente una curva T en el plano (K_0, δ_F) dada por

$$T = \left\{ (K_0, \delta_F) \in \mathbb{R}^2_+ \mid K_0 = K_W - \frac{\delta_F K_W K_F}{\delta_F(K_F + K_W) - (K_F - K_W)} \right\}$$

Esta curva corresponde a la frontera de la región $\mathbf{I} \cup \mathbf{II}$ en la figura 5.2. Luego, si $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$ entonces tenemos que $W_c > 0$ y por lo tanto el punto de equilibrio x_2 de coexistencia está en el interior de Λ, por otro lado, cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{III} \cup \mathbf{IV}$ entonces $W_c < 0$ y por lo tanto el punto de equilibrio x_2 no está en Λ. Para el caso de que $(K_0, \delta_F) \in T$, entonces podemos verificar que $F_c = K_b$ entonces el punto de equilibrio x_2 coincide con x_3 a lo largo de la curva T.

Además, es claro que la condición $\Delta \geq 0$ es necesaria para tener a los puntos de equilibrio x_3 y x_4 en Λ. Entonces hacemos $\Delta(K_0, \delta_F) = 0$ que define implícitamente una curva SNen el plano (K_0, δ_F) dada por

$$SN = \left\{ (K_0, \delta_F) \in \mathbb{R}^2_+ \mid K_0 = \frac{K_F(-2\delta_F^2 + \delta_F\psi_F + \psi_F^2) \pm 2\sqrt{\delta_F K_F^2(\delta_F - \psi_F)^2(\delta_F + \psi_F)}}{(\delta_F - \psi_F)^2} \right\}$$

Esta curva corresponde a la frontera de la región $\mathbf{IV}$ en la figura 5.2. Luego, si $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ entonces tenemos que $\Delta > 0$ y por lo tanto los puntos de equilibrio x_3 y x_4 se encuentran en Λ. Por otro lado, cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{III}$ entonces $\Delta < 0$ y los puntos de equilibrio x_3 y x_4 desaparecen. Cuando $(K_0, \delta_F) \in SN$ entonces $K_* = K_b$, implicando que los puntos de equilibrio x_3 y x_4 coinciden a lo largo de esta curva. Finalmente la curva **het** en la figura 5.2 es una bifurcación heteroclínica entre los equilibrios x_4 y x_0. Esta curva fue encontrada al buscar intersecciones transversales entre $W^u(x_4)$ y $W^s(x_0)$ para puntos representativos y luego interpolando una curva suave. Esta bifurcación divide las regiones **I** y **II**, ocurriendo cuando el sistema presenta los cinco puntos de equilibrio en el dominio Λ. Esto completa la prueba del Lema 5.3.1

5.3.2. Estabilidad de los puntos de equilibrio y bifurcaciones

Para hacer un estudio de estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema es necesario tomar valores de parámetros fijos dados por la tabla 5.2, debido a que las expresiones analíticas para los valores propios son muy extensas y no es posible obtener una buena interpretación de ellas con las herramientas que contamos.

Además, asumiremos valores para los parámetros que no se encuentran en la tabla 5.2, los cuales serán $c = 1$, $D = 0{,}9$ y $S = 1$. Para estos valores y por medio de un análisis de valores propios de los puntos de equilibrio, el teorema Hartman-Grobman nos permite obtener el siguiente resultado

Lema 5.3.2. *Las siguientes afirmaciones se cumplen para el sistema (5.8):*

1. x_0 *es un equilibrio tipo silla, con* $dim(W^s) = 3$ *y* $dim(W^u) = 1$, *para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II} \cup \mathbf{III} \cup \mathbf{IV}$.
2. x_1 *es un equilibrio tipo silla, con* $dim(W^s) = 2$ *y* $dim(W^u) = 2$, *para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II} \cup \mathbf{III} \cup \mathbf{IV}$.
3. x_2 *es un equilibrio tipo silla, con* $dim(W^s) = 3$ *y* $dim(W^u) = 1$, *para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$.
4. x_3 *es un equilibrio atractor, para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$. *Para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{III}$ *el punto* x_3 *es un equilibrio tipo silla, con* $dim(W^s) = 3$ *y* $dim(W^u) = 1$
5. x_4 *es un equilibrio tipo silla, con* $dim(W^s) = 2$ *y* $dim(W^u) = 2$, *para* $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II} \cup \mathbf{III}$.

Recordemos que nos interesa encontrar aquellas órbitas que convergen a puntos de equilibrio con *Wolbachia* cuando $z \to -\infty$, es decir, nuestro interés primario es la variedad inestable del punto de equilibrio x_1, el cual representa a la totalidad de la población con *Wolbachia*, y nuestro interés secundario es la variedad inestable de x_2, que representa un punto de coexistencia inestable.

Por los lemas 5.3.1 y 5.3.2, podemos concluir que la curva Tcorresponde a una bifurcación transcrítica que ocurre en x_2 y x_3. Más aún, de los lemas 5.3.1 y 5.3.2 podemos deducir que la curva SNcorresponde a una bifurcación silla nodo de los equilibrios x_3 y x_4. En definitiva, la figura 5.2 muestra las curvas de bifurcación del sistema que dividen el primer cuadrante del plano de parámetros (K_0, δ_F) en tres regiones abiertas e involucran a los equilibrios x_2, x_3 y x_4. La dinámica del sistema (5.8) cambia cualitativamente si los valores de parámetros (K_0, δ_F) se mueven desde una de estas regiones abiertas a otra diferente, cruzando las curvas de bifurcación Ty SN. Para completar el análisis de las bifurcaciones locales encontradas podemos analizar cómo estos puntos de equilibrio pasan por estas transiciones y veremos las consecuencias de las bifurcaciones en la dinámica del sistema. Como hemos visto, si nos situamos en la región $\mathbf{I} \cup \mathbf{II}$ entonces todos los puntos de equilibrio se encuentran en Λ, pero a medida que los parámetros $(K_0, \delta_F) \in T$ ocurre una bifurcación transcrítica, para la cual el punto de equilibrio x_2 coincide con x_3 en el eje F, intercambiando sus estabilidades a medida que (K_0, δ_F) entra a la región **III**. Cuando (K_0, δ_F) está en la región **III** el punto de equilibrio x_2 pasa a tener coordenada F negativa luego de haber coincidido con x_3. Ahora el punto de equilibrio x_3 pasa de ser un atractor a un equilibrio tipo silla debido al intercambio de estabilidades con x_2 ocurrido en la curva transcrítica.

Cuando los parámetros (K_0, δ_F) pasan desde la región **III** a la **IV**, cruzan la curva SNcorrespondiente a una bifurcación silla nodo. En esta curva los puntos de equilibrio x_3 y x_4 coinciden en un mismo punto al hacerse $\Delta = 0$. Cuando ya $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{IV}$ estos equilibrios han desaparecido luego de haber colapsado entre ellos. Los puntos de equilibrio x_0 y x_1 no pasan por ninguna de estas bifurcaciones locales, pero en la sección 5.3.4 veremos que hay bifurcaciones heteroclínicas ocurriendo para valores de parámetros en estas regiones, en donde todos los puntos de equilibrio participan, incluyendo a x_0 y x_1. En particular la curva **het** de la figura 5.2 hace que la dinámica del sistema (5.8) cambie cualitativamente.

5.3.3. Planos invariantes

Para comenzar el estudio de la dinámica del sistema (5.8) en el espacio de fase de cuatro dimensiones, nos podemos restringir a estudiar conjuntos invariantes de menor dimensión. Nos centramos en buscar planos invariantes en el sistema (5.8) los cuales nos pueden ayudar a comprender la dinámica del sistema un poco mejor y conocer una parte del espacio de fase del sistema confinado a un plano 2D.

Es fácil verificar, que el sistema restringido al plano (F, V_F) es invariante, ya que al reemplazar $W = 0$ y $V_W = 0$ en el sistema (5.8) obtenemos

$$\begin{cases} \dot{F} = V_F \\ \dot{W} = 0 \\ \dot{V}_F = S\delta_F F - cV_F - S\left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right)F\left(\frac{F}{K_0} - 1\right) \\ \dot{V}_W = 0 \end{cases}$$

y en efecto, cuando estamos en el plano (F, V_F) el flujo del sistema sólo tiene componentes F y V_F. Entonces el sistema restringido a este plano invariante puede reescribirse como un sistema de dos dimensiones dado por

$$\begin{cases} \dot{F} = V_F \\ \dot{V}_F = S\delta_F F - cV_F - S\left(\Psi_F - \frac{R_F}{K_F}(F+W)\right)F\left(\frac{F}{K_0} - 1\right) \end{cases} \tag{5.9}$$

El sistema (5.9) tiene 3 puntos de equilibrio; x_0, x_3 y x_4. Estos equilibrios son los mismos encontrados en el sistema de cuatro dimensiones (5.8). Reutilizaremos sus nombres por simplicidad pero notando que contienen sólo las coordenadas (F, V_F).

$$x_0 = (0,0), \qquad x_3 = (K_b, 0), \qquad x_4 = (K_*, 0),$$

donde K_b y K_* vienen dados por

$$K_b = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F - \sqrt{\Delta}}{2R_F}, \qquad K_* = \frac{R_F K_0 + \Psi_F K_F + \sqrt{\Delta}}{2R_F}.$$

con $\Delta \geq 0$, donde

$$\Delta = \Delta(K_0, \delta_F) = (R_F K_0 + \Psi_F K_F)^2 - 4R_F K_0 K_F(\Psi_F + \delta_F)$$

Análogo al análisis de la sección 5.3.1, para que x_0, x_3 y x_4 estén en el primer cuadrante del plano (F, V_F) es necesario que $\Delta > 0$. Además por las secciones 5.3.1 y 5.3.2 sabemos que la curva $\Delta(K_0, \delta_F) = 0$, etiquetada como SN en la figura 5.2 es una curva de bifurcación silla-nodo, y corresponde al momento en que los puntos de equilibrio x_3 y x_4 coinciden en un único punto que llamaremos $x_{3,4}$, para luego desaparecer. Más aún, por los lemas 5.3.1 y 5.3.2 sabemos que la curva etiquetada como T corresponde a una bifurcación transcrítica y representa un cambio de estabilidad para el equilibrio x_3, pero luego de un estudio de los valores propios de x_3 en conjunto a un análisis de bifurcación realizado en AUTO podemos concluir que la bifurcación transcrítica no incide en la dinámica del plano invariante (F, V_F).

Todas estas bifurcaciones locales tienen consecuencias en el espacio de fase del plano invariante (F, V_F), el cual cambia cualitativamente sólo si los valores de parámetros (K_0, δ_F) se mueven desde una de esas regiones abiertas a otra diferente en la figura 5.2, cruzando una curva de bifurcación. La figura 5.3 muestra retratos de fase representativos no equivalentes de la dinámica de (5.9) cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$ (panel(a)), $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{het}$ (panel(b)), $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ (panel(c)), $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{SN}$ (panel(d)), $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{IV}$ (panel(e)). El código de color indica las diferentes cuencas de atracción y muestra todas sus subdivisiones y fronteras asociadas. La región anaranjada corresponde a $\mathcal{B}(-\infty)$ en la coordenada F, la región celeste corresponde a $\mathcal{B}(x_3)$ y la región gris corresponde a $\mathcal{B}(+\infty)$ en la coordenada F.

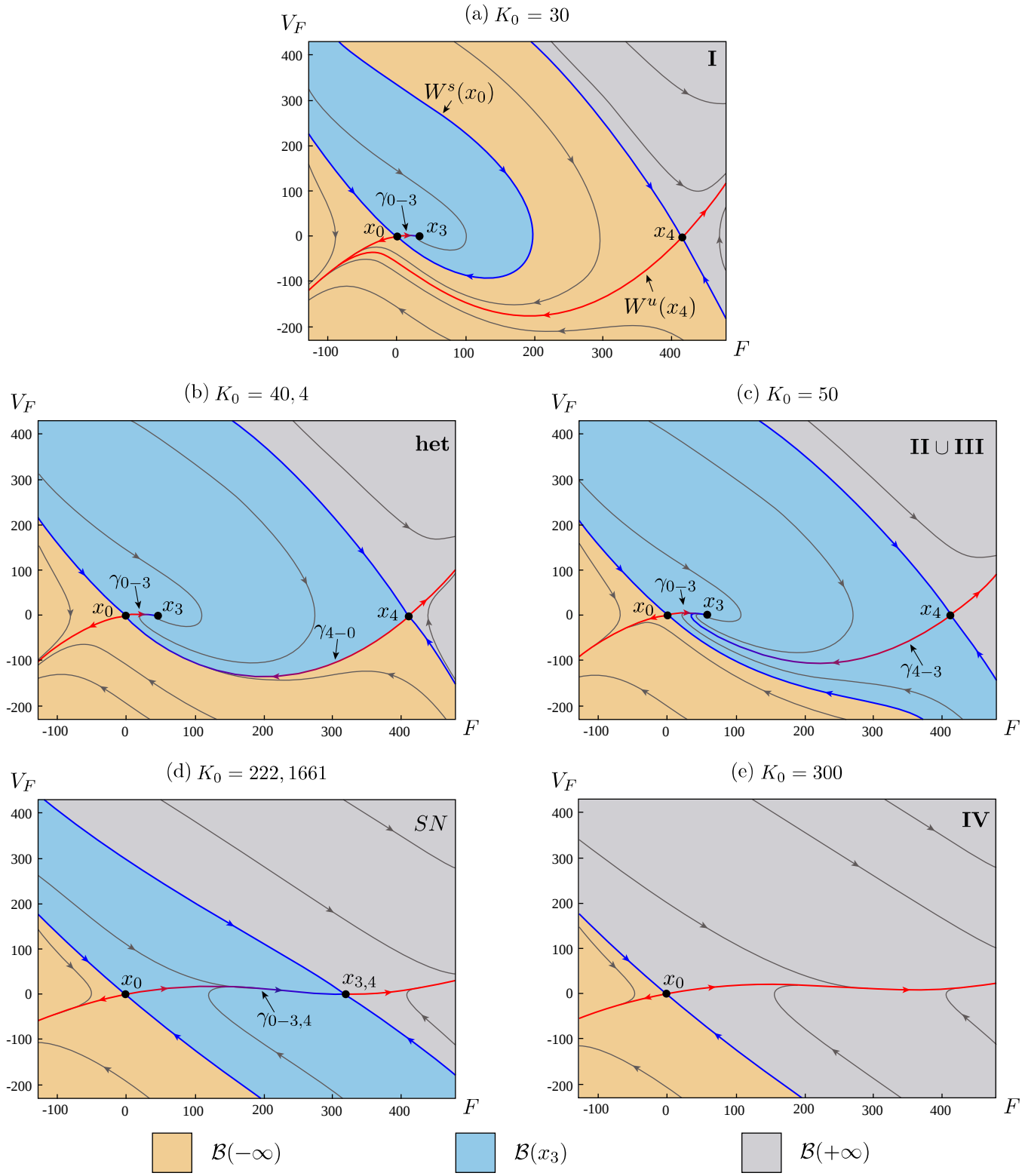


Figura 5.3: Retratos de fase para el sistema (5.9) topológicamente no equivalentes para diferentes regiones del bosquejo del diagrama de bifurcación 5.2, para $K_0 = 30 \in \mathbf{I}$ en el panel (a), $K_0 = 40,4 \in \mathbf{het}$ en el panel (b), $K_0 = 50 \in \mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ para el panel (c), $K_0 = 222,1661 \in SN$ para el panel (d) y $K_0 = 300 \in \mathbf{IV}$ para el panel (e). El código de color indica diferentes cuencas de atracción del espacio de fase. Los demás parámetros se dejan fijos con valores de la tabla 5.2.

Además de estas bifurcaciones locales, cuyos retratos de fase podemos ver en la figura 5.3 por medio de un análisis cuidadoso de las consecuencias de los fenómenos de bifurcaciones de la figura 5.2, se encuentran cinco órbitas heteroclínicas contenidas en el plano (F, V_F). Si $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$, entonces hay una órbita heteroclínica γ_{0-3} estructuralmente estable uniendo los puntos de equilibrio x_0 con x_3. Además si $(K_0, \delta_F) \in SN$ hay una bifurcación heteroclínica $\gamma_{0-3,4}$ uniendo los puntos de equilibrio x_0 con $x_{3,4}$. Más aún, cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{het}$ en la figura 5.2 se forma una conexión heteroclínica γ_{4-0} entre x_4 y x_0, y es consecuencia de la intersección transversal de $W^s(x_0)$ con $W^u(x_4)$. De hecho, a medida de que los parámetros (K_0, δ_F) cruzan esta curva desde la región **I** hacia $\mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ (o viceversa), ambas variedades invariantes intercambian su posición relativa, y es un suceso necesario para que luego sea posible que ocurra una bifurcación silla-nodo entre los puntos de equilibrio x_3 con x_4. Esta bifurcación heteroclínica se encontró evaluando el sistema en varios valores de parámetros (K_0, δ_F) representativos para los cuales ocurre una intersección transversal entre las variedades invariantes $W^s(x_0)$ y $W^u(x_4)$, para luego bosquejar la curva encontrada en la figura 5.2. Finalmente, para la región $\mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ encontramos otra órbita heteroclínica estructuralmente estable uniendo los puntos de equilibrio x_4 con x_3.

Ahora veamos con más detalles los diferentes retratos de fase. Si $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$ en la figura 5.3(a), tenemos que hay una órbita heteroclínica γ_{0-3} uniendo los puntos de equilibrio x_0 con x_3, la cual persiste cuando los parámetros se mueven a la región $\mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ (panel (b) y (c)). A medida que (K_0, δ_F) se acerca a la curva **het** desde la región **I**, la separatriz $W^s(x_0)$ se acerca al punto silla x_4. En el límite, cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{het}$ en la figura 5.3(b), la variedad estable $W^s(x_0)$ une los equilibrios x_4 con x_0 para formar una órbita heteroclínica γ_{4-0}. A medida que (K_0, δ_F) entra en la región $\mathbf{II} \cup \mathbf{III}$ cruzando la curva **het** en la figura 5.3(c) se rompe la órbita heteroclínica y las variedades invariantes $W^s(x_0)$ y $W^u(x_4)$ cambian su posición relativa, creándose otra órbita heteroclínica γ_{4-3} debido a que $W^u(x_4)$ une los equilibrios x_4 con x_3. Cuando (K_0, δ_F) se acerca a la curva **SN** desde la región $\mathbf{II} \cup \mathbf{III}$, los puntos de equilibrio x_3 y x_4 que están unidos por la órbita heteroclínica γ_{3-4} comienzan a acercarse. En el límite, cuando $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{SN}$ en la figura 5.3(d) ambos equilibrios coinciden en un mismo punto $x_{3,4}$ y ahora la órbita heteroclínica que unía los puntos de equilibrio x_0 con x_3, está uniendo los únicos dos puntos de equilibrio que hay en el retrato de fase, x_0 con $x_{3,4}$, y la etiquetamos como $\gamma_{0-3,4}$. Finalmente, cuando (K_0, δ_F) cruza la curva SN pasando a la región **IV** en la figura 5.3(e), el punto de equilibrio $x_{3,4}$ desaparece, persistiendo sólo el equilibrio x_0.

Además del plano invariante (F, V_F), podemos verificar que el sistema restringido al plano (W, V_W) también es invariante. Podemos ver que al reemplazar $F = 0$ y $V_F = 0$ en el sistema (5.8) obtenemos

$$\begin{cases} \frac{dF}{dz} = 0, \\ \frac{dW}{dz} = V_W, \\ \frac{dV_F}{dz} = 0, \\ \frac{dV_W}{dz} = \frac{W}{DK_W}(W - K_W)R_W S - \frac{c}{D}V_W, \end{cases}$$

en efecto, cuando estamos en el plano (W, V_W) el flujo del sistema sólo tiene componentes W y V_W. Entonces después de un cambio de parámetros y un reescalamiento del tiempo dado por

$$(d, C, K) \to \left(\frac{DK_W}{R_W S}, \frac{cK_W}{R_W S}, K_W\right), \qquad t \to \frac{r_W S}{DK_W}t,$$

el sistema restringido a este plano invariante puede reescribirse como un sistema de dos dimensiones

dado por

$$\begin{cases} \dot{W} = dV_W, \\ \dot{V}_W = W(W-K) - CV_W, \end{cases} \tag{5.10}$$

donde $(d, C, K) \in \mathbb{R}^2_+$. El sistema (5.10) tiene dos puntos de equilibrio; x_0 y x_1. Estos equilibrios son los mismos encontrados en el sistema de cuatro dimensiones (5.8). Reutilizaremos sus nombres por simplicidad pero notando que contienen sólo las coordenadas (W, V_W), las coordenadas de los equilibrios x_0 y x_1 de (5.10) son:

$$x_0 = (0, 0), \qquad \text{y} \qquad x_1 = (K_W, 0).$$

La estabilidad local viene dada por sus valores propios de sus correspondientes matrices Jacobianas. En el caso del origen, la matriz Jacobiana asociada es

$$J(x_0) = \begin{pmatrix} 0 & d \\ -K & -C \end{pmatrix},$$

con valores propios $\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(C \pm \sqrt{C^2 - 4dK})$ negativos para $(d, C, K) \in \mathbb{R}^2_+$, por lo tanto el origen x_0 es un equilibrio atractor en el plano invariante (W, V_W). Para el punto de equilibrio x_1 tenemos que su matriz Jacobiana asociada es

$$J(x_1) = \begin{pmatrix} 0 & d \\ K & -C \end{pmatrix},$$

con valores propios $\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(C \pm \sqrt{C^2 + 4dK})$, uno positivo y otro negativo para $(d, C, K) \in \mathbb{R}^2_+$. Es decir, el equilibrio x_1 es un punto tipo silla. El retrato de fase del sistema (5.10) para valores de parámetros dados por la tabla 5.2 es el de la figura 5.4. El sistema (5.10) tiene una órbita heteroclínica γ_{1-0}, uniendo los puntos de equilibrio x_1 con x_0.

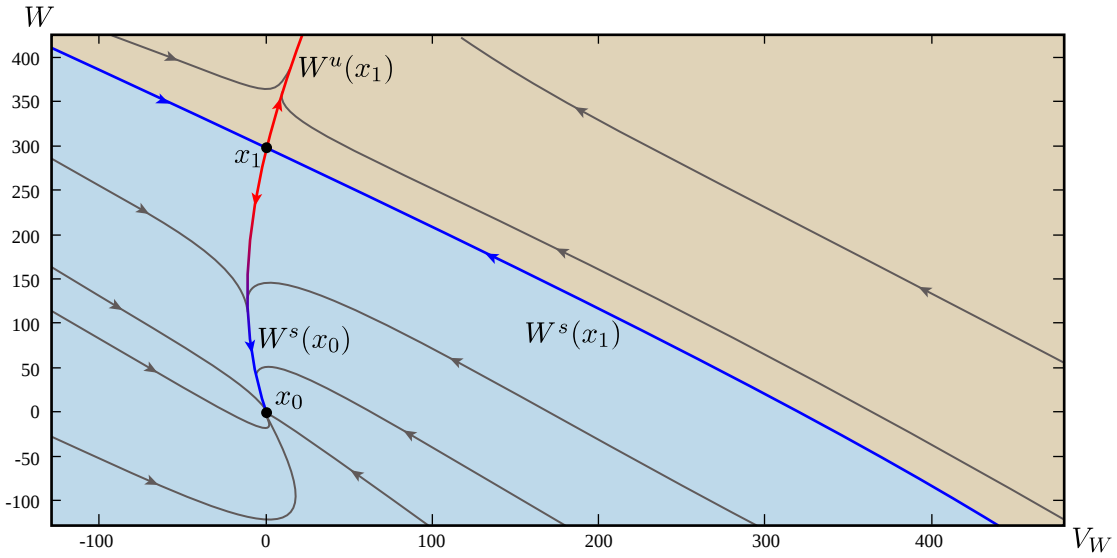


Figura 5.4: Retrato de fase del sistema (5.10) para valores de parámetros dados por la tabla 5.2. El código de color indica diferentes cuencas de atracción del espacio de fase; la región celeste es la cuenca $\mathcal{B}(x_0)$ y la región anaranjada es $\mathcal{B}(+\infty)$, para coordenadas positivas de W.

En la figura 5.5 podemos ver una representación esquemática del sistema de cuatro dimensiones (5.8), en términos de los dos planos invariantes (F, V_F) y (W, V_W) obtenidos en esta sección para el sistema (5.9) y (5.10) respectivamente, para valores de parámetros de la tabla 5.2, es decir, para la región **I** del bosquejo de bifurcación 5.2.

El origen x_0 es un punto de equilibrio que está presente en ambos planos invariantes. Además para estos valores de parámetros, el punto de coexistencia x_2 es de tipo silla con $\dim(W^s(x_2)) = 3$ y $\dim(W^u(x_2)) = 1$, que no se encuentra en ninguno de estos planos invariantes. Estos planos invariantes nos entregan una idea de cuál es la dinámica del sistema (5.8), al caracterizar las curvas heteroclínicas que hay en estos planos invariantes, las cuales definen los frentes de onda para el sistema de ecuaciones diferenciales parciales original (5.4). Sin embargo todavía queda camino que recorrer para poder caracterizar todas las órbitas heteroclínicas del sistema (5.8) en sus cuatro dimensiones, ya que las encontradas en esta sección sólo son algunas de ellas. Además aún debemos encontrar una representación de las variedades invariantes de los puntos de equilibrio.

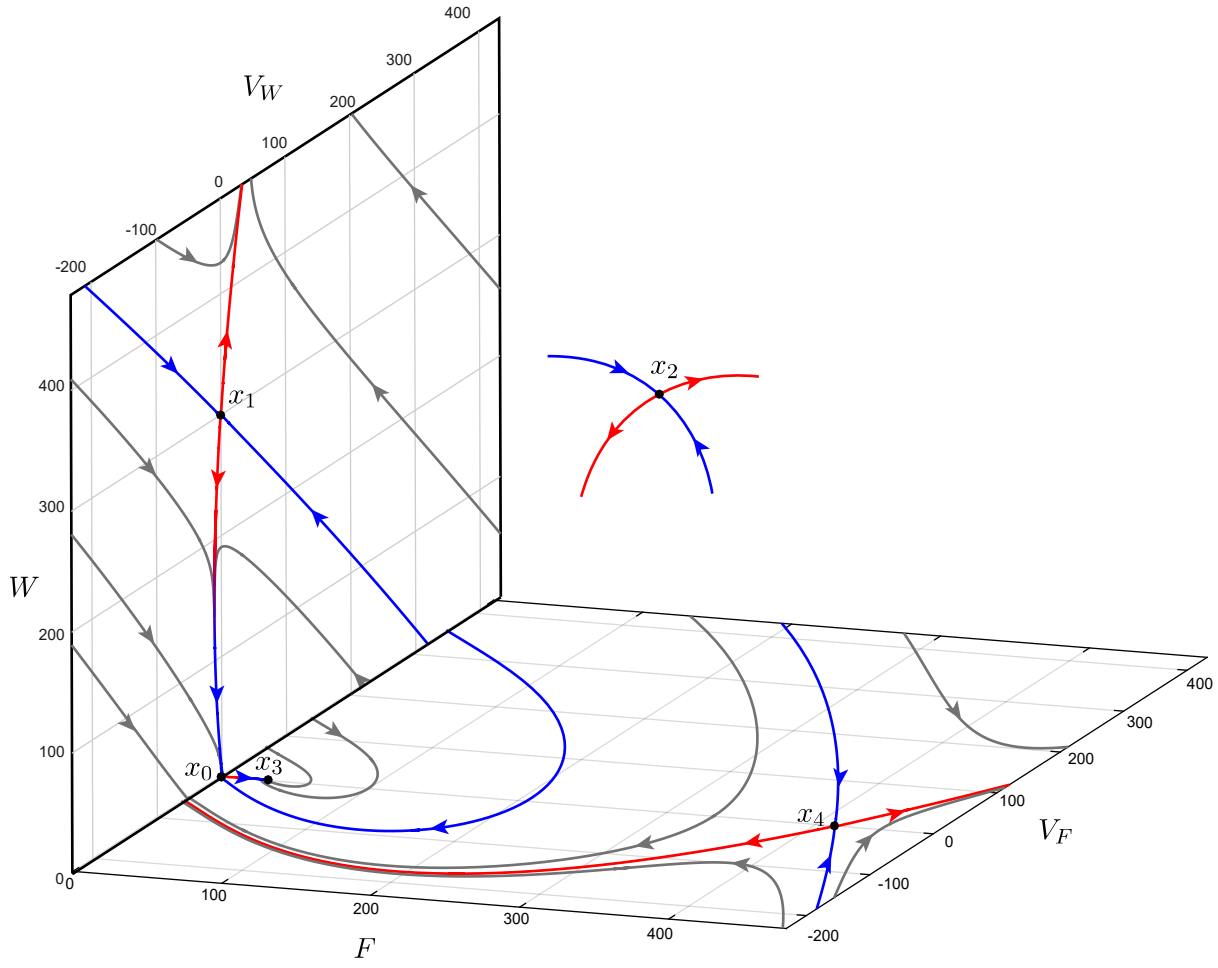


Figura 5.5: Representación del sistema de 4 dimensiones (5.8), con retratos de fase de los planos invariantes (F, V_F) y (W, V_W) para valores de parámetros de la tabla 5.2.

5.3.4. Variedades invariantes y órbitas heteroclínicas

Como hemos dicho durante este capítulo, la variedad invariante inestable $W^u(x_1)$ del equilibrio con la totalidad de la población de mosquitos infectada por *Wolbachia* x_1 es de vital importancia en nuestro estudio, ya que cualquier condición inicial en esta superficie evoluciona en una órbita en el sistema (5.8) que para $z \to -\infty$ converge a x_1, es decir, que para tiempo positivo en el modelo de ecuaciones diferenciales parciales (5.4), con $t \to \infty$ converge a x_1, de manera que a largo plazo la totalidad de la población de mosquitos estará infectado con *Wolbachia*. En la figura 5.6 podemos ver una proyección en las coordenadas (F, W, V_F) de una parte de interés de la variedad invariante inestable 2D $W^u(x_1)$ del equilibrio x_1. Las órbitas que componen esta superficie fueron obtenidas mediante las técnicas descritas en el capítulo 3 al resolver un problema de valor en la frontera con AUTO, y luego procesadas con MATLAB. La variedad invariante bidimensional $W^u(x_1)$ tiene como fronteras las variedades invariantes inestables unidimensionales $W^u(x_0)$ y $W^u(x_2)$.

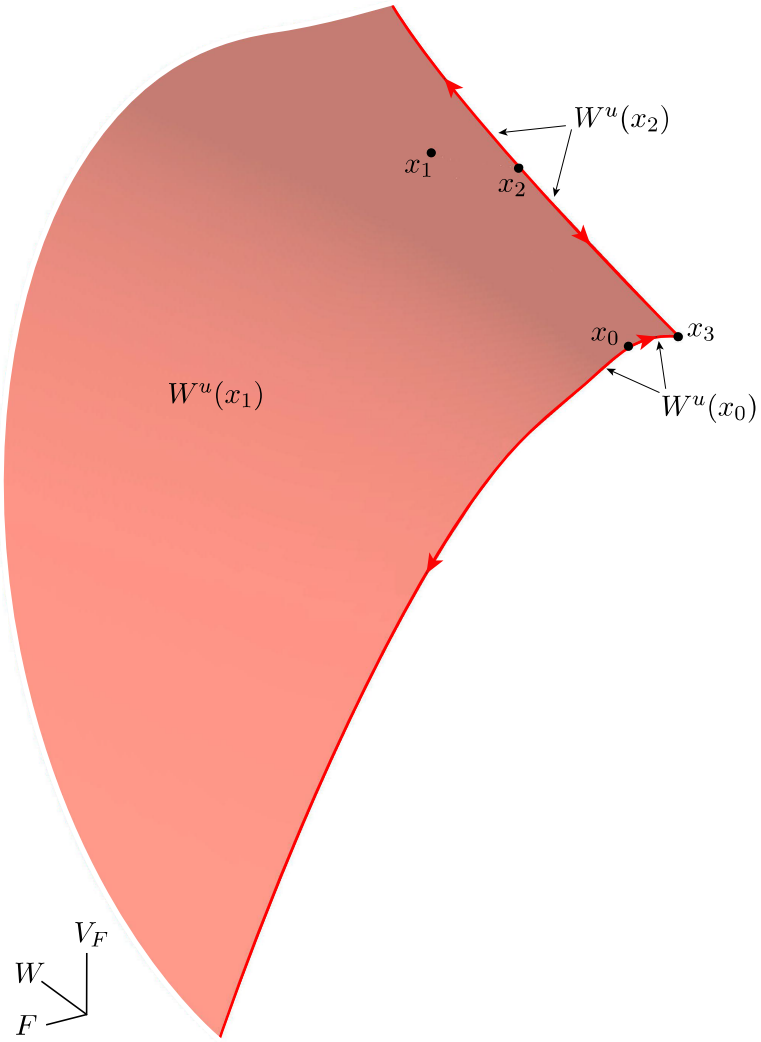


Figura 5.6: Proyección en las coordenadas (F, W, V_F) de una parte de la variedad invariante inestable 2D $W^u(x_1)$ del equilibrio con la totalidad de la población infectada con *Wolbachia*. Esta variedad invariante tiene como fronteras las variedades invariantes inestables unidimensionales de x_0 y x_2.

Como hemos visto en el capítulo 2, las órbitas heteroclínicas se caracterizan por la intersección de variedades invariantes estable con inestable de dos puntos de equilibrios diferentes, en cambio las órbitas homoclínicas se caracterizan por la intersección entre la variedad invariante estable e inestable de un mismo punto de equilibrio. Éste es el mecanismo que hemos utilizado para detectar las órbitas heteroclínicas y homoclínicas para los planos invariantes (F, V_F) y (W, V_W) de la sección anterior, sin embargo es más difícil poder detectar órbitas heteroclínicas y homoclínicas en un sistema de cuatro dimensiones como lo es (5.8). Por ejemplo, en la figura 5.7(a) podemos ver una intersección entre las variedades invariantes estable e inestable del punto de equilibrio x_1, pero esta intersección es ficticia, artefacto producido al proyectar estos objetos gráficamente en secciones de menor dimensión. Para poder detectar intersecciones entre variedades invariantes, se ideó un método para visualizar la coordenada que no se está graficando, el cual consiste en utilizar una escala de colores con respecto a la coordenada V_W que no se muestra, como se puede ver en la figura 5.7(b). De esta forma, cualquier intersección entre variedades invariantes, en la cual coincide la escala de colores, implicará que es una intersección no ficticia producto de la proyección. Es por esta razón que como vemos en la figura 5.7, no hay una órbita homoclínica involucrando el equilibrio x_1, ya que la intersección mostrada es producto de la proyección debido a que la escala de colores no coincide en la intersección.

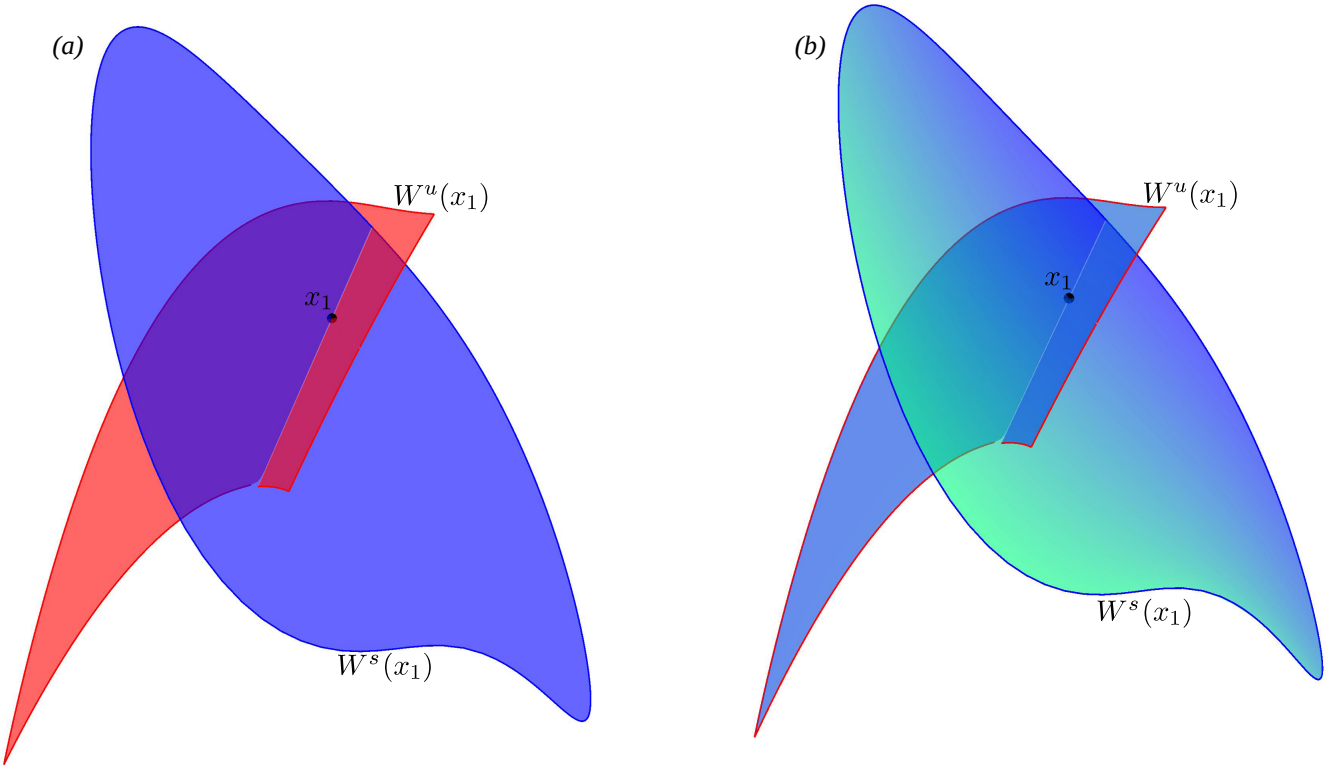


Figura 5.7: Ejemplo de una intersección ficticia producto de la proyección entre la variedad invariante $W^s(x_1)$ con $W^s(x_2)$. En el panel (a) se muestra la proyección de las variedades, cada una con un color diferente. En el panel (b) se ejemplifica que es una intersección ficticia, producto de la proyección, ya que la escala de colores no coincide en la intersección.

Con estas herramientas ahora podemos calcular todas las variedades invariantes de los puntos de equilibrio, y encontrar las órbitas heteroclínicas y homoclínicas del sistema. De esta forma, para valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$, calculamos las variedades invariantes unidimensionales inestables $W^u(x_0)$ y

$W^u(x_2)$ y bidimensionales estables e inestables $W^s(x_1)$, $W^u(x_1)$ y $W^s(x_4)$, $W^u(x_4)$, en conjunto con las variedades estables fuerte $W^{ss}(x_0)$ y $W^{ss}(x_2)$. Estos resultados se pueden ver en la figura 5.8(a). Para estos valores de parámetros también se calculó la variedad tridimensional estable $W^s(x_0)$ y el resultado se analiza en el capítulo 6, implementado un método para calcular variedades tridimensionales y una manera de visualizar cuencas de atracción de sistemas de dimensión mayor a 3, sin embargo no se agrega a la figura 5.8 por simplicidad y debido a que no aporta mayor información para el objetivo de este trabajo. Más aún, para todo el espacio de parámetros explorado sólo se calculan las variedades estables fuertes de las variedades invariantes tridimensionales, ya que no aportan mayor información. No hay órbitas homoclínicas para $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$, ésto fue verificado con el método ejemplificado en la figura 5.7. Por otro lado, se han encontrado seis órbitas heteroclínicas aisladas uniendo los puntos de equilibrio x_4 con x_0 y con x_2, a x_1 con x_0 y con x_2, a x_2 con x_3 y finalmente a x_0 con x_3. Además hay una región en donde se encuentra una cantidad no numerable de órbitas heteroclínicas uniendo los puntos de equilibrio x_1 con x_3. Este continuo de órbitas heteroclínicas está contenida en la variedad inestable $W^u(x_1)$ y se puede ver en la figura 5.8(b), como la región oscura con frontera formada por las órbitas heteroclínicas $\gamma_{1-2}, \gamma_{1-0}, \gamma_{0-3}$ y γ_{2-3}. Esta región en conjunto con su frontera es nuestro principal resultado, ya que son los frentes de onda uniendo tres puntos de equilibrio x_0, x_2 y x_3 con el equilibrio x_1, como podemos ver en la figura 5.9. Estas órbitas heteroclínicas unen estos tres equilibrios con aquel estado estacionario x_1 en donde la totalidad de los mosquitos está infectado con *Wolbachia* cuando $z \to -\infty$, o de manera análoga, cuando $t \to \infty$ en la ecuación diferencial parcial original (5.4). En la figura 5.9 tenemos algunos de estos frentes de onda representativos uniendo estos equilibrios.

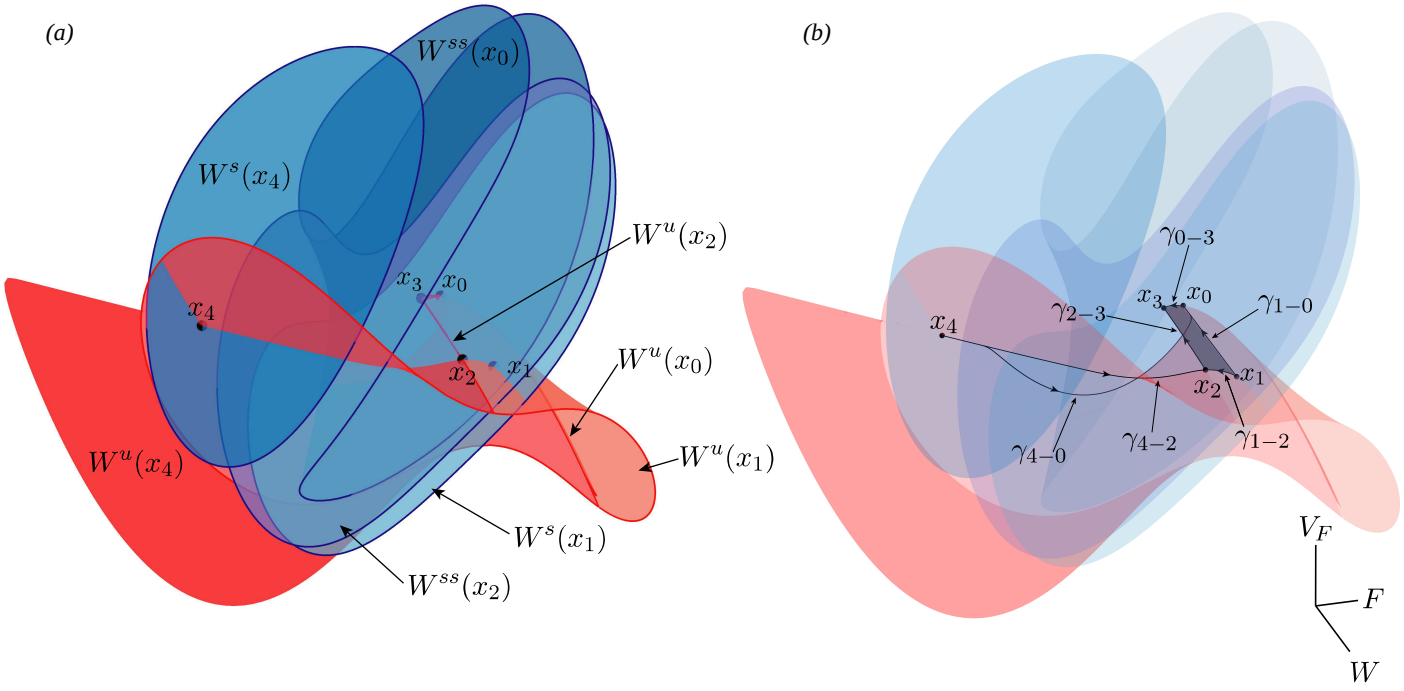


Figura 5.8: Panel(a): Proyección de variedades invariantes unidimensionales, bidimensionales y fuertes de los puntos de equilibrio del sistema (5.8) de cuatro dimensiones al hiperespacio tridimensional (F, W, V_F). Panel(b) Órbitas heteroclínicas del sistema (5.8). Los valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$. Los demás parámetros se mantienen fijos con valores de la tabla 5.2. .

En la figura 5.9 podemos ver en rojo el frente de onda γ_{1-2} que une el equilibrio de coexistencia

de mosquitos infectados y silvestres x_2 con el equilibrio de la totalidad de mosquitos infectados x_1. En azul tenemos el frente de onda γ_{1-0} que une a x_0 con x_1, una órbita heteroclínica que evoluciona desde x_0 hacia la totalidad de los mosquitos infectados x_1. Finalmente en morado tenemos una cantidad representativa del continuo de órbitas heteroclínicas uniendo el equilibrio x_3 con x_1, es decir, frentes de onda que une el equilibrio x_3 (la población sólo de mosquitos silvestres) hacia el equilibrio x_1 (que reemplaza la población de mosquitos silvestres por mosquitos infectados) a medida que $t > 0$. Hemos encontrado todas las órbitas llegando a x_1 a medida que $t > 0$, ya que de haber más, estarían contenidas en la variedad invariante inestable bidimensional $W^u(x_1)$ que tenemos completamente descrita en la vecindad de interés.

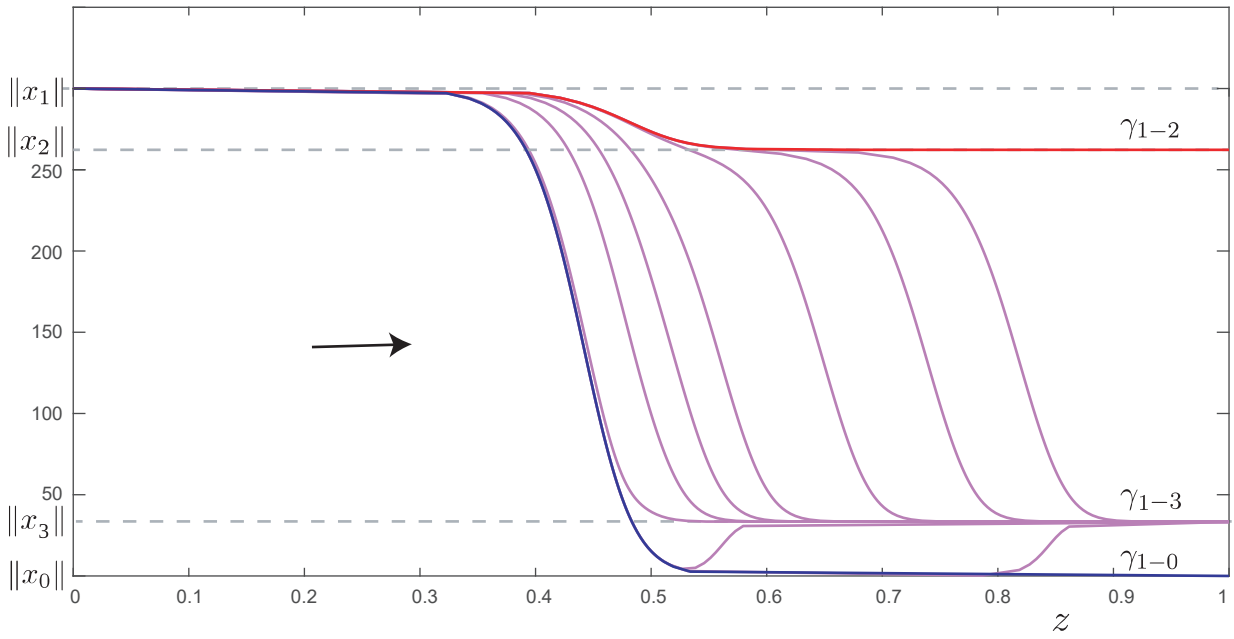


Figura 5.9: Órbitas heteroclínicas uniendo los equilibrios x_0, x_2 y x_3 con el equilibrio x_1 para $z < 0$ en el sistema (5.8), o bien para $t > 0$ para el sistema (5.4).

Para valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in$ **III** del diagrama de bifurcación 5.2, las variedades invariantes unidimensionales inestables $W^u(x_0)$ y $W^u(x_3)$ y bidimensionales estables e inestables $W^s(x_1)$, $W^u(x_1)$ y $W^s(x_4)$, $W^u(x_4)$, además de las variedades estables fuerte $W^{ss}(x_0)$ y $W^{ss}(x_3)$ son las de la figura 5.10(a). No hay órbitas homoclínicas para $(K_0, \delta_F) \in$ **III**, ésto fue verificado con el método ejemplificado en la figura 5.7. En cuanto a las órbitas heteroclínicas, se han encontrado tres de ellas, como podemos ver en la figura 5.10(b). La región en donde se encontraba una cantidad no numerable de órbitas heteroclínicas uniendo los puntos de equilibrio x_1 con x_3 ha desaparecido cuando el equilibrio x_2 colapsó con x_3 cuando $(K_0, \delta_F) \in$ **T**, de manera tal que cuando (K_0, δ_F) se acerca a T desde la región **III**, la órbita heteroclínica uniendo los equilibrios x_2 con x_3, llamada γ_{2-3} en la figura 5.8 (que es una de las fronteras de la región del continuo de órbitas heteroclínicas) desaparece de manera natural en el límite cuando $(K_0, \delta_F) \in$ **T**. Además, la otra frontera, que es la órbita heteroclínica γ_{1-2} uniendo los equilibrios x_1 con x_2, cada vez se acerca más a las dos fronteras γ_{1-0} y γ_{0-3}, de manera tal que en el límite cuando $(K_0, \delta_F) \in$ **T** la órbita heteroclínica γ_{1-2} se une a γ_{1-0} y γ_{0-3}. Por lo tanto cuando (K_0, δ_F) cruza la curva T hacia la región **III**, esta región de continuo de órbitas ha desaparecido. El equilibrio x_2 no se ha agregado a la figura debido a que su coordenada W ahora es negativa para la región **III**. Las órbitas heteroclínicas

que ahora existen son γ_{4-3}, γ_{0-3} y γ_{1-0}, esta última es de interés, representando un frente de onda uniendo los equilibrios x_1 con x_0, de manera que para $t > 0$ converge a x_1 en la ecuación diferencial parcial original (5.4). En la figura 5.11 podemos ver este frente de onda.

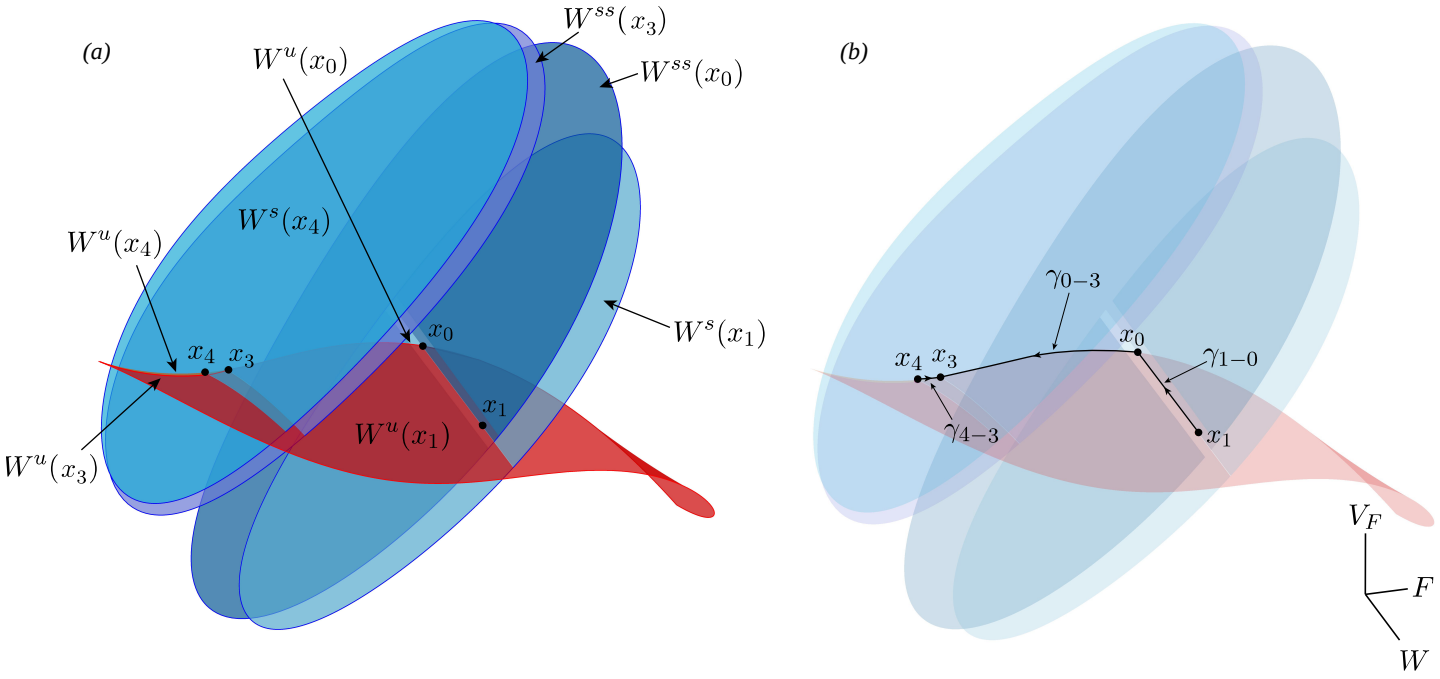


Figura 5.10: Panel(a): Proyección de variedades invariantes unidimensionales, bidimensionales y fuertes de los puntos de equilibrio del sistema (5.8) de cuatro dimensiones al hiperespacio tridimensional (F, W, V_F). Panel(b) Órbitas heteroclínicas del sistema (5.8). Los valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in$ **III**. Los demás parámetros son los de la tabla 5.2.

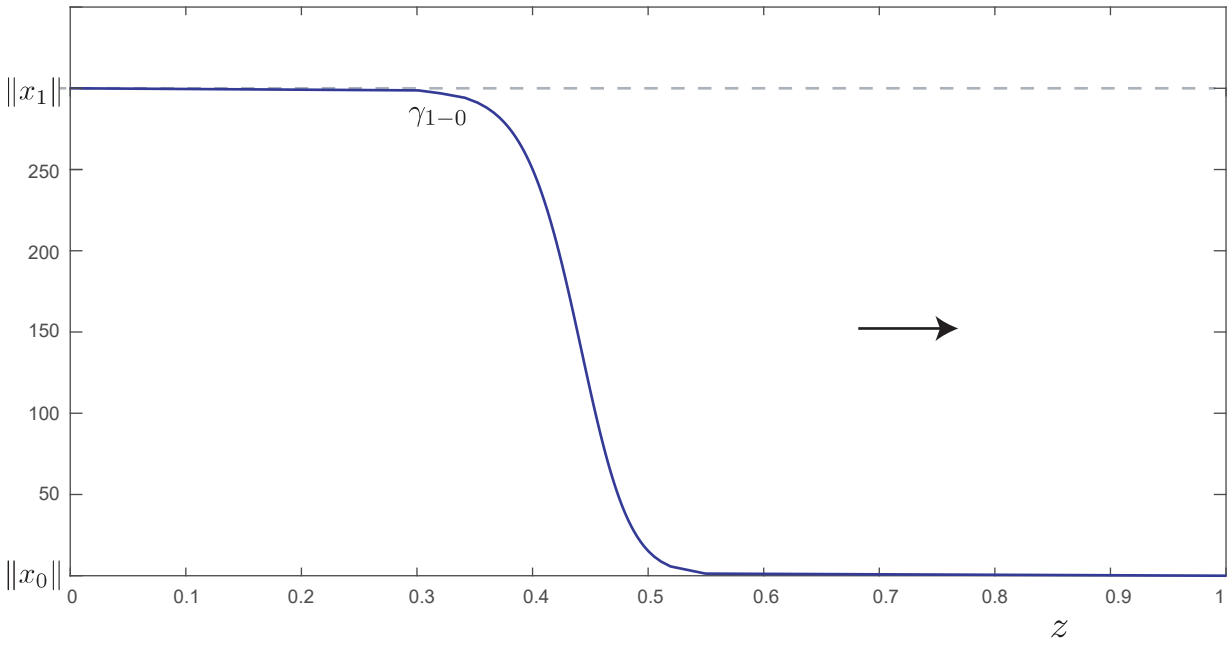


Figura 5.11: Órbitas heteroclínicas uniendo los equilibrios x_0 con x_1 para $z < 0$ en el sistema (5.8), o bien para $t > 0$ para el sistema (5.4).

Finalmente para valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in$ **IV**, ahora sólo hay dos puntos de equilibrio, ya que x_3 con x_4 colapsaron para luego desaparecer cuando los parámetros (K_0, δ_F) cruzan la curva SN desde la región **III** hacia la región **IV** y en la figura 5.12(a) tenemos la variedad invariante unidimensional inestable $W^u(x_0)$ y las variedades bidimensionales estable e inestable $W^s(x_1)$, $W^u(x_1)$, además de la variedad estable fuerte $W^{ss}(x_0)$. No hay órbitas homoclínicas para $(K_0, \delta_F) \in$ **IV**. En cuanto a las órbitas heteroclínicas, se ha encontrado sólo una, como podemos ver en la figura 5.12(b), ya que los demás puntos de equilibrio desaparecieron cuando los parámetros pasaron a la región **IV**. La órbita heteroclínica que persiste es γ_{1-0}, representando un frente de onda uniendo los equilibrios x_0 con x_1, para $t > 0$ en (5.4). En la figura 5.13 podemos ver este frente de onda.

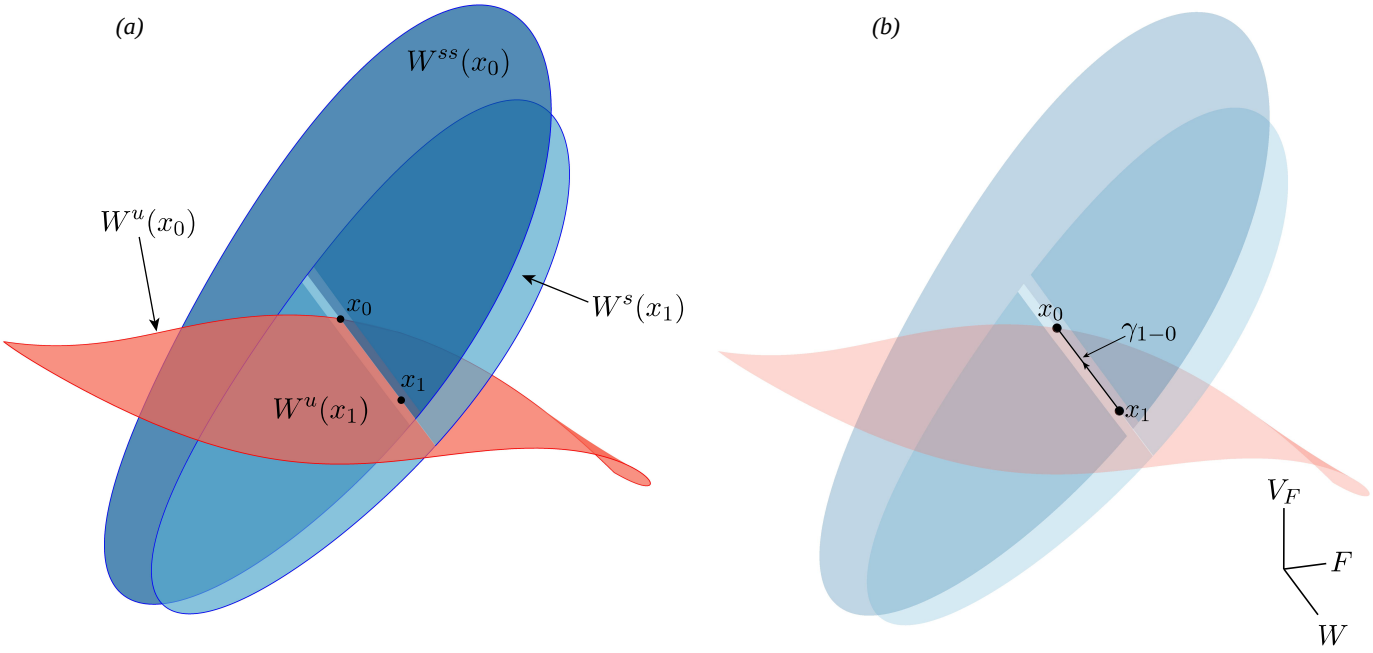


Figura 5.12: Panel(a): Proyección de variedades invariantes unidimensionales, bidimensionales y fuertes de los puntos de equilibrio del sistema (5.8) de cuatro dimensiones al hiperespacio tridimensional (F, W, V_F). Panel(b) Órbitas heteroclínicas del sistema (5.8). Los valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{IV}$. Los demás parámetros son los de la tabla 5.2.

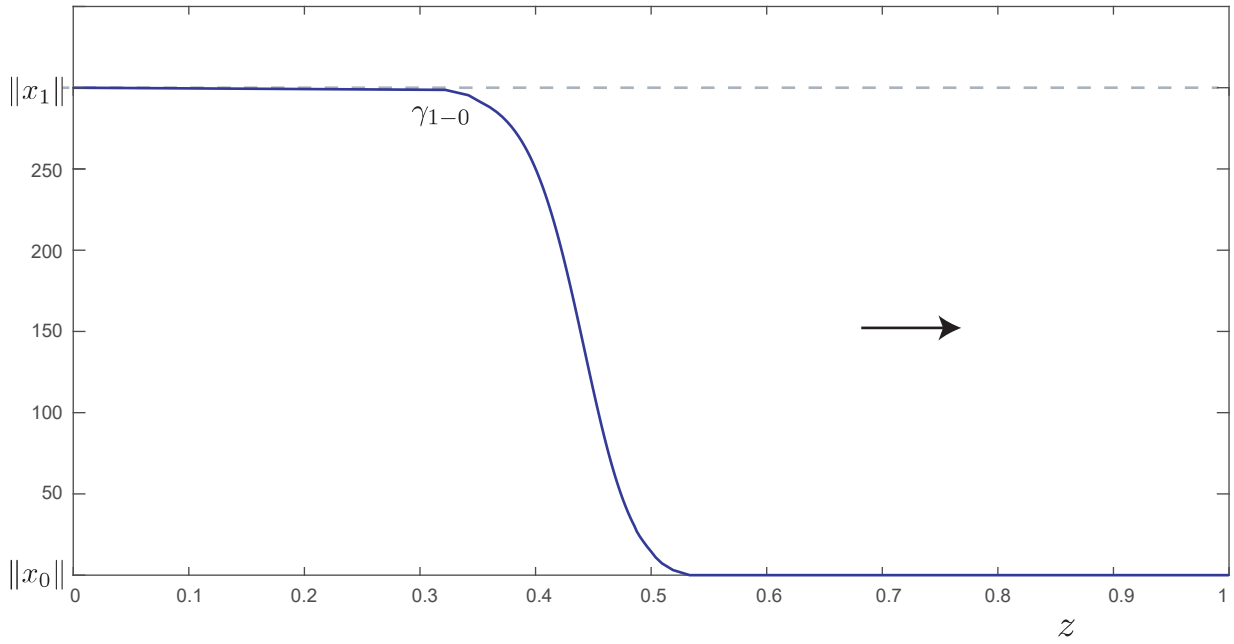


Figura 5.13: Órbitas heteroclínicas uniendo los equilibrios x_0 con x_1 para $z < 0$ en el sistema (5.8), o bien para $t > 0$ para el sistema (5.4).

5.3.5. Conclusiones

Hemos investigado una estrategia para el control de la propagación del dengue, mediante la introducción de la bacteria *Wolbachia* en la población de *Aedes aegypti*. Para lograr ésto estudiamos una extensión de un modelo de competencia de dos dimensiones de mosquitos silvestres sin *Wolbachia* y mosquitos infectados con *Wolbachia* que comparten los mismos recursos y localidad dado por (5.1), agregándole difusión espacial unidimensional para los mosquitos, obteniendo de esta manera un modelo de ecuaciones diferenciales parciales de reacción difusión (5.4). Todo el análisis se ha realizado en un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias (5.8), resultante de buscar soluciones del tipo de onda viajera en el sistema de ecuaciones diferenciales parciales. Particularmente nos centramos en soluciones heteroclínicas, las cuales se interpretan como frentes de onda, ya que se ha mostrado en la literatura que la dispersión de insectos puede estudiarse de esta manera. Luego de un cambio adecuado de coordenadas y un reescalamiento del tiempo y una reparametrización invertible nos quedamos con un modelo cualitativamente equivalente al original. Hemos mostrado que los equilibrios del modelo sin propagación y los equilibrios con propagación son análogos, manteniéndose consistente al agregar difusión espacial.

Nuestro modelo con difusión puede llegar a tener hasta cinco puntos de equilibrio en la región de coordenadas (F, W) positivas para poblaciones de mosquitos silvestres e infectados, respectivamente. Consideremos que todo el análisis referente a estabilidad de puntos de equilibrio son estudiados con respecto al sistema (5.8) al buscar soluciones del tipo de onda viajera en el sistema (5.4). Sin embargo, al volver al sistema (5.4) la estabilidad de los equilibrios se invierte, debido a que el cambio de coordenadas (5.6) implica un cambio en el sentido del tiempo.

El origen x_0 siempre es un equilibrio tipo silla, donde la dimensión de su variedad invariante estable es tres y la dimensión de su variedad invariante inestable es uno para el modelo (5.8). Además hemos mostrado que este equilibrio está presente en los dos planos invariantes encontrados, y en uno de ellos es un atractor que promueve la posibilidad de extinción de la población de mosquitos infectados con *Wolbachia*. El punto x_1 es un equilibrio que representa a la totalidad de mosquitos infectados con *Wolbachia* y es nuestro principal interés, en particular nos interesa su variedad invariante inestable, ya que cualquier condición inicial sobre esta superficie evoluciona convergiendo al equilibrio x_1 para $t > 0$ en (5.4). Hemos mostrado que este equilibrio siempre presenta coordenadas (F, W) positivas, y su estabilidad local siempre se mantiene igual independiente de los valores de parámetros. En otras palabras, el equilibrio x_1 no sufre bifurcaciones locales. Es un equilibrio tipo silla, con dimensión dos tanto para su variedad invariante estable e inestable para el modelo (5.8). Este equilibrio está presente en un plano invariante (W, V_W), para el cual las variedades invariantes de x_1 restringidas a este plano son unidimensionales. El punto x_2 es un equilibrio de coexistencia de ambas subpoblaciones. Para este punto hemos encontrado condiciones analíticas para que este equilibrio tenga coordenadas (F, W) positivas. Con respecto a su estabilidad, es un equilibrio de tipo silla con dimensión tres para su variedad invariante estable y dimensión uno para su variedad invariante inestable. Además es el único equilibrio que no está presente en los planos invariantes encontrados. Los dos equilibrios x_3 y x_4 corresponden a estados asintóticos con ciertas condiciones para que las coordenadas (F, W) sean positivas. Además, damos una representación geométrica de estas condiciones algebraicas que en conjunto con las condiciones algebraicas para el equilibrio x_2 nos dice cuántos equilibrios con coordenadas (F, W) positivas permite el sistema y la estabilidad local de estos equilibrios, según los valores de los parámetros K_0, que está relacionado con la incompatibilidad citoplasmática de la cepa de *Wolbachia*, y la tasa de mortalidad de mosquitos silvestres δ_F. Más concretamente, el plano (K_0, δ_F) está dividido en cuatro regiones $\mathbf{I} - \mathbf{IV}$. Si $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cap \mathbf{II}$ el sistema tiene cinco equilibrios con coordenadas (F, W) positivas; en la región **III**, el equilibrio x_2 deja de tener coordenada W positiva y quedan los otros cuatro equilibrios en el

sistema; y en la región **IV**, los dos equilibrios x_3 y x_4 desaparecen, mientras que x_2 se mantiene con coordenadas negativas para W, dejando en el sistema sólo dos equilibrios x_0 y x_1. Más aún, la frontera entre las regiones **III** y **IV** determina una curva de bifurcación silla nodo entre los equilibrios x_3 y x_4. Por otro lado, la frontera entre **II** y **III** es una curva de bifurcación transcrítica entre los equilibrios x_2 y x_3. Finalmente la frontera entre **I** y **II** no representa un cambio en la cantidad de puntos de equilibrio en el dominio (F, W) positivos, sino que es una bifurcación heteroclínica entre el equilibrio x_4 y x_0. La estabilidad local de los equilibrios x_3 y x_4 también ha sido descrita: en la región $\mathbf{I} \cup \mathbf{II}$, el punto x_3 es un atractor. A su vez, en la curva transcrítica T los equilibrios x_2 con x_3 intercambian de estabilidad, de manera tal que x_3 es un equilibrio de tipo silla con dimensión tres para su variedad invariante estable y dimensión uno para su variedad invariante inestable en la región **III**. El punto x_4 es un equilibrio de tipo silla mientras existe, con dimensión dos tanto para su variedad invariante estable e inestable. Los equilibrios x_3 y x_4 están presentes en el plano invariante (F, V_F) y estos equilibrios restringidos a este plano no presentan bifurcaciones. Acá, el equilibrio x_3 es un equilibrio atractor y x_4 es de tipo silla. Es un hallazgo interesante que todas estas condiciones analíticas para la existencia y estabilidad de equilibrios positivos implican expresiones algebraicas que dependen de todos los parámetros. Además de descubrir que el parámetro K_0, el cual está relacionado con la incompatibilidad citoplasmática y el efecto Allee juega un rol importante en el diagrama de bifurcación.

Ahora considerando el cambio de estabilidad debido al cambio en la dirección del tiempo presente al cambiar desde la (5.8) a (5.4) y tomando valores de parámetro $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I}$ podemos comparar los equilibrios del modelo sin difusión (5.1) con los equilibrios del modelo con difusión (5.8) en el sentido de $t > 0$. Podemos ver que para $t > 0$ el origen es de tipo silla en (5.8), con dimensión de su variedad estable uno y dimensión tres para su variedad inestable, lo cual es consistente con el modelo sin difusión espacial (5.1), en donde el origen también es un equilibrio tipo silla. El punto x_1 es un equilibrio tipo silla en (5.8) con $t > 0$, con dimensión dos tanto para su variedad invariante estable e inestable. En el sistema sin difusión (5.1) es un equilibrio atractor, y el cambio de estabilidad se fundamenta por las dos coordenadas extra en el modelo de difusión (5.8) que pueden agregar una componente repulsora. El equilibrio de coexistencia x_2 es de tipo silla en (5.8) con $t > 0$, con dimensión uno para su variedad invariante estable y dimensión tres para su variedad invariante inestable y en el sistema sin difusión (5.1) también es un equilibrio tipo silla. El punto x_3 es un equilibrio repulsor en (5.8) con $t > 0$, lo cual es consistente con el sistema sin difusión espacial (5.1), en donde este equilibrio también es un equilibrio repulsor. Finalmente el punto x_4 es un equilibrio tipo silla en (5.8) con $t > 0$, con dimensión dos tanto para su variedad invariante estable e inestable. En el sistema sin difusión (5.1) es un equilibrio repulsor y el cambio de estabilidad se fundamenta por las dos coordenadas extra en el modelo de difusión que pueden agregar una componente atractora.

Todos estos resultados analíticos son combinados con un análisis para encontrar la curva heteroclínica **het** hecho por medio del paquete de continuación Pplane utilizado en ambiente Matlab, de manera tal que se encuentran puntos aproximados en el espacio de parámetros en donde ocurre la bifurcación heteroclínica, y luego se interpola una curva suave por estos puntos. Esto nos permitió obtener un diagrama de bifurcación, mostrando los fenómenos locales y globales en las figuras 5.2. Esto nos permite identificar los mecanismos matemáticos que producen una reorganización del espacio de fase. De hecho, por medio del paquete Auto se realizó un análisis de las variedades invariantes que revela las curvas heteroclínicas que existen para cada una de las distintas regiones en el espacio de parámetros, las cuales se muestran en las figuras 5.9, 5.11 y 5.13. Más concretamente, identificamos todas las órbitas heteroclínicas que representan frentes de onda que viajan al equilibrio x_1 cuando $t > 0$, desde los equilibrios x_0, x_2 y x_3. Específicamente encontramos dos escenarios diferentes, la manera en que se reorganizan las órbitas heteroclínicas hacia el equilibrio x_1 puede corresponder a dos casos. Ya sea a (i) la existencia de una

región en donde hay una cantidad no numerable de frentes de onda yendo desde el equilibrio x_3 hacia el equilibrio x_1 para $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{I} \cup \mathbf{II}$. Su frontera corresponde a cuatro frentes de onda: γ_{1-2}, γ_{1-0}, γ_{0-3} y γ_{2-3} (figura 5.8(b)). Estos frentes de onda van desde x_2 a x_1, x_0 a x_1, x_3 a x_0 y desde x_3 a x_0 para $t > 0$, respectivamente (figura 5.9). O bien (ii) una única órbita heteroclínica γ_{1-0} entre los equilibrios x_0 y x_1 para $(K_0, \delta_F) \in \mathbf{III} \cup \mathbf{IV}$ (figuras 5.10(b) y 5.12(b)). Ésta corresponde a un frente de onda entre x_0 y x_1 para $t > 0$ (figuras 5.11 y 5.13). Este es uno de los aspectos más destacados de este trabajo, es decir, a partir de criterios analíticos, geométricos y numéricos, poder determinar específicamente las condiciones para las cuales existe un frente de onda hacia x_1, que converge hacia el reemplazo total de la subpoblación de mosquitos silvestres con aquella subpoblación de mosquitos infectados con *Wolbachia* para el control del dengue. Por ejemplo, en el caso (i), basta que el estado inicial de las poblaciones sea cercano a la de la región oscurecida de la figura 5.8 en donde existe una cantidad no numerable de frentes de onda hacia x_1, ya que con ésto se puede utilizar algún método de control para mover esta condición inicial para situarse justo en esta región y así a largo plazo obtenemos una completa infestación de mosquitos con *Wolbachia* en la población de mosquitos silvestres. Esto es un escenario bastante prometedor, debido a que los valores de parámetros en donde éste tipo de organización global de variedades invariantes es posible coincide con aquellos rangos realistas reportados en la literatura.

Capítulo 6

Conclusiones y proyecciones

En este trabajo presentamos dos modelos de dinámica poblacional. Nuestro objetivo consistió en obtener e interpretar ciertas propiedades cualitativas de las soluciones de las ecuaciones, utilizando la teoría de sistemas dinámicos y la teoría de bifurcaciones, para así pronosticar el comportamiento a largo plazo, obteniendo las condiciones para la extinción, coexistencia y supervivencia de las especies o subespecies. Para este estudio hemos dados las nociones básicas de la teoría de sistemas dinámicos y de la teoría de bifurcación en los primeros dos capítulos 2 y 3, en conjunto con los métodos numéricos que hemos utilizado a lo largo de este trabajo. Todo esto ha sido para prepararse para los capítulos 4 y 5, en donde se encuentra el análisis de los modelos propuestos utilizando toda la teoría anterior.

En el capítulo 4 investigamos la naturaleza del umbral Allee y las cuencas de atracción de un modelo depredador presa bidimensional con doble efecto Allee sobre las presas. Para este modelo encontramos y caracterizamos las fronteras de las cuenca de atracción en el espacio de fase, describiendo las variedades invariantes del sistema a medida que sufren cambios topológicos al pasar por distintas bifurcaciones. Para este objetivo, hacemos un uso extensivo de las herramientas analíticas de la teoría de sistemas dinámicos y el análisis de bifurcación numérica y determinamos el diagrama de bifurcación completo. Las bifurcaciones locales incluyen bifurcaciones de silla-nodo, transcríticas y de Hopf; mientras que los fenómenos globales incluyen bifurcaciones homoclínicas, conexiones heteroclínicas y ciclos heteroclínicos. Identificamos que el umbral Allee es un ciclo límite, una órbita homoclínica o la variedad estable de un equilibrio. Esta estrategia basada en la bifurcación y el análisis de variedades invariantes que nos permite identificar los mecanismos matemáticos que producen reordenamientos de separatrices en el espacio de fase. De esta manera, ofrecemos una explicación geométrica completa de cómo el umbral Allee y las cuencas de atracción experimentan transiciones críticas. Este enfoque se complementa con un estudio de la dinámica cercana al infinito. De esta manera, determinamos las condiciones de modo que las cuencas de atracción sean conjuntos acotados o no acotados en el espacio de fase. Con todo, estos resultados nos permiten mostrar una descripción completa de los retratos de fase, los umbrales de extinción y las cuencas de atracción de nuestro modelo bajo la variación de los parámetros.

Para el capítulo 5 estudiamos una extensión de un modelo de competencia de dos dimensiones de depredador-presa de mosquitos *Aedes aegypti* infectados con la bacteria *Wolbachia* y mosquitos no infectados, agregándole difusión espacial y luego estudiamos el sistema relacionado de cuatro dimensiones de ondas viajeras. Para este objetivo investigamos las condiciones que nos aseguran la prevalencia de mosquitos infectados con *Wolbachia* en el modelo de cuatro dimensiones, utilizando herramientas analíticas de sistemas dinámicos en conjunto con herramientas numéricas para describir las variedades invariantes

del sistema a medida que sufren cambios topológicos al pasar por bifurcaciones. Particularmente nos centramos en el estudio de la variedad invariante inestable de dimensión dos del punto de equilibrio con toda la población con la bacteria, en el modelo de ecuaciones diferenciales ordinarias de cuarto orden y encontramos condiciones que aseguran que la población de *Aedes aegypti* esté totalmente infectada con *Wolbachia*. Además, presentamos un análisis de bifurcación que incluye las condiciones para cambios de estabilidad de los puntos de equilibrio y la creación y destrucción de algunas órbitas heteroclínicas que corresponden a frentes de onda en el modelo. Las bifurcaciones locales incluyen bifurcaciones de silla-nodo y transcríticas; mientras que los fenómenos globales incluyen bifurcaciones heteroclínicas. Más aún, identificamos las condiciones para la existencia de una cantidad no numerable de órbita heteroclínicas que convergen al equilibrio con la población de mosquitos infectados con la bacteria, que es el resultado principal de este capítulo debido a que estas soluciones son frentes de onda que convergen a la totalidad de la población de mosquitos infectados con *Wolbachia*.

Finalmente, observe que este trabajo también es útil porque muestra el alcance de lo que se puede lograr en la dinámica poblacional con una combinación de teoría de la bifurcación, técnicas numéricas avanzadas para sistemas dinámicos y análisis de variedades invariantes, otros ejemplos de esta combinación de herramientas puede encontrarse en [59, 78, 79, 80]. Incluso estos métodos se pueden aplicar en otros contextos en donde los sistemas dinámicos y la teoría de bifurcación jueguen un rol importante. Más aún, a lo largo de este trabajo hemos realizado un aporte importante para el cálculo de variedades invariantes, ideando un método para el cálculo de variedades invariantes de dimensión tres implementado en el software AUTO. Hay algunos avances sobre el cálculo de variedades invariantes bidimensionales en sistemas de cuatro dimensiones [81, 82]. Sin embargo, hasta donde sabemos, no hay trabajos que involucren métodos para calcular variedades invariantes tridimensionales. Además se ideó un método para poder visualizar cuencas de atracción de modelos de cuatro dimensiones. Estos han sido otros de los resultados originales de este trabajo. Particularmente los modelos presentados en los capítulos 4 y 5 no cumplen las condiciones necesarias para poder aplicar este estudio, debido a que las dimensiones de las variedades invariantes claves son a lo más dos para $t > 0$. De todas maneras, estos nuevos métodos nos abren las puertas a todo un conjunto de problemas más amplios, en los cuales podemos estudiar la implicancia de las cuencas de atracción en modelos de cuatro dimensiones que con métodos usuales es imposible de investigar, por ejemplo, en modelos de dinámica poblacional con cuatro especies o subespecies interactuando entre ellas. A continuación se presentarán estos últimos resultados.

6.1. Cálculo de variedades tridimensionales como una familia de discos invariantes

Consideramos una función

$$u \ : \ [0,1] \mapsto \mathbb{R}^4,$$

que satisface la ecuación diferencial

$$u'(t) = Tf(u(t)). \tag{6.1}$$

Supongamos que el sistema (6.1) tiene una variedad estable tridimensional $W^s(p)$ en el punto de equilibrio p. Consideremos el caso donde todos los valores propios estables λ_i^s $(i = 1, 2, 3)$ son reales y $\lambda_1^s < \lambda_2^s < \lambda_3^s < 0$. Por la teoría [83], sabemos que para el sistema linealizado y asumiendo que el punto p es hiperbólico, las trayectorias en el subespacio propio fuerte $E^{ss}(p)$ de dimensión dos (el cual

se obtiene a partir de los valores propios dominantes, es decir, los valores propios de mayor módulo λ_1^s y λ_2^s) se acercan a p manteniéndose en este subespacio. Todas las trayectorias fuera del subespacio propio fuerte se aproximan a p por la dirección principal $E^L(p)$, que es tangente al vector propio de λ_3^s (ver figura 6.1). Entonces de igual manera, para el sistema no linealizado, la variedad invariante estable $W^s(p)$ contiene a la variedad invariante estable fuerte $W^{ss}(p)$ de dimensión dos. Por el teorema de la variedad estable sabemos que $W^s(p)$ es tangente en p al espacio propio lineal $E^s(p)$, entonces podemos representar una parte de interés de $W^s(p)$ por una familia de segmentos de órbitas de un parámetro (de longitud suficiente), cuyo punto final se encuentra en el espacio propio $E^s(p)$. Luego las órbitas de $W^{ss}(p)$ son tangentes a $E^{ss}(p)$ en una vecindad del equilibrio. Casi todas las órbitas de $W^s(p)$ convergen a p a lo largo de la dirección principal, es decir, tangentes al vector propio v_3^s. La única excepción son las órbitas de $W^{ss}(p)$.

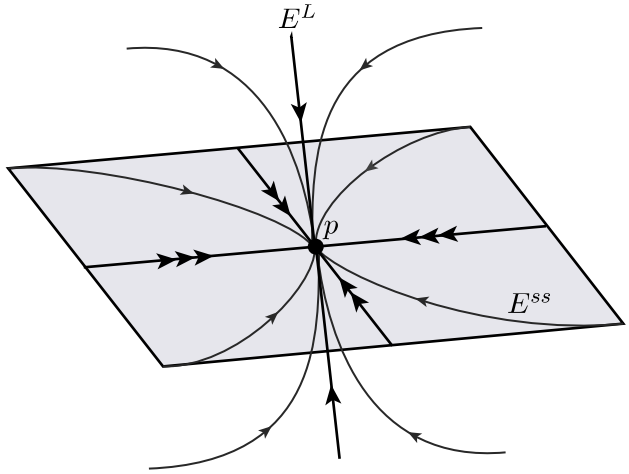


Figura 6.1: Bosquejo de un sistema linealizado cerca de un nodo estable p hiperbólico. Se representa el espacio estable lineal tridimensional que puede estar inmerso en un espacio de estados de dimensión cuatro o más. A menor cantidad de flechas más débil es la tasa de contracción. La dirección principal E^L es unidimensional y el subespacio fuerte E^{ss} es bidimensional.

Entonces, la idea general es representar la parte de interés de $W^s(p)$ por una colección de discos topológicos invariantes cuyas condiciones de frontera estén en un elipsoide en $E^s(p)$, suficientemente pequeño para que sea una buena aproximación. Más específicamente, $W^s(p)$ se puede representar por un disco topológico $W^{ss}(p)$ asociado a la subvariedad bidimensional fuerte, más una familia de discos topológicos $\{W_\theta^s\}_\theta$ transversales a $W^{ss}(p)$ y parametrizados por θ.

Las condiciones de frontera en un elipsoide se pueden definir como

$$u(0) = p + \delta\left(\left(\cos(\theta)\frac{v_1^s}{|\lambda_1^s|} + \sin(\theta)\frac{v_2^s}{|\lambda_2^s|}\right)\cos(\phi) + \sin(\phi)\frac{v_3^s}{|\lambda_3^s|}\right) \tag{6.2}$$

El parámetro $\theta \in [0, \pi)$, parametriza las elipses D_θ transversales a $E^{ss}(p)$. El parámetro $\phi \in [0, 2\pi)$ define un dominio fundamental que parametriza la familia de segmentos de órbita $W_\theta^s = \{u_{\phi,\theta}(t),\ t \in [0,1]\}_{\phi,\theta}$ para cada θ fijo. Ver figura 6.2.

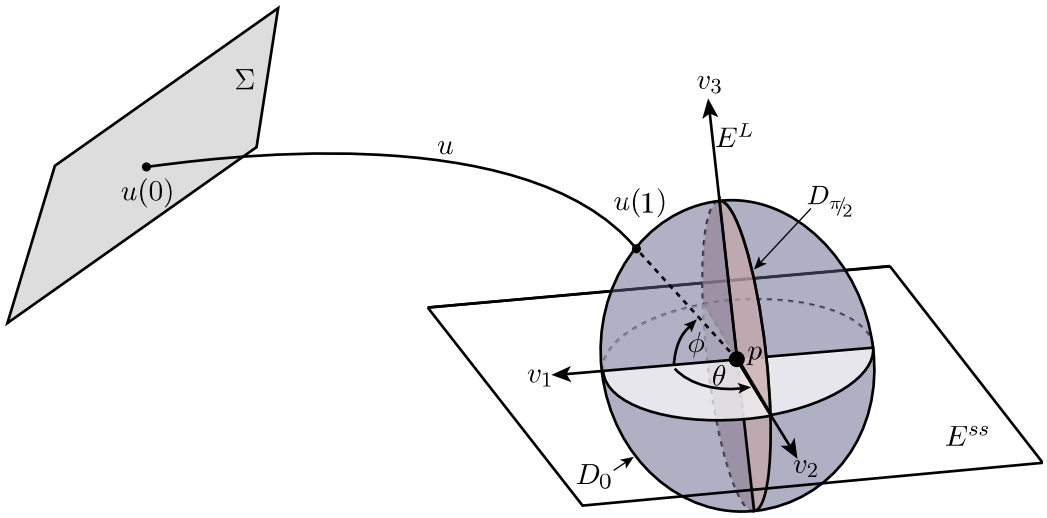


Figura 6.2: Bosquejo de un segmento de órbita u comenzando cerca de un equilibrio p en un disco $D_{\pi/2}$ transversal a $E^{ss}(p)$ con un $\theta = \pi/2$ fijo. La segunda condición de borde puede dejarse libre o restringirse para quedar en una subvariedad Σ.

Nuevamente asumimos que δ es un valor fijo suficientemente pequeño. Análogo a la sección 3.2, tomaremos un elipsoide en lugar de una esfera para las condiciones de borde, ya que de esta manera se ajusta a las diferentes tasas de crecimiento de las órbitas cerca de p.

El disco topológico $W^{ss}(p)$ se calcula de la misma manera que en la sección 3.2 al ser considerada una variedad invariante bidimensional, con condiciones de frontera sobre una elipse en E^{ss}. Por otro lado, para cada θ fijo, las condiciones de frontera de W^s_θ se encuentran sobre elipses D_θ transversales al espacio propio fuerte $E^{ss}(p)$. Ver figura 6.2.

La estrategia para el cálculo de la familia de órbitas que aproximan a $W^s(p)$ por continuación en AUTO se puede dividir en 2 pasos generales:

i. Para cada ángulo θ fijo en $[0, \pi)$, se calculan el disco invariante W^s_θ de la misma manera que en la sección 3.2, es decir, especificando una órbita inicial con condiciones de borde de $u(1)$ en la elipse D_θ, la cual se encuentra mediante continuación en el tiempo de integración T suficientemente grande o bien con $u(0)$ sujeto a una condición de frontera de longitud de arco fijo L o la intersección de la órbita con una subvariedad Σ monitoreada por un parámetro F^*.

ii. El disco invariante W^s_θ se obtiene al fijar T, L o F^* (dependiendo de cuál es la condición de frontera del punto inicial $u(0)$) y continuando la colección de segmentos de órbitas $\{u_{\phi,\theta}\}_{\phi,\theta}$ en el parámetro $\phi \in [0, 2\pi]$.

iii. Se varía el ángulo $\theta \in [0, \pi]$ para obtener una representación de $W^s(p)$ como colección de discos invariantes.

Como ejemplo se tiene la figura 6.3, en la cual podemos ver una proyección de una parte de la variedad tridimensional estable $W^s(x_0)$ del origen del modelo de cuatro dimensiones (5.8). Cada una de las "hojas" de la variedad representan discos invariantes obtenidos para distintos valores fijos de θ. Para el cálculo de la variedad de figura 6.3 se agregó una condicion de borde adicional tal que $u(0) \in S^3$, donde $S^3 = \{u(0) \in \mathbb{R}^4 \ : \ ||u|| = r\}$ es una 3-esfera centrada en x_0 de radio $r = 25$.

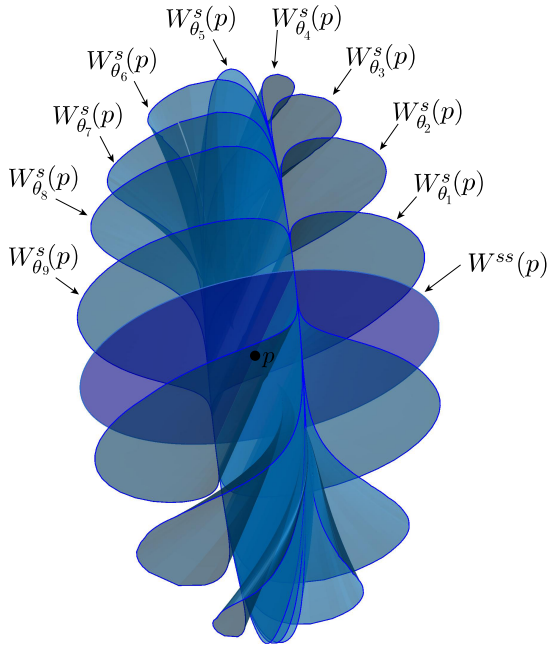


Figura 6.3: Proyección de la variedad invariante estable tridimensional $W^s(x_0)$ del origen del modelo (5.8). La segunda condición de frontera es una esfera S^3 centrada en el punto de equilibrio x_0 con radio $r = 25$.

6.2. Visualización de cuencas de atracción

La estrategia principal para visualizar las cuencas de atracción de un sistema de cuatro dimensiones es la intercepción de las variedades invariantes con objetos compactos en $\mathbb{R}^4$. En primer lugar consideremos un ejemplo en $\mathbb{R}^3$ para motivar el método. Consideremos una 2-esfera definida por

$$S^2 = \{x \in \mathbb{R}^3 \ : \ ||x|| = r\}$$

donde r es el radio de S^2. Esta esfera se puede dividir en un hemisferio norte y un hemisferio sur, a los cuales se les puede aplicar homeomorfismos apropiados para obtener dos discos, ver figura 6.4. Cada disco puede verse como una 2-bola (B^2), cuya frontera es S^1 (un círculo). La frontera de estos discos están identificadas entre sí, y representan el ecuador de S^2, luego S^2 se puede construir topológicamente uniendo estos dos discos.

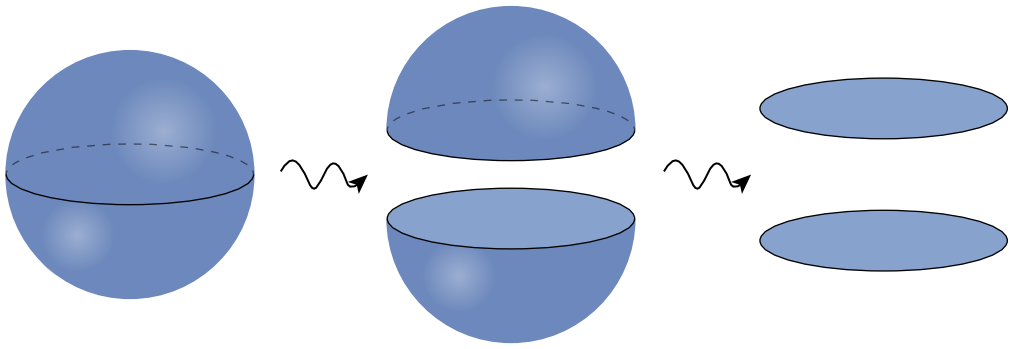


Figura 6.4: La 2-esfera S^2 se puede construir topológicamente uniendo dos discos.

Recordemos que en el capítulo 4 tenemos un modelo en $\mathbb{R}^2$ con variedades invariantes unidimensionales que definen a las fronteras de diferentes cuencas de atracción. Estas cuencas de atracción se visualizan en el espacio de fase que es un plano, y es sencillo de interpretar. Podemos distinguir de manera clara cuál región corresponde a cada cuenca de atracción. Por otro lado, supongamos que tenemos un sistema en $\mathbb{R}^3$, la cual tiene una variedad invariante bidimensional que representa la frontera entre dos cuencas de atracción, la cuenca de atracción $\mathcal{B}(A)$ del objeto atractor A y la cuenca de atracción $\mathcal{B}(B)$ del objeto atractor B. Ahora las cuencas de atracción van a ser espacios abiertos de dimensión tres y es más complejo de interpretar de manera clara. Una forma de solucionar este problema es interceptar las variedades invariantes con un objeto compacto en $\mathbb{R}^3$, por ejemplo interceptándolas con S^2, y de esta manera objetos de dimensión n interceptados con S^2 se transforman en objetos de dimensión $n-1$ en el espacio tridimensional. Por lo tanto las cuencas de atracción serán regiones bidimensionales abiertas sobre S^2 y su frontera será la curva definida por la intercepción de la variedad con S^2, la cual es una curva cerrada sobre sobre la superficie de S^2. Ver figura 6.5(a). Luego para poder visualizar cada una de las cuencas de atracción de manera clara, podemos separar cada hemisferio de S^2 en dos discos B^1. Ver figura 6.5(b). La frontera de estos discos están identificados entre ellos, y representan el ecuador de S^2.

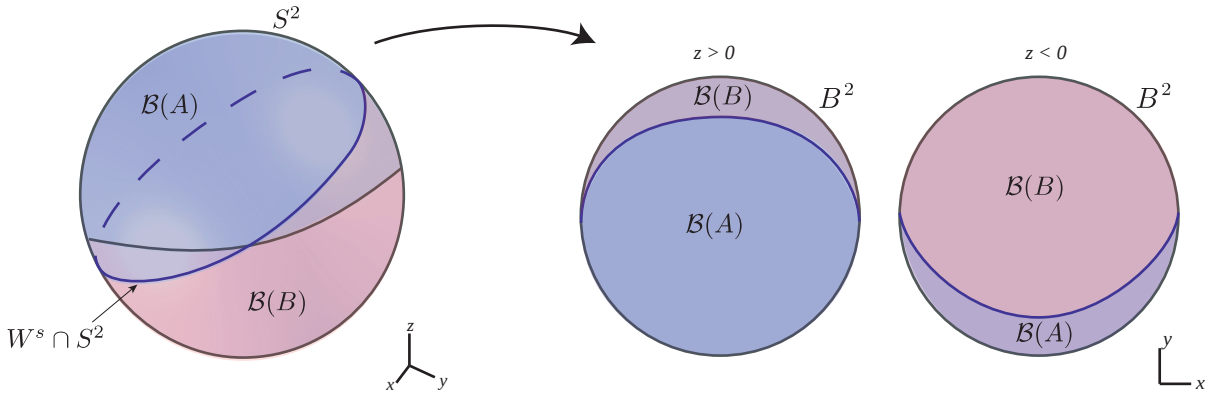


Figura 6.5: Panel(a): Intercepción de una variedad invariante W^s en un modelo de tres dimensiones con S^2. Aquí $W^s \cap S^2$ es una curva sobre S^2 que separa dos abiertos: la cuenca de atracción $\mathcal{B}(A)$ del objeto atractor A y la cuenca de atracción $\mathcal{B}(B)$ del objeto atractor B. Panel(b): La representación de S^2 como dos discos (cada uno representando un hemisferio de S^2), cuyas fronteras están identificadas entre sí a lo largo del ecuador de S^2.

Esto nos permite entender a S^3 desde un punto de vista topológico. Sea S^3 definida por

$$S^3 = \{x \in \mathbb{R}^4 \ : \ ||x|| = r\},$$

donde r es el radio de S^3. Análogamente a S^2, S^3 se puede construir topológicamente uniendo las fronteras de un par de 3-bolas B^3. La frontera de cada bola B^3 es S^2, y estas dos esferas deben identificarse. Una de las bolas B^3 se puede considerar como el hemisferio superior de S^3, mientras que la otra bola B^3 se puede considerar como el hemisferio inferior de S^3. Al igual que en el caso anterior de S^2, los objetos en $\mathbb{R}^4$ interceptados con S^3 bajan en uno su dimensión al visualizarse en B^3. Ahora la intersección de una variedad invariante de dimensión tres con S^3 es una superficie de dimensión dos en B^3, de la misma manera la intersección de una variedad invariante bidimensional con S^3 es una curva y finalmente la intersección de variedades unidimensionales con S^3 son puntos.

Considerando un ejemplo más conciso, retomemos el modelo (5.8), con $z > 0$. El equilibrio x_0 para $z > 0$ tiene una variedad invariante estable de dimensión tres (figura 6.3), que por la teoría sabemos que actúa como separatriz de diferentes cuencas de atracción del sistema de cuatro dimensiones (5.8). Tomaremos una esfera S^3 centrada en x_0 de radio pequeño, tal que el único punto de equilibrio que se encuentra en esta 3-esfera es el equilibrio x_0 y luego interceptamos todas las variedades invariantes del sistema con S^3. Ésto se logra agregando una nueva condición de borde al modelo al momento de calcular las variedades invariantes numéricamente mediante a AUTO. Si la variedad calculada es estable entonces esta condición de borde está definida por

$$u_1^2(0) + u_2^2(0) + u_3^2(0) + u_4^2(0) = R^2,$$

donde R es radio de la esfera y $u_1(0), \ldots, u_4(0)$ son las cuatro coordenadas iniciales de cada órbita calculada. Para una variedad inestable las coordenadas consideradas en esa igualdad son las cuatro coordenadas finales de cada órbita calculada, es decir, $u_1(1), \ldots, u_4(1)$. Recordemos que el tiempo se parametriza por $T \in [0, 1]$. La estrategia para el cálculo de esta familia de órbitas que aproximan a cada variedad invariante por continuación en AUTO es ahora mantener fijo el parámetro R en el valor definido para que los puntos iniciales (finales) de cada órbita se encuentren en S^3. De esta manera calculamos todas las intercepciones de las variedades invariantes con una esfera de radio $R = 25$ centrada en x_0, luego separamos cada hemisferio de S^3 en un par de bolas B^3 como se puede ver en la figura 6.6. A la derecha tenemos el hemisferio para valores de V_F positivo y en la izquierda el hemisferio para valores de V_F negativo. La frontera de cada una de las bolas B^3 corresponde a los cascarones S^2, los cuales están identificadas entre sí y corresponde a valores de $V_F = 0$.

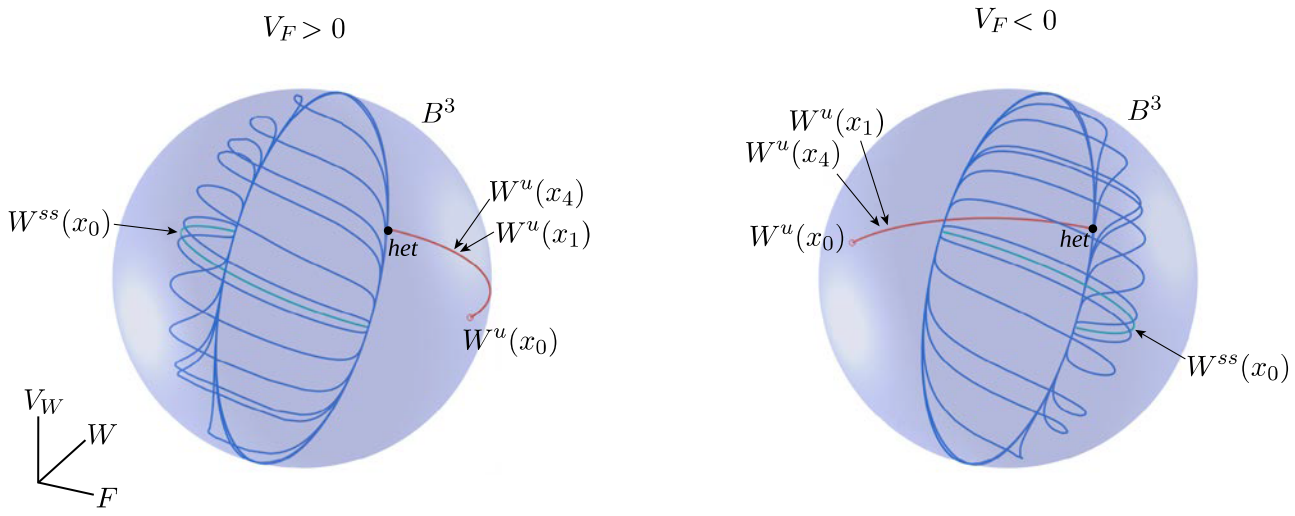


Figura 6.6: Ambos hemisferios de la intercepción de las variedades invariante del modelo 5.8 con S^3 centrada en x_0. A la derecha tenemos el hemisferio para valores de V_F positivo y en la izquierda el hemisferio para valores de V_F negativo. La frontera de cada una de las bolas B^3 están identificados entre sí y corresponde a valores de $V_F = 0$.

Para la figura 6.6, las curvas celestes corresponden a la intercepción con S^3 de las familia de discos topológicos de dimensión dos que aproximan a la variedad invariante estable tridimensional del equilibrio x_0. Esta familia de curvas aproximan a la superficie bidimensional resultante de esta intercepción entre la variedad invariante tridimensional y S^3, y mientras más discos son calculados más densa se ve esta familia de curvas que aproximan a la superficie. Esta superficie actúa como separatriz de dos cuencas de

atracción, dividiendo el espacio en dos regiones abiertas. Las curvas bidimensionales rojas corresponden a las variedades inestables de los equilibrios x_1 y x_4, si bien parecen coincidir en una misma curva, estas variedades inestables no se interceptan, sino que para una vecindad del x_0 están separadas por una distancia muy pequeña. La variedad inestable del equilibrio x_0 es un punto y se encuentra en la frontera, por lo tanto se puede ver en ambas B^3. Tanto las variedades invariantes estables de los equilibrios x_1, x_2 y x_4 además de las variedades invariantes inestables del equilibrio x_4 no interceptan a S^3 para este radio.

Finalmente para visualizar las cuencas de atracción para este modelo, se intercepta el par de B^3 con planos transversales a diferentes valores para la coordenada V_W, de este modo se obtiene una familia de discos topológicos para cada valor fijo de V_W, en donde se ven claramente las diferentes regiones correspondientes a cada cuenca de atracción. De esta manera, la superficie correspondiente a la variedad tridimensional $W^s(x_0)$ de x_0 corresponderá a una curva en los discos, las variedades bidimensionales serán puntos en los discos, y la variedad unidimensional solo podrá visualizarse si nos situamos en el plano específico en el cual se encuentra, como se puede ver en la figura 6.7.

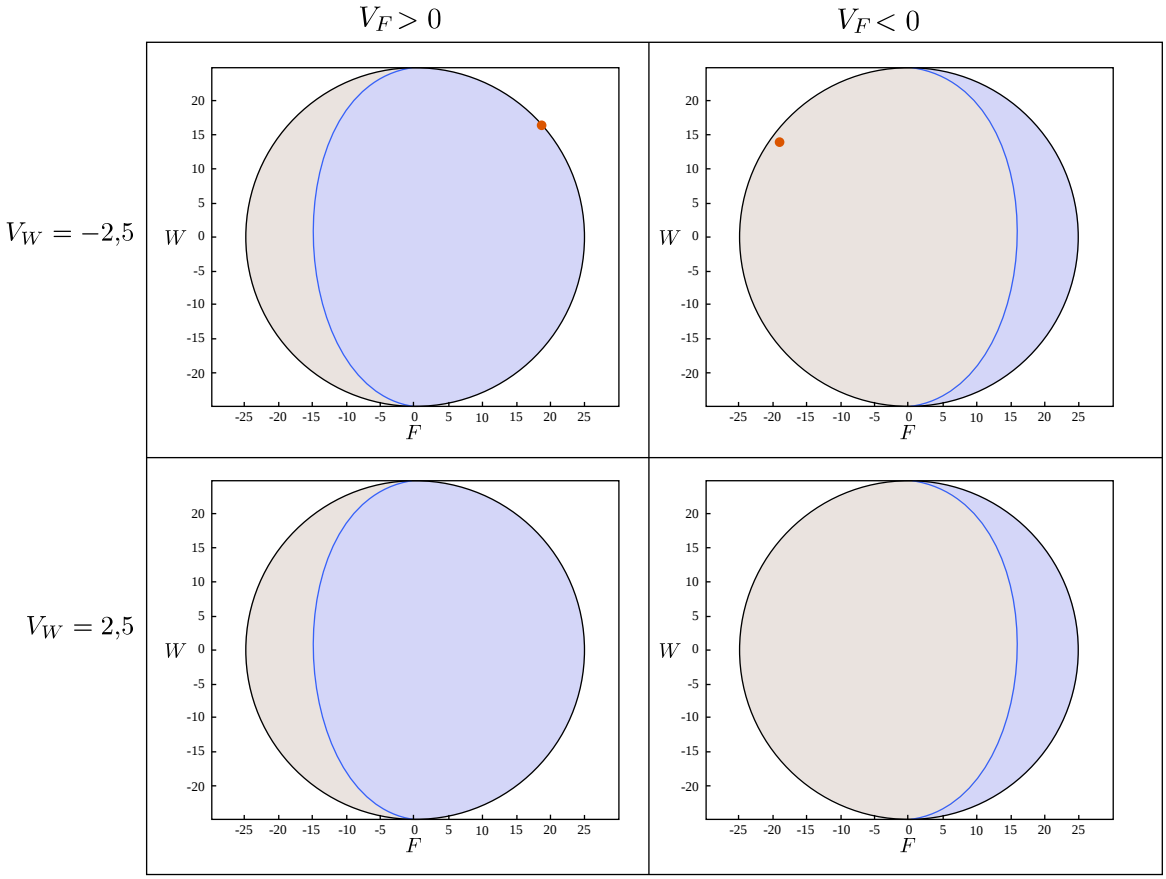


Figura 6.7: Cuencas de atracción del modelo 5.8, con $z > 0$. En los paneles de la derecha se representan dos secciones transversales para $V_W = -2{,}5$ y $V_W = 2{,}5$ fijos para el hemisferio V_F positivo de S^3. En los paneles de la izquierda se representan las mismas secciones para V_W fijos para el hemisferio V_F negativo de S^3. La región anaranjada representa la cuenca de atracción del equilibrio x_3 y la región azulada la cuenca de atracción del infinito.

De esta manera, en la figura 6.7 podemos ver cuatro discos, cada uno resultante de la intercepción transversal de B^3 de la figura 6.6 con un plano para dos valores de V_W fijo; $V_W = -2{,}5$ y $V_W = 2{,}5$. Los paneles de la izquierda son secciones del hemisferio V_F positivo de S^3 y los paneles de la derecha son secciones del hemisferio V_F negativo de S^3. Las fronteras de estos discos están identificados entré sí. Esta manera de visualizar las cuencas de atracción nos da una respuesta para poder escoger condiciones iniciales de manera de obtener un comportamiento asintótico deseado. Este método se puede aplicar a otros sistemas de cuatro dimensiones que requieran un estudio de cuencas de atracción, que no es posible hacer con los métodos convencionales que existen en la actualidad.

Bibliografía

[1] D. Contreras-Julio and P. Aguirre. *Allee thresholds and basins of attraction in a predation model with double Allee effect.* Appl. Math, vol. 11, no 4, p. 1011-1027, 2017.

[2] J.D. Murray. *Mathematical Biology. I: An Introduction.* Interdisciplinary Applied Mathematics, Springer, 2002.

[3] M. Kot. *Elements of Mathematical Ecology.* Cambridge University Press, 2001.

[4] S.A. Levin, B. Grenfell, A. Hastings, and A.S. Perelson. *Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science.* Science, 275(5298), 334-343, 1997.

[5] L. Edelstein-Keshet. *Mathematical Models in Biology.* SIAM Vol. 46, 1988.

[6] F.C. Hoppensteadt and C.S. Peskin. *Modeling and simulation in medicine and the life sciences.* Springer Science & Business Media Vol. 10, 2012.

[7] N. Britton. *Essential Mathematical Biology.* Springer Undergraduate Mathematics Series. Springer, London, 2012.

[8] J. Bascompte. *Extinction thresholds: insights from simple models.* Ann. Zool. Fennici. 40 (2):99–114. http://www.jstor.org/stable/23736518, 2013.

[9] C.W. Clark. *Mathematical Bioeconomic. The Optimal Management of Renewable Resources.* John Wiley and sons, 1990.

[10] P.A. Stephens and W.J. Sutherland. *Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation.* Trends in Ecol. 14 (10):401–405. DOI: 10.1016/S0169-5347(99)01684-5, 1999.

[11] A.M. Kramer, B. Dennis, A.M. Liebhold, and J.M. Drake. *The evidence for Allee effects.* Popul. Ecol. 51 (3):341–354. DOI: 10.1007/s10144-009-0152-6, 2009.

[12] L. Berec, E. Angulo, and F. Courchamp. *Multiple Allee effects and population management.* Trends in Ecology and Evolution. 22 (4):185–191. DOI: 10.1016/j.tree.2006.12.002., 2007.

[13] A.M. De Roos and L. Persson. *Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators.* PNAS. 99 (20):12907–12912., 2002.

[14] C.W. Clark. *The Worldwide Crisis in Fisheries: Economic Models and Human Behavior.* Cambridge University Press: Cambridge, 2006.

[15] F. Courchamp, B.T. Grenfell, and T.H. Clutton-Brock. *Impact of natural enemies on obligately cooperative breeders.* Oikos. 91 (2):311–322. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.910212.x, 2000.

[16] J. Gascoigne and R.N. Lipcius. *Allee effects driven by predation.* Journal of Applied Ecology. 41 (5):801–810. http://www.jstor.org/stable/3505797, 2004.

[17] S. Gregory and F. Courchamp. *Safety in numbers: extinction arising from predator-driven Allee effects.* Journal of Animal Ecology. 79 (3):511–514. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01676.x, 2010.

[18] A.M. Kramer and J.M. Drake. *Experimental demonstration of population extinction due to a predator-driven Allee effect.* Journal of Animal Ecology. 79 (3):633–639. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01657.x, 2010.

[19] H.I. Freedman and G.S.K. Wolkowicz. *Predator-prey systems with group defense: The paradox of enrichment revisited.* Bulletin of Mathematical Biology. 8 (5):493–508. DOI: 10.1007/BF02462320, 1986.

[20] S. Ruan and D. Xiao. *Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response.* SIAM Journal on Applied Mathematics. 61 (4):1445–1472. DOI: 10.1137/S0036139999361896, 2001.

[21] G.S.W. Wolkowicz. *Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defense.* SIAM Journal on Applied Mathematics. 48 (3): 592–606. DOI:10.1137/0148033, 1988.

[22] D. Xiao and S. Ruan. *Codimension two bifurcations in a predator-prey system with group defense.* International Journal of Bifurcation and Chaos. 11 (8):2123–2131. DOI: 10.1142/S021812740100336x, 2001.

[23] E. Angulo, G.W. Roemer, L. Berec, J. Gascoigne, and F. Courchamp. *Double Allee effects and extinction in the Island Fox.* Conservation Biology. 21 (4):1082–1091. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00721.x, 2007.

[24] E. González-Olivares, B. González-Yáñez, J. Mena-Lorca, A. Rojas-Palma, and J.D. Flores. *Consequences of double Allee effect on the number of limit cycles in a predator-prey model.* Computers & Mathematics with Applications. 62 (9):3449–3463. DOI: 10.1016/j.camwa.2011.08.061, 2011.

[25] Akira Okubo. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models.* Biomathematics, 1980.

[26] P.M. Kareiva and N. Shigesada. *Analyzing insect movement as a correlated random walk.* Oecologia, vol. 56, no 2-3, p. 234-238, 1983.

[27] D.E. Campo-Duarte, D. Cardona-Salgado, and O. Vasilieva. *Establishing wMelPop Wolbachia Infection among Wild Aedes aegypti Females by Optimal Control Approach.* Mathematical Methods in the Applied Sciences, 2018.

[28] Y.A. Kuznetsov. *Elements of Applied Bifurcation Theory.* Springer Science & Business Media, 1998.

[29] J. Guckenheimer and P. Holmes. *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields.* Springer Science & Business Media, 1983.

[30] J. Sotomayor. *Licões de Equacões Diferenciais Ordinárias.* Instituto de Matemática Pura e Aplicada, 1979.

[31] S.H. Strogatz. *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering.* CRC Press, 2018.

[32] L. Perko. *Differential Equations and Dynamical Systems.* Springer, thrird edition, 2008.

[33] A.N. Kolmogorov, I.G. Petrovskii, and N.S. Piskunov. *A study of the diffusion equation with increase in the amount of substance, and its application to a biological problem.* Selected Works of A.N. Kolmogorov I, p. 248-270, 1937.

[34] E.J. Doedel, B.E. Oldeman, A.R. Champneys, F. Dercole, T.F. Fairgrieve, Y.A. Kuznetsov, R.C. Paffenroth, B. Sandstede, X.J. Wang, and C.H. Zhang. *AUTO-07p: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations.* Department of Computer Science, Concordia University, Montreal, QC, Canada, 2010.

[35] Y.A. Kuznetsov. *CONTENT – Integrated Environment for Analysis of Dynamical Systems. Tutorial.* École Normale Supérieure de Lyon, Rapport de Recherche UPMA-98-224, 1998.

[36] A Dhooge, W. Govaerts, and Y.A. Kuznetsov. *MATCONT: A Matlab package for numerical bifurcation analysis of ODEs.* ACM Trans. Math. Software, 29:141–164. DOI: 10.1073/pnas.192174199, 2003.

[37] A.R. Champneys, Y. Kuznetsov, and B. Sandstede. *A numerical toolbox for homoclinic bifurcation analysis.* Int. J. Bifurc. Chaos, 6:867–887, 1996.

[38] X.B. Lin. *Using Melnikov's method to solve Shilnikov's problems.* Proc. R. Soc. Edinb. A, 116, 295–325, 1990.

[39] B. Krauskopf and H.M. Osinga. *Computing invariant manifolds via the continuation of orbit segments.* Numerical Continuation Methods for Dynamical Systems, Underst. Complex Syst., Springer-Verlag, New York, 117–154, 2007.

[40] B. Krauskopf, H.M. Osinga, E.J. Doedel, M.E. Henderson, J. Guckenheimer, A. Vladimirsky, Dellnitz M., and O. Junge. *A survey of methods for computing (un)stable manifolds of vector fields.* Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 15:763–791, 2005.

[41] H.M. Osinga, B. Krauskopf, E. Doedel, and P. Aguirre. *Investigating the consequences of global bifurcations for two-dimensional invariant manifolds of vector fields.* Discrete and Continuous Dynamical Systems, 29(4), 1309-1344, 2010.

[42] C. de Boor and B. Swartz. *Collocation at Gaussian points.* SIAM J. Numer. Anal., 10:582–606, 1973.

[43] W.J. Beyn. *On well-posed problems for connecting orbits in dynamical systems.* Contemporary Mathematics, Volume 172: 131-148, 1993.

[44] A. Gil, J. Segura, and N.M. Temme. *Numerical methods for special functions.* SIAM, Vol. 99, 2007.

[45] Y. Cai, M. Banerjee, Y. Kang, and W. Wang. *Spatiotemporal complexity in a predator–prey model with weak Allee effects.* Mathematical Biosciences & Engineering. 11:1247–1274. DOI: 10.3934/mbe.2014.11.1247, 2014.

[46] A.D. Bazykin. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. World Scientific Series on Nonlinear Science Series A: Volume 11, 1998.

[47] W.C. Allee. *Animal Aggregations, A Study in General Sociology*. University of Chicago Press: Chicago, 1931.

[48] W.Z. Lidicker. *The Allee effect: Its history and future importance*. Open Ecology Journal. 3:71–82, 2010.

[49] Y. Cai, C. Zhao, W. Wang, and J. Wang. *Dynamics of a Leslie-Gower predator-prey model with additive Allee effect*. Applied Mathematical Modelling. 35:2092–2106, 2015.

[50] D.S. Boukal and L. Berec. *Single-species models of the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters*. J. Theor. Biol. 218 (3):375–394. DOI: 10.1006/jtbi.2002.3084, 2002.

[51] P. Aguirre. *A general class of predation models with multiplicative Allee effect*. Nonlinear Dynamics. 78 (1):629–648. DOI: 10.1007/s11071-014-1465-3, 2014.

[52] H. Barclay and M. Mackauer. *The sterile insect release method for pest control: a density-dependent model*. Environmental Entomology. 9 (6):810–817. DOI: 10.1093/ee/9.6.810, 1980.

[53] E. González-Olivares and J. Huincahue-Arcos. *Double Allee effects on prey in a modified Rosenzweig-MacArthur predator-prey model*. Computational Problems in Engineering, Lecture Notes in Electrical Engineering, Volume 307, Springer International Publishing; 105–119, 2014.

[54] P.A. Stephens, W.J. Sutherland, and R.P. Freckleton. *What is the Allee effect?* Oikos. 87 (1):185–190. DOI: 10.2307/354701, 1999.

[55] 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. 69 (5):1244–1262. DOI: 10.1137/070705210, 2009.

[56] E. González-Olivares, L.M. Gallego-Berrío, B. González-Yáñez, and A. Rojas-Palma. *Consequences of weak Allee effect on prey in the May-Holling-Tanner predator-prey model*. Math. Meth. Appl. Sci. 38 (18):5183–5196. DOI: 10.1002/mma.3441, 2015.

[57] E. González-Olivares and A. Rojas-Palma. *Multiple limit cycles in a Gause type predator-prey model with Holling type III functional response and Allee effect on prey*. Bull. Math. Biol. 73 (6):1378–1397. DOI: 10.1007/s11538-010-9577-5, 2011.

[58] E. González-Olivares and A. Rojas-Palma. *Limit cycles in a Gause-type predator-prey model with sigmoid functional response and weak Allee effect on prey*. Math. Meth. Appl. Sci. 35 (8):963–975. DOI: 10.1002/mma.2509, 2012.

[59] 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; 16:235–249. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2013.10.002, 2013.

[60] R. López-Ruiz. *Fournier-Prunaret D. Indirect Allee effect, bistability and chaotic oscillations in a predator-prey discrete model of logistic typey*. Chaos, Solitons & Fractals. 24 (1):85–101. DOI: 10.1016/j.chaos.2004.07.018, 2005.

[61] M. Sen, M. Banerjee, and A. Morozov. *Bifurcation analysis of a ratio-dependent preyÐpredator model with the Allee effect.* Ecological Complexity. 11:12–27. DOI: 10.1016/j.ecocom.2012.01.002, 2012.

[62] J. Wang, J. Shi, and J.J. Wei. *Predator-prey system with strong Allee effect in prey.* Math. Biol. 62 (3):291–331. DOI: 10.1007/s00285-010-0332-1, 2011.

[63] E.J. Doedel. *Lecture notes on numerical analysis of nonlinear equations.* Numerical Continuation Methods for Dynamical Systems, Springer-Verlag, New York: 1–49, 2007.

[64] F. Dumortier, J. Llibre, and J.C. Artés. *Qualitative Theory of Planar Differential Systems.* Springer, 2006.

[65] Centers for Disease Control and Prevention. *Prevention of specific infectious diseases.* CDC health information for international travel 2008: 114-362, 2008.

[66] S. Bhatt, P.W. Gething, O.J. Brady, J.P. Messina, A.W. Farlow, and C.L. Moyes. *The global distribution and burden of dengue.* Nature;496:504-507, 2013.

[67] A. Clements. *The Biology of Mosquitoes: Viral, Arboviral and Bacterial Pathogens.* Volume 3. CABI, Cambridge, UK, 2012.

[68] H. Dutra, M. Rocha, F. Dias, S. Mansur, L. Caragata, and E. Moreira. *Wolbachia blocks currently circulating Zika virus isolates in Brazilian Aedes aegypti mosquitoes.* Cell host & microbe, 19(6):771–774, 2016.

[69] N. Ferguson, D. Kien, H. Clapham, R. Aguas, V. Trung, T. Chau, J. Popovici, P. Ryan, S. ONeill, E. McGraw, V. Long, L. Dui, H. Nguyen, N. Vinh Chau, B. Wills, and C. Simmons. *Modeling the impact on virus transmission of Wolbachia-mediated blocking of dengue virus infection of Aedes aegypti.* Science translational medicine, 7(279):279ra37–279ra37, 2015.

[70] L. Moreira, I. Iturbe-Ormaetxe, J. Jeffery, A. Lu, G and. Pyke, L. Hedges, B. Rocha, S. Hall-Mendelin, A. Day, M. Riegler, L. Hugo, K. Johnson, B. Kay, E. McGraw, A. van den Hurk, P. Ryan, and S. O'Neill. *A Wolbachia symbiont in Aedes aegypti limits infection with dengue, chikungunya, and plasmodium.* Cell, 139(7):1268–1278, 2009.

[71] T. Walker, P. Johnson, L. Moreira, I. Iturbe-Ormaetxe, F. Frentiu, C. McMeniman, Y. Leong, Y. Dong, J. Axford, P. Kriesner, A. Lloyd, S. Ritchie, S. ONeill, and A. Hoffmann. *The wMel Wolbachia strain blocks dengue and invades caged Aedes aegypti populations.* Nature, 476(7361):450–453, 2011.

[72] J.L. Rasgon and Scott T.W. *An initial survey for Wolbachia infections in selected California mosquitoes.* Journal of medical entomology 41(2):255-257, 2004.

[73] C. McMeniman, R. Lane, B. Cass, A. Fong, M. Sidhu, Y. Wang, and S. O'Neill. *Stable introduction of a lifeshortening Wolbachia infection into the mosquito Aedes aegypti.* Science, 323(5910):141–144, 2009.

[74] A. Hoffman, L. Moreira, S. O'Neill, J.E. Osorio, S. Ritchie, C. Simmons, and M. Turelli. *Eliminate dengue.* http://www.eliminatedengue.com/.

[75] A.A Hoffmann, B.L. Montgomery, J. Popovici, I. Iturbe-Ormaetxe, P.H. Johnson, F. Muzzi, M. Greenfield, M. Durkan, Y.S. Leong, Y. Dong, H. Cook, J. Axford, A.G. Callahan, N. Kenny, C. Omodei, E.A. McGraw, P.A. Ryan, S.A. Ritchie, M. Turelli, and S.L. O'Neill. *Successful establishment of Wolbachia in Aedes populations to suppress dengue transmission.* Nature 476(7361):454-457, 2011.

[76] J. Popovici, L.A. Moreira, A. Poinsignon, I. Iturbe-Ormaetxe, D. McNaughton, and S.L. O'Neill. *Assessing key safety concerns of a Wolbachia-based strategy to control dengue transmission by Aedes mosquitoes.* Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 105(8):957-964, 2010.

[77] S.L Dobson, C.W. Fox, and F.M. Jiggins. *The effect of Wolbachia-induced cytoplasmic incompatibility on host population size in natural and manipulated systems.* Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 269(1490):437–445, 2002.

[78] P. Aguirre. *Bifurcations of two-dimensional global invariant manifolds near a non-central saddle-node homoclinic orbit.* SIAM J. Appl. Dyn. Syst.; 14 (3):1600–1644. DOI: 10.1137/151004367, 2015.

[79] P. Aguirre, B. Krauskopf, and H.M. Osinga. *Global invariant manifolds near homoclinic orbits to a real saddle: (non)orientability and flip bifurcation.* SIAM J. Appl. Dyn. Syst.; 12 (4):1803–1846. DOI: 10.1137/130912542, 2013.

[80] P. Aguirre, B. Krauskopf, and H.M. Osinga. *Global invariant manifolds near a Shilnikov homoclinic bifurcation.* J. Comput. Dyn.; 1 (1):1–38. DOI: 10.3934/jcd.2014.1.1, 2014.

[81] H.M. Osinga. *Two-dimensional invariant manifolds in four-dimensional dynamical systems.* Computers & Graphics, 29(2), 289-29, 2005.

[82] J. Guckenheimer and A. Vladimirsky. *A fast method for approximating invariant manifolds.* SIAM Journal on Applied Dynamical Systems, 3(3), 232-260, 2004.

[83] L.P. Shilnikov, A.L. Shilnikov, and D.V. Turaev. *Methods of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamic.* Vol. 5. World Scientific, 2001.