

### Humanidades, Ciencia, Tecnología e Innovación en Puebla

ISSN 2644-0903 online Vol. 4. No. 1, 2022 www.academiajournals.com

TRABAJO DE INVESTIGACIÓN AUSPICIADO POR EL CONVENIO CONCYTEP-ACADEMIA JOURNALS



### Laura Cruzado Lima

## Modelos matemáticos de la dinámica de plantas hemiparásitas y sus problemas de transición controlable

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Presidente: Dr. José Jacobo Oliveros Oliveros

Secretario: Dr. Jorge Velázquez Castro

Vocal: Dra. María Blanca del Carmen Bermúdez Juárez

Vocal: Dra. Maribel Reyes Romero Oponente: Dr. Raúl Temoltzi Ávila

Director: Dr. Vladimir Aleksandrov

Co-asesor: Dr. Juan Alberto Escamilla Reyna

### Título de la tesis

### Modelos matemáticos de la dinámica de plantas hemiparásitas y sus problemas de transición controlable

#### Miembros del comité revisor

Presidente: Dr. José Jacobo Oliveros Oliveros Secretario: Dr. Jorge Velázquez Castro

Vocal: Dra. María Blanca del Carmen Bermúdez Juárez

Vocal: Dra. Maribel Reyes Romero Oponente: Dr. Raúl Temoltzi Ávila Director de tesis: Dr. Vladimir Aleksandrov Co-asesor de tesis: Dr. Juan Alberto Escamilla Reyna

#### Nombre de la institución y departamento

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla Facultad de Ciencias Físico-Matemáticas

Fecha del examen profesional

28 de enero del 2022.

Tesis presentada para obtener el grado de

Doctora en Ciencias Matemáticas

### Modelos matemáticos de la dinámica de plantas hemiparásitas y sus problemas de transición controlable

#### Laura Cruzado Lima

#### Resumen

En el presente trabajo, se estudian y plantean sistemas de ecuaciones diferenciales, que describen la dinámica de las plantas hemiparásitas, sus hospederos y para el caso del muérdago, sus vectores (aves), los cuales tienen como característica en común ser multiestables, es decir, que al menos tienen dos atractores (puntual o periódico). Dado que tienen diferentes atractores, se demuestra que es posible hacer una transición de una región de atracción a otra, bajo un control o una perturbación. Dedico este trabajo a la Dra. María Blanca del Carmen Bermúdez Juárez siempre estaré muy agradecida por brindarme su amistad.

### Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a quienes me han asesorado a lo largo de mi carrera de posgrado. A mi asesor el Dr. Vladimir Alexandrov que merece una parte significativa del crédito por todo el trabajo que se encuentra escrito aquí (y gran parte de lo que produciré en el futuro) y a mi asesor Dr. Juan Alberto Escamilla Reyna que me ha dado la oportunidad de pensar en nuevas formas de ampliar mis conocimientos, no sólo de matemáticas, sino también de vida. Por último, pero no menos importante, a la Dra. Blanca que ha sido un modelo a seguir y una persona que me enseñó a enfrentar a mis más grandes miedos.

Estoy muy agradecida con los miembros de mi jurado que por durante cuatro años han seguido mi trabajo: Dr. José Jacobo Oliveros Oliveros, Dr. Jorge Velázquez Castro, Dra. María Blanca del Carmen Bermúdez Juárez, Dra. Maribel Reyes Romero y al Dr. Raúl Temoltzi Ávila.

El trabajo de mi tesis no habría sido posible sin el financiamiento del CONACYT. Además, agradezco a la administración de la FCFM por su ayuda y con mención, en especial a Tere.

Agradezco a mis padres y hermana por apoyarme en mi camino, a mis amigos y colegas por su amistad y colaboración que han hecho que el doctorado sea mas pleno: Iryna Konovalenko y Anatolli Konovalenko gracias por su ayuda, su experiencia y las grandes charlas. Luego, a mis amigas y amigo del pasado y presente: Alejandra, Emilia, Karla, Lety, Yaz y Germán. Por supuesto aquellos seres vivos que no necesitan presentación: Rita y Harry.

### Contenido

In	trodu	cción	1	
1	Dinámica de modelos de plantas hemiparásitas y resultados matemáticos			
	1.1	Muérdagos como parásitos, mutualistas y recursos	5	
	1.2	Modelo de cuatro poblaciones con vector propuesto en tesis de maestría	8	
		• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	11	
		1.2.2 Estabilidad del estado libre del muérdago	12	
		· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	13	
	1.3	Modelo de cuatro ecuaciones propuesto por Yule	15	
	1.4	Sistemas con soluciones no negativas	18	
	1.5	Teoría de la estabilidad para sistemas dinámicos no lineales no nega-		
		tivos	20	
	1.6	Lema 1-2 Demidovich y Teorema de Andronov-Witt	21	
	1.7 Método del gradiente condicionado			
		1.7.1 Desviación máxima en dos coordenadas	25	
	1.8	Conjunto de accesibilidad: definición y propiedades	27	
		1.8.1 Construcción de un conjunto de accesibilidad para un sistema		
		no lineal con control	29	
	1.9	Resumen de resultados que existen sobre problemas de transición	32	
		1.9.1 Problema de transición directo	33	
		1.9.2 Problema de transición inverso	34	
2	Plan	nteamiento y solución del problema de transición entre muérdagos y		
	aves	para el modelo matemático de Liu	36	
	2.1	Derivación del modelo	36	
	2.2	Soluciones no negativas y acotadas	39	
	2.3	Análisis cualitativo: puntos críticos y estabilidad	41	
	2.4	Problema de transición del caso donde existe biestabilidad	49	

		2.4.1	Aproximación al conjunto de accesibilidad en una vecindad de $E_+$ por medio del método del paralelogramo	51 53		
		2.4.3 2.4.4 2.4.5	Problema de tiempo mínimo: caso lineal	54 57 59		
3		parásit Explica Deriva Análisi Plante	nto y solución del problema de transición del modelo de plantas as de raíz por Fibich ación biológica	61 61 64 67 69		
4		e árbole Constr 4.1.1 4.1.2 Exister	n, análisis y solución del problema de transición de la dinámica s, muérdagos y aves rucción del modelo	76 76 80 81 86 99		
		4.3.2	turbación	99 101		
Со	nclus	iones		109		
A	Apér A.1 A.2 A.3	Algoritation Algorit	tmo de construcción de una matriz de monodromía			
Bil	Bibliografía 115					

### Introducción

Comprender el por qué y cómo las comunidades ecológicas cambian con el tiempo ha sido un tema central en la ecología. Las interacciones entre competidores, depredadores y sus presas se consideran la base de la estructura de la comunidad, por lo que el parasitismo en este contexto ha atraído cada vez más la atención [52]. Debido a que los parásitos pueden influir en las comunidades a través de sus efectos directos sobre la supervivencia del hospedero. Es importante resaltar que de la innumerable cantidad de especies parasitarias, más de 4,500 son plantas [83]. Dentro de estas plantas parásitas se encuentran, las plantas hemiparásitas, como es el caso de los muérdagos y las plantas parásitas de raíz, quienes se alimentan de la planta huésped a través del haustorio, utilizando a los huéspedes como la principal fuente de agua y nutrientes. De esta manera el muérdago crece en las ramas de los árboles y sus semillas son dispersadas por las aves, mientras que, las plantas parásitas de raíz crecen en las raíces de las plantas hospederas.

Diferentes problemas de transición de sistemas biestables, se han formulado y resuelto por Emil Simiu [97], como problemas teóricos y aplicados, por ejemplo: a la ingeniería (el problema de ingeniería en la pérdida de estabilidad de la columna pandeada a carga transversal aleatoria), construcción naval (el problema de la pérdida de estabilidad del buque durante el cabeceo en mares aleatorios), los sistemas que mejoran la transferencia del oído y en los sistemas neurológicos cuya actividad implica escapes o, en términos neurológicos, disparos, dónde la ocurrencia de tales transiciones es un requisito fisiológico [97].

En trabajos de Alexandrov, Konovalenko y Tikhonova [64, 6], se resuelve el problema de transición directa (atractor puntual a un atractor periódico) del modelo de Hodgkin-Huxley con modificaciones de Soto-Alexandrov, bajo la acción de una pequeña perturbación. Luego, se resuelve el problema de transición inversa (atractor periódico al atractor puntual) por medio de una perturbación. En ambos problemas

se construyen conjuntos de accesibilidad  $D_{t_1}$  que permiten comparar la región de atracción de un atractor con el conjunto de accesibilidad obtenido.

Por otro lado, en la ecología desde finales de la década de 1960, se ha despertado un gran interés por describir cómo las comunidades pasan de un estado de equilibrio a otro o en otras palabras, a diferentes puntos de equilibrio localmente estables. Desde la aparición de los primeros artículos sobre el tema, se han desarrollado perspectivas para describir cómo las comunidades pasan de un estado estable a otro [15]. Los cambios de estado se han logrado con mayor frecuencia de manera experimental mediante la eliminación o la adición de depredadores, donde los depredadores se consideran externos a la comunidad de interés y pueden causar grandes cambios en comunidades de presas [85]. Para mover la comunidad de un equilibrio estable a otro, una perturbación de las variables de estado debe ser lo suficientemente grande como para empujar a la comunidad fuera del dominio actual de atracción y dentro del dominio de otro punto de equilibrio estable. Una vez en un nuevo dominio, la comunidad persistirá allí a menos que esté sujeta a otra gran perturbación [15].

En el presente trabajo, se estudian y plantean sistemas de ecuaciones diferenciales, que describen la dinámica de las plantas hemiparásitas, sus hospederos y para el caso del muérdago, sus vectores (aves), los cuales tienen como característica en común ser multiestables, es decir, que al menos tienen dos atractores (puntual o periódico). Dado que tienen diferentes atractores, se demuestra que es posible hacer una transición de una región de atracción a otra, bajo un control o una perturbación. Para lograr estas transiciones, el presente trabajo se divide en cuatro capítulos.

En el primer capítulo se presentan aspectos generales de las plantas hemiparásitas, en especial de los muérdagos. Además, se exponen dos modelos matemáticos, el primero propuesto en "Epidemiología matemática para la prevención de muérdago" [31] y el segundo de "Mistletoe-vector-host interactions: from within-host processes to population genetic structure" [105]. También se da una breve descripción de los conjuntos de accesibilidad, se describe el algoritmo para construir conjuntos de accesibilidad de un sistema lineal con coeficientes periódicos al añadir una perturbación y su aplicación al modelo de Hudgkin-Huxley modificado, que se desarrolla más ampliamente en "The problems of construction of the sets for stable oscillatory systems and its applications" [65].

El capítulo dos aborda el modelo cooperativo de la investigadora Rongsong Liu [74, 75]. El mdelo propuesto por Liu describe la dinámica entre el muérdago y las aves dispersoras de sus frutos. Liu hace un estudio cualitativo del modelo en base

a los parámetros donde se muestra bajo que condiciones existe la estabilidad de los puntos críticos. Bajo ciertas condiciones con los parámetros, en especial el parámetro d (representa la tasa de mortalidad del muérdago). Ella demuestra que su modelo es biestable, es decir, existen dos atractores puntuales  $E_1$  (extinción del muérdago) y  $E_+$  (coexistencia de pájaros y muérdagos), divididos por las separatrices de un punto de silla  $E_-$ . Debido a este régimen de biestabilidad, se presenta el primer resultado de esta tesis que consiste en plantear y dar solución al problema de transición de  $E_+$  a  $E_1$  para ello, se agrega un control a la ecuación de muérdago que por medio del método del paralelogramo [43] y de un proceso óptimo por tiempo más rápido, se logra hacer una transición de la región de atracción de coexistencia a la extinción del parásito.

En el capítulo tres, se expone y explica el modelo matemático del ecólogo en plantas Pavel Fibich [40]. El modela las relaciones entre dos tipos de plantas: las plantas hemiparásitas de raíz y sus plantas hospederas que se relacionan a través del parasitismo. Para ello Fibich modifica el conocido modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, que comprende la competencia por la luz y por los recursos del suelo. DEspués, hace un estudio cualitativo en base al parámetro K (gradiente de productividad) y encuentra distintos escenarios de biestabilidad, como el caso que hay entre un atractor puntual (extinción del hemiparásito) y un periódico (coexistencia de las dos plantas). Esto último, permite obtener un segundo resultado de la tesis, que consiste en formular y resolver un problema de transición entre el atractor periódico y el atractor puntual  $E_K$ . Para resolver este problema de transición, se construye un conjunto de accesibilidad en una vecindad de la solución periódica añadiendo un control  $v^0$ . Este control permite desarrollar estrategias que determinan los períodos necesarios para aplicar el deshierbe manual o algún control químico. Los resultados de este capítulo se publicaron en el artículo titulado: "Controlled Transition in a Model of Biomass Dynamics of Root Hemiparasitic Plants" [8].

Por último, en el capítulo cuatro se presentan una serie de resultados. El tercer resultado consiste en formular una ampliación del modelo determinista de Liu, al cual se le agrega la dinámica de la población de árboles sanos. Se hace un análisis cualitativo y simulaciones numéricas para la obtención de puntos críticos, bajo ciertas condiciones de los parámetros. Además, se obtiene una bifurcación de Andronov-Hopf y una bifurcación silla-nodo. En seguida, se obtienen diferentes casos de multiestabilidad. Sin embargo, el caso más interesante es cuando se tiene la presencia de tres atractores puntuales  $E_2$ ,  $E_4$ ,  $E_5$  y un ciclo límite en el interior del primer octante. Para este caso, se expone un cuarto resultado que consiste en formular y resolver un problema de transición de un atractor puntual  $E_4$  (coexistencia

de árboles sanos y aves) al ciclo límite (coexistencia de las tres especies) por medio de una perturbación. Posteriormente, se presenta un quinto resultado que radica en formular y resolver el problema de transición del atractor periódico al atractor puntual  $E_4$ , por medio de un control  $u_1^0$ . Esto fue posible haciendo una reducción del sistema de orden tres a uno de orden dos, en una vecindad del atractor periódico y en la variedad central; a este sistema se le añadió un control  $u_1$  que permitió construir un conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$ . Por último, el control  $u_1^0$  se agrega al sistema de orden tres y así se integra con las condiciones iniciales que pertenecen al ciclo límite y un tiempo  $t_1$ , obteniéndose una solución que no sale del primer octante (lo cual es importante para que tenga sentido biológico), que además alcanza la región de atracción de  $E_4$ . Finalmente, se presentan las conclusiones.

Los planos de fase para sistemas de ecuaciones difereciales de orden dos, se obtuvieron por medio del toolbox pplane8 para MATLAB desarrollado por David Arnold y John C. Polking, este programa se obtuvo en:

https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/61636-pplane.

Los cálculos para un estudio de bifurcaciones se obtuvieron con el toolbox MAT-CONT7p1 para MATLAB desarrollado por Yuri A. Kuznetsov y Wily Govaerts, el programa se puede obtener en:

https://webspace.science.uu.nl/ kouzn101/NBA/pract1.html

# Dinámica de modelos de plantas hemiparásitas y resultados matemáticos

### 1.1 Muérdagos como parásitos, mutualistas y recursos

El muérdago es una planta hemiparásita que crece en las ramas de los árboles, puede realizar la fotosíntesis, pero no sobrevivir sin un hospedero, es decir, que posee cierta independencia de éste. Los muérdagos son un grupo polifilético <sup>1</sup> de plantas que comprende a más de 1300 especies en una amplia gama de hábitats y se dividen en dos familias: Loranthaceae y Viscaceae, las cuales se distribuyen en todo el mundo, correspondiendo aproximádamente a 940 y 350 especies, respectivamente [104]. Se muestran algunos ejemplos en la Figura 1.1.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Un taxón polifilético es un grupo de organismos que carecen de un ancestro común. El grupo polifilético consiste en organismos no relacionados que descienden de más de un ancestro.



**Figura 1.1.** A)Muérdago nativo de América Central *psittacanthus shiadenus* B) Muerdago del desierto del desierto de Sonora *Phoradendron californicum*, C) Muérdago de zonas boscosas de México y Estados Unidos *Phoradendron juniperinum*.

Se sabe que una amplia gama de especies insectívoras se alimenta del abundante néctar de las flores del muérdago favoreciendo su fecundación, pero a su vez, también es polinizado por las aves. Sin embargo, los miembros de la familia Viscaceae son polinizados principalmente por el viento e insectos [93].

Varias especies de muérdago (en particular de la familia Viscaceae), utilizan explosión hidrostática para dispersar sus semillas, sin embargo, las aves juegan un papel importante en la dispersión a larga distancia, y según un estudio, las aves prefieren áreas con altos niveles de infestación por muérdago [102]. Además, dada la disponibilidad durante todo el año de frutos de muérdago en muchas regiones, se tiene una gran diversidad de especies animales que dependen de éste, dando lugar a que muchos de estos consumidores de muérdago actúen como dispersores ocasionales [12]. Los muérdagos son únicos entre parásitos transmitidos por vectores porque mantienen una interacción mutualista con sus vectores [77]. En la Figura 1.2 se puede ilustrar mas cláramente este proceso.

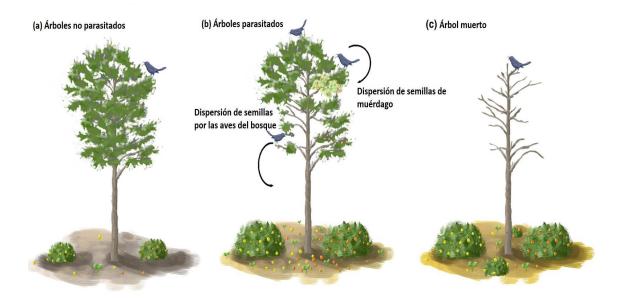


Figura 1.2. (a) Un árbol que carece de muérdago recibe visitas esporádicas de aves frugívoras. (b) Una vez que el árbol es parasitado por el muérdago, tiene mayores posibilidades de volver a infectarse debido a la mayor actividad de los dispersores de semillas aviares. (c) A medida que los muérdagos crecen, terminan con la muerte del hospedero. Tomado de [79].

Uno de los aspectos más interesantes del muérdago es que sus semillas se adhieren firmemente a la rama del árbol usando una conexión vascular o raíz modificada denominada haustorio, que es un disco adhesivo que sirve para conectar a la planta con el árbol como puede verse en la Figura 1.3. El haustorio va creciendo a través de los tejidos llegando al xilema, de donde toma las sales y el agua esenciales para la vida del árbol [87]. Los haustorios también liberan hacia los árboles reguladores de crecimiento que mantienen abiertas las vías de recursos y minimizan las reacciones defensivas del árbol. Si la invasión del muérdago por medio del haustorio resultara muy agresiva, la rama podría compartimentar el tejido y la infección fracasaría [76].



Figura 1.3. Los muérdagos son parásitos aéreos se adhieren a las ramas del hospedero por medio de una conexión vascular llamada haustorio (que es una raíz modificada), con la cual extraen agua y nutrientes del hospedero.

El aumento de los niveles de infestación se debe a los cambios dramáticos en la estructura del paisaje, como fragmentación del bosque y pérdidas en los patrones de arboledas [70]. En México, la CONAFOR (Comisión Nacional Forestal) diagnosticó que el 28.5 % del daño en bosques es causado por muérdagos [28]. El muérdago es un problema que afecta al país, es el tercer agente de destrucción de bosques [29].

Una de las formas más usuales de controlar a este parásito es por medio de la poda, ya que es una importante herramienta para su control y consiste en la eliminación física del parásito lo cual sólo se lleva a cabo sobre las ramas infectadas.

### 1.2 Modelo de cuatro poblaciones con vector propuesto en tesis de maestría

Algunas enfermedades como el dengue, malaria o virus del Nilo no son transmitidas directamente, sino por medio de un vector. Diversos modelos se han propuesto para transmisión de enfermedades por vector, uno de ellos es el formado por un modelo tipo SIS para el hospedero y SI para el vector [21]. Diferentes agentes infectivos hacen sentido dividir a la población hospedera en relativamente pocas clases: susceptible, infectado, recuperado e inmune [10]. Por lo que en el siguiente modelo se consideran a los árboles susceptibles (W) que se convierten en árboles infestados (X) a una tasa  $(\beta_H WZ)$  por medio del contacto de aves que manipularon muérdago

(Z). De forma similar, las aves que no tuvieron contacto con el muérdago (Y) se convierten en aves que consumieron muérdago (Z) a una tasa  $\beta_V Y X$  por contacto con árboles infestados con muérdago. Las interacciones de estas poblaciones se muestran en la Figura 1.4.

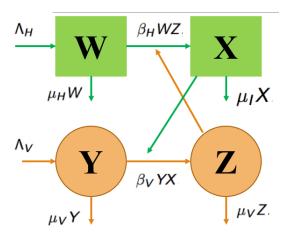


Figura 1.4. Dinámica de parasitación del muérdago

Las ecuaciones diferenciales no lineales que describen esta dinámica con condiciones iniciales no negativas son:

$$\frac{dW}{dT} = \Lambda_H - \mu_H W - \beta_H W Z,$$

$$\frac{dX}{dT} = \beta_H W Z - \mu_I X,$$

$$\frac{dY}{dT} = \Lambda_V - \mu_V Y - \beta_V Y X,$$

$$\frac{dZ}{dT} = \beta_V Y X - \mu_V Z,$$
(1.1)

donde,  $\mu_H$ ,  $\mu_I$  y  $\mu_V$  representan las tasas de mortalidad y  $\Lambda_H$ ,  $\Lambda_V$  son tasas de reclutamiento por unidad de tiempo. Para un mejor detalle, se pueden observar las Tablas (1.1 y 1.2) de variables y parámetros del modelo (1.1).

Variable	Definición	Unidades
$\overline{W}$	Densidad de árboles susceptibles	árboles por ha
X	Densidad de árboles infestados con muérdago	árboles por ha
Y	Densidad de aves sin tener contacto con muérdago	aves por ha
Z	Densidad de aves que han tenido contacto con muérdago	aves por ha

Tabla 1.1. Variables del modelo (1.1)

Parámetro	Definición	Unidades
$\mu_H$	Tasa de mortalidad natural de los árboles	1/día
$\mu_I$	Tasa de mortalidad de árboles infestados con muérdago	1/día
$\mu_V$	Tasa de mortalidad de las aves	1/día
$\Lambda_H$	Tasa de reclutamiento de árboles susceptibles	árboles/día
$\Lambda_V$	Tasa de reclutamiento de aves susceptibles	aves/día
$eta_H$	Coeficiente de parasitación de los árboles	1/día
$eta_V$	Coeficiente de parasitación de las aves	1/día

**Tabla 1.2.** Parámetros del modelo (1.1)

Si se supone que la densidad total de árboles se mantiene constante en un cierto periódo de tiempo, es decir, A = W + X, entonces el modelo se reduce a la siguiente forma:

$$\frac{dX}{dT} = \beta_H (A - X) Z - \mu_I X, 
\frac{dY}{dT} = \Lambda_V - \mu_V Y - \beta_V Y X, 
\frac{dZ}{dT} = \beta_V Y X - \mu_V Z.$$
(1.2)

Se estudiará el modelo sin dimensiones tomando como escala el número total de árboles  $X^*=A$ , así se tiene:  $x=\frac{X}{A}$ . Por ejemplo, A=168 árboles por hectárea. Mientras que para la población de aves se considera como escala a la población inicial de aves,  $Y(0)=B_0$ , por ejemplo  $B_0=924$  aves por hectárea, así se tiene:

 $y = \frac{Y}{B_0}$  y  $z = \frac{Z}{B_0}$ , para el tiempo se toma  $t = T/T^*$  donde  $T^* = 1/\beta_H$ , por lo que se tiene el siguiente sistema:

$$\frac{dx}{dt} = (1-x)B_0z - \frac{\mu_I}{\beta_H}x,$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{\Lambda_V}{\beta_H}B_0 - \frac{\mu_V}{\beta_H}y - \frac{\beta_V A}{\beta_H}yx,$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{\beta_V}{\beta_H}yx - \frac{\mu_V}{\beta_H}z.$$

Si se renombran los nuevos parámetros como:  $m = \frac{\mu_I}{\beta_H}$ ,  $v = \frac{\mu_V}{\beta_H}$ ,  $a = \frac{\beta_V}{\beta_H}A$ ,  $p = \frac{\Lambda_V}{\beta_H B_0}$ ,  $b = B_0$ . Finalmente, el nuevo sistema sin dimensiones y nuevos parámetros es:

$$\frac{dx}{dt} = b(1-x)z - mx,$$

$$\frac{dy}{dt} = p - vy - ayx,$$

$$\frac{dz}{dt} = ayx - vz.$$
(1.3)

#### 1.2.1 Análisis cualitativo

Se probará que existen dos puntos críticos, uno sin presencia de muérdago (libre de la plaga) y otro con presencia del muérdago. Los puntos críticos de (1.3), deben satisfacer las siguientes ecuaciones algebraícas.

$$b(1-x)z - mx = 0,$$
  

$$p - vy - ayx = 0,$$
  

$$ayx - vz = 0.$$
(1.4)

De (1.4) se obtienen las siguientes igualdades:

$$z^* = \frac{ay^*x^*}{y},\tag{1.5}$$

$$y^* = \frac{p}{v + ax^*},\tag{1.6}$$

$$z^* = \frac{mx^*}{b(1-x^*)}. (1.7)$$

De sustituir (1.6) en (1.5) se obtiene:

$$z^* = \frac{p}{v} \left( \frac{ax^*}{v + ax^*} \right). \tag{1.8}$$

Igualando (1.8) y (1.7) se obtiene:

$$x^* [(bpa + mav)x^* + v^2m - bpa] = 0.$$
 (1.9)

Si  $x^* = 0$ , se obtiene el punto crítico libre de la plaga  $E_0^* = \left(0, \frac{p}{v}, 0\right)$ , mientras que si  $x^* \neq 0$ , entonces se obtiene  $x^* = \frac{bpa - v^2m}{bpa + mav}$ . Se introduce  $R_0$ , que es el número de casos secundarios que un individuo produce en una población totalmente susceptible.

$$R_0 = \frac{bpa}{v^2m}. (1.10)$$

Nótese que  $x^*$  se puede escribir en términos de  $R_0$  como  $x^* = \frac{v^2 m(R_0 - 1)}{a(bp + mv)}$  con  $R_0 > 1$ . Por lo que el punto crítico  $E_1^*$  está dado por:

$$E_1^* = \left(x^*, \frac{p}{v + ax^*}, \frac{p}{v} \left(\frac{ax^*}{v + ax^*}\right)\right). \tag{1.11}$$

Además, si  $R_0 = 1$ , entonces  $E_1^* = E_0^*$ . Entonces, resumiendo se tiene el siguiente resultado:

**Afirmación 1.2.1** Sea  $R_0$  dado por (1.10), si  $R_0 \leq 1$ , entonces  $E_0^* = \left(0, \frac{p}{v}, 0\right)$  es el único punto crítico en el primer octante; si  $R_0 > 1$ , entonces el punto crítico endémico  $E_1^*$  también pertenece al primer octante.

### 1.2.2 Estabilidad del estado libre del muérdago

En esta sección se estudiará el comportamiento del punto crítico  $E_0^*$ , para ello se obtiene la matriz jacobiana de (1.3) dada por:

$$J(x,y,z) = \begin{pmatrix} -(bz+m) & 0 & b(1-x) \\ -ay & -(v+ax) & 0 \\ ay & ax & -v \end{pmatrix},$$
 (1.12)

entonces la estabilidad local de  $E_0$  es obtenida por los eigenvalores de la matriz:

$$J(E_0^*) = \begin{pmatrix} -m & 0 & b \\ -\frac{ap}{v} & -v & 0 \\ \frac{ap}{v} & 0 & -v \end{pmatrix}.$$
 (1.13)

Haciendo el álgebra necesaria se obtiene el polinomio característico  $P(\lambda) = (-v - \lambda)Q(\lambda) = 0$  donde  $Q(\lambda) = \lambda^2 + (m+v)\lambda + vm(1-R_0)$ , se sigue que la parte real de las raíces de  $P(\lambda)$  tienen parte real negativa, si y sólo si las raíces del polinomio  $Q(\lambda)$  tienen parte real negativa. Luego,  $Q(\lambda)$  es estable si y sólo si  $R_0 < 1$ . Por lo que se ha probado el siguiente resultado:

### Afirmación 1.2.2 Si $R_0 < 1$ , entonces

- a) El sistema (1.3) admite como único punto crítico admisible a  $E_0^*$ .
- b) El punto crítico trivial del sistema (1.3) es localmente asintóticamente estable.

### 1.2.3 Estabilidad del estado de equilibrio endémico

Para  $R_0 > 1$ , el punto de equilibrio  $E_0^*$  se convierte en un punto inestable. La estabilidad de  $E_1^*$  está dada por la matriz jacobiana de (1.3):

$$J(E_1^*) = \begin{pmatrix} -(bz^* + m) & 0 & b(1 - x^*) \\ -ay^* & -(v + ax^*) & 0 \\ ay^* & ax^* & -v \end{pmatrix}, \tag{1.14}$$

que es reescrita como:

$$J(E_1^*) = \begin{pmatrix} -\frac{bz^*}{x^*} & 0 & \frac{mx^*}{z^*} \\ -ay^* & -\frac{p}{y^*} & 0 \\ ay^* & ax^* & -v \end{pmatrix}, \tag{1.15}$$

cuando se toman las siguientes identidades:

$$bz^* + m = \frac{bz^*}{x^*},\tag{1.16}$$

$$b(1-x^*) = \frac{mx^*}{z^*},\tag{1.17}$$

$$v + ax^* = \frac{p}{y^*},\tag{1.18}$$

$$ay^*x^* = vz^*,$$
 (1.19)

que son obtenidas de (1.4). Por lo tanto, el polinimio característico del sistema linealizado está dado por:  $P(\lambda) = -\lambda^3 - a_1 \lambda^2 - a_2 \lambda - a_3$ , con:

$$a_{1} = v + \frac{bz^{*}}{x^{*}} + \frac{p}{y^{*}}$$

$$a_{2} = \frac{bvz^{*}}{x^{*}} + \frac{pv}{y^{*}} + \frac{bpz^{*}}{x^{*}y^{*}} - \frac{amy^{*}x^{*}}{z^{*}},$$

$$a_{3} = \frac{bpvz^{*}}{x^{*}y^{*}} + \frac{ma^{2}y^{*}(x^{*})^{2}}{z^{*}} - \frac{ampx^{*}}{z^{*}}.$$

Luego, dado que un polinomio  $P(t) = a_0t^3 + a_1t^2 + a_2t + a_3$  es Hurwitz, si y sólo si  $a_0$ ,  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$  son del mismo signo y  $a_1a_2 - a_3a_0 > 0$  [39]. Primero, se observa que el coeficiente  $a_0 = -1$  y  $a_1 < 0$  puesto que los parámetros son positivos y  $R_0 > 1$ , se probará que  $a_2 < 0$  de donde se obtiene de las identidades (2.15) y (2.18) que:

$$a_{2} = -\left(\frac{bvz^{*}}{x^{*}} + \frac{pv}{y^{*}} + \frac{bpz^{*}}{x^{*}y^{*}} - \frac{amy^{*}x^{*}}{z^{*}}\right)$$
$$= -\left(bvz^{*} + \frac{pv}{y^{*}} + \frac{bpz^{*}}{x^{*}y^{*}}\right) < 0.$$

Mientras que, para  $a_3$  y de algunos cálculos algebraícos se obtiene:

$$a_{3} = -\left(\frac{bpvz^{*}}{x^{*}y^{*}} + \frac{ma^{2}y^{*}(x^{*})^{2}}{z^{*}} - \frac{ampx^{*}}{z^{*}}\right)$$
$$= -\left(\frac{bpvz^{*}}{y^{*}} + \frac{a^{2}my^{*}(x^{*})^{2}}{z^{*}}\right) < 0.$$

Ahora sólo falta probar que  $\Delta_2 = a_1 a_2 - a_3 a_0 > 0$ , por lo que se tiene lo siguiente:

$$\Delta_2 = a_1 a_2 - a_3 a_0 = -\frac{a^2 m (x^*)^2 y^*}{z^*} + \frac{b^2 p (z^*)^2}{(x^*)^2 y^*} + \frac{b^2 v (z^*)^2}{x^*} + \frac{b p^2 z^*}{x^*} + \frac{b p^2 z^*}{x^* (y^*)^2} + \frac{2b p v z^*}{x^* y^*} + \frac{p^2 v}{(y^*)^2} + \frac{p v^2}{y^*} + b v^2 z^*.$$

Por lo que  $\Delta_2$  se reescribe usando las identidades como:

$$\Delta_2 = a_1 a_2 - a_3 a_0 = a^2 b(x^*)^2 y^* + a^2 b x^* y^* + 2abv y^* + bv^2 z^* + \frac{b^2 p(z^*)^2}{(x^*)^2 y^*} + \frac{b^2 v(z^*)^2}{x^*} + \frac{bp^2 z^*}{x^* (y^*)^2} + \frac{p^2 v}{(y^*)^2} + \frac{pv^2}{y^*} > 0.$$

Por lo tanto, se ha probado lo siguiente:

**Afirmación 1.2.3** Para  $R_0 > 1$ , el punto crítico  $E_1^*$  en el primer octante es localmente asintóticamente estable.

En la tesis de maestría [31] se estudió más detalladamente el modelo de cuatro ecuaciones con vector (1.1), además de que se probó la estabilidad global de los puntos de equilibrio con ayuda de funciones de Lyapunov.

### 1.3 Modelo de cuatro ecuaciones propuesto por Yule

El siguiente modelo propuesto en la tesis doctoral de Yule [105] consiste de un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias, el cual se agrega en esta tesis con el fin de ilustrar que existe otro modelo que describe la dinámica del muérdago, con la diferencia que este modelo toma en cuenta a las semillas de muérdago y a los polinizadores, sin tomar en cuenta a los árboles. Más adelante, en los capítulos  $2 \ y \ 4$  se presentarán otras propuestas de modelación del muérdago. Este modelo explora las condiciones para el cual dos mutualistas de una especie compartida interactúan con un antagonista entre sí, un fenómeno que se ha observado en la naturaleza. Se tienen las siguientes poblaciones: M como la densidad de la población de plantas, S es la densidad de semillas maduras, P densidad del polinizador de la planta y D la densidad del dispersor de las semillas.

$$\frac{dM}{dt} = e_M \alpha_{SD} SD(1 - M) - d_m M,$$

$$\frac{dS}{dt} = e_{MP} \alpha_{MP} MP - e_{SD} \alpha_{SD} SD - d_S S,$$

$$\frac{dP}{dt} = \alpha_P P + e_{PM} \alpha_{MP} PM - q_P P^2 - d_p P - e_{PD} \alpha_{DP} PD,$$

$$\frac{dD}{dt} = \alpha_D D + e_{DS} \alpha_{SD} DS + e_{DP} \alpha_{DP} DP - q_D D^2 - d_D D,$$
(1.20)

donde:

- $\alpha_{SD}$ : Interacción dispersor-semilla.
- $\alpha_{MP}$ : Interacción polinizador con planta.
- $\alpha_{DP}$ : Interacción entre polinizadores y dispersores.
- $\bullet$   $\alpha_D$ : Tasa de natalidad del dispersor.

- $\alpha_P$ : Tasa de natalidad del polinizador.
- $e_{SD}$ : Eliminación de semillas (dispersor-semilla).
- $e_{DS}$ : Conversión en nacimientos de dispersores.
- $e_M$ : Dispersión de semillas con éxito.
- $e_{MP}$ : Conversión de flores en frutos y semillas.
- $e_{PM}$ : Conversión de recursos florales en nacimientos de polinizadores.
- $e_{DP}$ : Eficiencia de conversión entre la interacción planta-dispersor.
- $e_{PD}$ : Eficiencia de conversión entre la interacción dispersor-planta.

#### Competencia interespecífica.

- $q_P$ : Fuerza de autorregulación en la población de polinizadores.
- $\bullet$   $q_D$ : Fuerza de autorregulación en la población de dispersores.

Además, se tienen los siguientes supuestos:

- Si  $\alpha_{DP} = 0$  los dispersores y polinizadores no infectan directamente.
- Si  $e_{DP} > 0$ ,  $e_{PD} < 0$  tiene un efecto positivo en los dispersores y un negativo en los polinizadores (depredador-presa).
- Si  $e_{DP} = 0$ ,  $e_{PD} < 0$  los polinizadores se ven afectados negativamente por el aumento de la densidad del dispersor, el dispersor no se beneficia.

Se realizaron algunas simulaciones de los planos de fase obteniéndose las siguientes proyecciones:

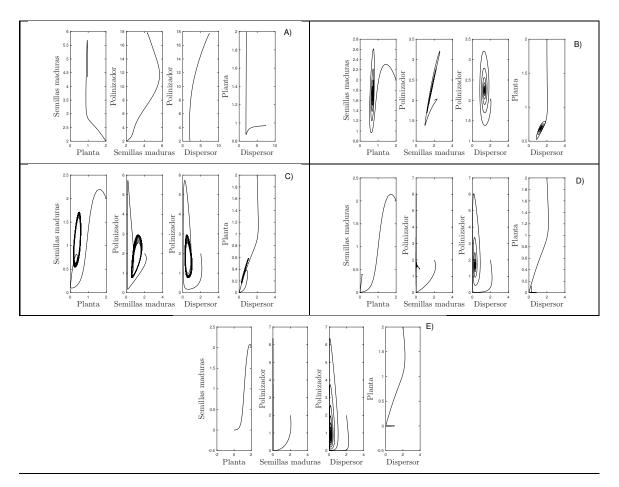


Tabla 1.3. Gráficos de planos de fase que muestran las trayectorias de las poblaciones de plantas, semillas maduras, polinizadores y dispersores bajo diferentes niveles de antagonismo refiriéndose al parámetro  $\alpha_{DP}$ , se tiene un mayor interés en la relacion dispersores y polinizadores. A) Bajo ningún antagonismo, polinizadores y los dispersadores no muestran oscilaciones con  $\alpha_{DP}=0$ . B, D) Las oscilaciones amortiguadas ocurren bajo diferentes niveles de antagonismo con  $\alpha_{DP}=1$  y  $\alpha_{DP}=3$ , respectivamente. C) El ciclo límite estable entre polinizadores y dispersores ocurre en algunos niveles intermedios de antagonismo con  $\alpha_{DP}=2$ . E) A altos niveles de antagonismo, el mutualista focal no persiste, y el sistema depredador-presa restante muestra oscilaciones amortiguadas con  $\alpha_{DP}=6$ .

Algunos resultados importantes que se obtienen son los siguientes:

 Una aplicación de este modelo es entender cómo las interacciones negativas entre los polinizadores y dispersores podrían afectar a las plantas que comparten.

- De las cuatro combinaciones de especialización y generalización en polinizadores y dispersores, se encontró que la planta focal es más probable que persista bajo el antagonismo entre los mutualistas cuando los polinizadores son generalistas y los dispersores son especializados.
- Es común en la naturaleza que los dispersores generalistas y polinizadores especializados ó dispersores y polinizadores generalistas, Kelsey Yule descubrió que cualquier nivel de antagonismo en el dispersor permite que la especie gane densidades suficientemente altas que el efecto indirecto sobre el mutualista compartido será tan fuerte como para causar su extinción en frecuencias ya sean altas o moderadas de antagonismo. Pero hasta el momento no existen especies de plantas que dependen de polinizadores especializados y dispersores especializados. Lo que sugiere que las comunidades de especializados se verán aún más desfavorecidas, ya que ninguna especie podría persistir bajo ningún nivel de antagonismo entre mutualistas especializados, y requieren las tasas más altas de mutualismo para persistir incluso en ausencia de tal antagonismo.
- En particular, la planta parásita muérdago del desierto (*Phoradendron californicum*) puede ser adaptada al modelo, ya que se basa en un dispersor especializado, *Phainopepla nitens*, que requiere insectos para complementar su dieta. Además, estos papamoscas sedosos (Ptiliogonatidae) son inusuales entre las especies principalmente frugívoras, ya que son expertos en la captura de insectos voladores y dedican hasta el 15 % de su tiempo a la captura de moscas durante la temporada de reproducción. La fenología floreciente del muérdago del desierto, que es dioica ² y obligatoria, se basa en pequeños polinizadores generalistas para la reproducción, se superpone completamente con ambas fenologías de fructificación y el período de cría de *Phainopepla*. Protegidos por los dispersores territoriales, los muérdagos en flor están altamente agregados dentro del huésped y atraen grandes cantidades de insectos polinizadores. El modelo sugiere que estos detalles del sistema permitirían que el muérdago del desierto persista bajo un consumo moderadamente frecuente.

### 1.4 Sistemas con soluciones no negativas

Del libro de Kuzenkov [68], se tienen los siguientes resultados:

Sea el sistema de ecuaciones autónomo

$$\dot{x}_i = F_i(t, x_1, ..., x_2), \quad i = 1, ..., n,$$
 (1.21)

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>Una especie dioica es aquella en la que hay individuos machos e individuos hembras

con respecto a las funciones  $x_1(t), ..., x_n(t)$ . Si introducimos funciones vectoriales  $x(t) = (x_1(t), ..., x_n(t)), F(t, x) = (F_1(t, x), ..., F_n(t, x)),$  entonces las ecuaciones (1.21) se pueden reescribir en la forma vectorial  $\dot{x} = F(t, x)$ .

Dadas las condiciones iniciales:

$$x(t_0) = x^0, \ x^0 = (x_1^0, ..., x_n^0).$$
 (1.22)

La solución del sistema (1.21) con condiciones iniciales (1.22) es una función vectorial continuamente diferenciable  $x(t) = (x_1(t), ..., x_n(t))$ , que satisface (1.21) para  $t > t_0$ .

Decimos que el problema de Cauchy tiene una solución no negativa x(t), si todos sus componentes  $x_1(t), ..., x_n(t)$  son no negativos para cualquier valor de t. Las condiciones iniciales  $x(t_0) = x^0$  son no negativas si todas las coordenadas del vector  $x^0$  son no negativas. Obviamente, para que la solución no sea negativa, es necesario que las condiciones iniciales no sean negativas. Pero esta condición no es suficiente.

**Teorema 1.4.1** Para que la solución del sistema (1.21) para cualquier condición inicial con coordenada i-ésima no negativa

$$x_i(t_0) \ge 0, \tag{1.23}$$

tenga su componente no negativa correspondiente  $x_i(t) \geq 0$ , es necesario y suficiente que la función  $F_i$  satisfaga la condición de cuasipositividad:

$$F_i(t, x_1, x_2, ..., x_{i-1}, 0, x_{i+1}, ..., x_n) \ge 0,$$
 (1.24)

para cualquier variable  $x_i$ ,  $i \neq j$ .

Corolario 1.4.1 Supongamos que la condición de cuasi-positividad para el lado derecho de la i-ésima ecuación del sistema (1.21) se cumple en forma de la igualdad

$$F_i(t, x_1, x_2, ..., x_{i-1}, 0, x_{i+1}, ..., x_n) = 0. (1.25)$$

Si, al mismo tiempo, en el momento inicial, la condición

$$x_i(t_0) = 0, (1.26)$$

entonces para todo  $t > t_0$  la igualdad  $x_i(t) = 0$  se cumple.

Corolario 1.4.2 Suponga que se satisface la condición (1.25) para el lado derecho de la i-ésima ecuación del sistema (1.21). Además, si la i-ésima coordenada de las condiciones iniciales (1.22) satisface la designaldad estricta

$$x_i(t_0) > 0, (1.27)$$

entonces  $x_i(t) > 0$  para todo  $t > t_0$ .

Corolario 1.4.3 Para que la solución del sistema (1.21) bajo cualquier condición inicial no negativa sea no negativa, es necesario y suficiente que las funciones  $F_i$  para todos los índices i = 1, ..., n satisfagan la condición de cuasipositividad (1.24) para los componentes no negativos x.

En otras palabras, el corolario anterior dice que la trayectoria de fase del sistema (1.21), comenzando en un ortante n-dimensional positivo, nunca lo abandona. Los puntos de este ortante, en virtud de la ley del movimiento determinada por las ecuaciones diferenciales (1.21), van a puntos del mismo ortante. En este caso, se dice que el orthant positivo es invariante bajo la transformación determinada por las ecuaciones (1.21).

### 1.5 Teoría de la estabilidad para sistemas dinámicos no lineales no negativos

En esta sección se proporcionan las condiciones para la estabilidad de los sistemas dinámicos no lineales no negativos. Las siguientes definiciones se encuentran en [16, 103].

Sea el sistema dinámico no lineal de la forma:

$$\dot{x}(t) = f(x(t)), \ x(0) = x_0, \ t \in [0, \tau_{x_0}),$$
 (1.28)

donde  $x(t) \in D$ , D subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  con  $0 \in D$ ,  $f : D \to \mathbb{R}^n$  localmente Lipschitz,  $0 < \tau_{x_0} \le \infty$ , es el intervalo máximo de existencia para la solución  $x(\cdot)$ de (1.28). El punto  $x_e \in D$  es un punto de equilibrio de (1.28) si  $f(x_e) = 0$ .

**Definición 1.1** Sea  $f:[f_1,\cdots,f_n]^T\colon D\to\mathbb{R}^n,\ D\subset\mathbb{R}^n$  abierto, tal que  $\overline{\mathbb{R}}^n_+\subset D$ , definido como  $\overline{\mathbb{R}}^n_+=\{(x_1,x_2,...,x_n)\in\mathbb{R}^n\mid x_1,x_2,...,x_n\geq 0\}$ . Entonces f es esencialmente no negativo si  $f_i(x)\geq 0$ , para todo i=1,...,n y  $x\in\overline{\mathbb{R}}^n_+$  tal que  $x_i=0$ , donde  $x_i$  denota el i- ésimo elemento de x.

**Proposición 1.5.1** Supongase que  $\overline{\mathbb{R}}^n_+ \subset D$ . Entonces  $\overline{\mathbb{R}}^n_+$  es un conjunto invariante con respecto a (1.28) si y sólo si  $f: D \to \mathbb{R}^n$  es esencialmente no negativo.

**Definición 1.2** La solución de equilibrio  $x(t) \equiv x_e$  del sistema dinámico no negativo (1.28) es estable por Lyapunov si para cada  $\epsilon > 0$ , existe  $\delta = \delta(\epsilon) > 0$  tal que si  $x_0 \in B_{\delta}(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n$ , entonces  $x(t) \in B_{\epsilon}(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n$ ,  $t \geq 0$ . La solución de equilibrio  $x(t) \equiv x_e$  del sistema dinámico no negativo (1.28) es semiestable si es estable por Lyapunov y existe  $\delta > 0$  tal que si  $x_0 \in B_{\delta}(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n$ , entonces  $\lim_{t \to \infty} x(t)$  existe y converge a un punto de equilibrio estable por Lyapunov. La solución de equilibrio  $x(t) \equiv x_e$  es asintóticamente estable si es estable por Lyapunov y existe  $\delta > 0$  tal que si  $x_0 \in B_{\delta}(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n$ , entonces  $\lim_{t \to \infty} x(t) = x_e$ . Finalmente, la solución de equilibrio  $x(t) = x_e$  del sistema dinámico (1.28) es globalmente asintóticamente estable si se cumplen lo anterior para todo  $x_0 \in \overline{\mathbb{R}}_+^n$ .

El siguiente resultado demuestra que si un sistema no lineal es no negativo, entonces su linealización también es no negativa.

**Lema 1.5.1** Considérese el sistema dinámico no lineal (1.28) donde f(0) = 0 y  $f: D \to \mathbb{R}^n$  es esencialmente no negativa y continuamente diferenciable en  $\overline{\mathbb{R}}^n_+$ . Entonces  $A = \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_0$  es esencialemente no negativo.

A continuación, se presenta la clave sobre la estabilidad de un sistema no negativo linealizado no lineal.

**Teorema 1.5.1** Sea  $x(t) = x_e$  un punto de equilibrio para el sistema dinámico no lineal (1.28). Más aún, sea  $f: D \to \mathbb{R}^n$  esencialmente no negativa y sea  $A = \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{x=x}$ . Entonces las siguientes declaraciones son válidas:

- 1. Si  $Re\lambda < 0$ , donde  $\lambda \in spec(A)$ , entonces la solución de equilibrio  $x(t) \equiv x_e$  de un sistema dinámico no lineal (1.28) es asintóticamente estable.
- 2. Si existe  $\lambda \in spec(A)$  tal que  $Re\lambda > 0$ , entonces la solución de equilibrio  $x(t) \equiv x_e$  del sistema dinámico no lineal (1.28) es inestable.

### 1.6 Lema 1-2 Demidovich y Teorema de Andronov-Witt

Lema 1.6.1 Dado el sistema periódico

$$\dot{x} = P(t)x,\tag{1.29}$$

donde  $P(t) \in C^1(\mathbb{R})$  y P(t+T) = P(t) (T > 0) tiene un multiplicador de Floquet  $\rho_1 = 1$  y el valor absoluto de todos los multiplicadores  $\rho_j$  (j = 2, ..., n) son menores que uno  $|\rho_j| < 1$ . Entonces para el sistema (1.29) la matriz fundamental de forma especial existe

$$X(t) = \Phi_s(t) \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & exp(C_1 t) \end{pmatrix}, \tag{1.30}$$

donde  $\Phi_s(t)$  es una matriz regular, continuamente diferenciable, T-periódica y  $C_1$  es una matriz estable  $(n-1)\times(n-1)$ .

**Lema 1.6.2** Sea X(t) una matriz fundamental del sistema (1.29) de la forma (1.30) y

$$G(t,s) = \begin{cases} X(t)diag(0, E_{n-1})X^{-1}(s) & para \ t > s, \\ -X(t)diag(E_1, 0)X^{-1}(s) & para \ t < s. \end{cases}$$

Donde  $E_q$  es la matriz identidad de tamaño  $q \times q$ . Entonces la función vectorial

$$y(t) = X(t)a + \int_0^\infty G(t, s)f(s) ds,$$

donde a es un vector constante arbitrario con primer coordenda cero, es decir,

$$(a, e_1) = 0, \ e_1 = colon(1, 0, ..., 0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ ... \\ 0 \end{pmatrix},$$

$$f(t) \in C^1([0,\infty)), \int_0^\infty ||f(t)|| dt < \infty,$$

es la solución del sistema no-homogéneo

$$\dot{y} = P(t)y + f(t).$$

Corolario 1.6.1 El sistema (1.29) tiene una solución periódica con período T si y sólo si el número 1 es un multiplicador de Floquet.

Se considera un sistema de ecuaciones autónomo:

$$\dot{x} = f(x), \tag{1.31}$$

donde  $f \in C^1(X)$ ,  $X \subset \mathbb{R}^n$  suconjunto abierto.

Se supone que el sistema no lineal (1.31) tiene una solución periódica p(t) con período T > 0, y se considera el sistema variacional con respecto a esta solución:

$$\dot{y} = f'(p(t))y. \tag{1.32}$$

Por el corolario (1.6.1) el 1 es un multiplicador característico de (1.32).

**Teorema 1.1 (Andronov-Witt, Demidovich)** Si 1 es un multiplicador de Floquet del sistema en desviaciones (1.32), y los restantes n-1 multiplicadores de Floquet tienen su módulo menor que uno, entonces la solución periódica p(t) de (1.31) es asintóticamente orbitalmente estable.

Las pruebas de los Lema (1.6.1) y Lema (1.6.2) pueden encontrarse en [32, 39].

### 1.7 Método del gradiente condicionado

B. V. Bulgakov dió una solución completa del problema sobre la desviación máxima en una coordenada del sistema dinámico lineal de la forma [1]:

$$\begin{cases} \dot{x} = Ax + bv \\ v(\cdot) \in V_1 = \{v_1(\cdot) \in KC | |v(t)| \le \nu < 1, \ t \in (0, t_k < \infty) \}. \end{cases}$$
 (1.33)

con  $x^T(t) = (x_1(t), ..., x_n(t))$  un vector de dimensión n, A una matriz constante  $n \times n$ ,  $b^T$  un vector constante de dimensión n y v = v(t) una perturbación que pertenece al conjunto de las funciones continuas a trozos, denotado por KC. Bulgakov planteó este problema de desviación máxima con respecto a la coordenada  $x_1$  como un problema de optimización, esto es, se requiere encontrar

$$\sup_{v \in V_1} x_1(t_k), \tag{1.34}$$

donde  $t_k$  es el tiempo fijo del proceso. Si existe solución al problema, a la perturbación encontrada  $v^0 \in V_1$  se le llama peor perturbación. La solución de (1.33) para la coordenada  $x_1$  en el momento  $t_k$  es:

$$x_1(t_k) = c^T x(t_k) = c^T e^{At_k} x(0) + \int_0^{t_k} c^T e^{A(t_k - t)} bv(t) dt,$$
 (1.35)

con  $c^T = (1, 0, 0, ..., 0), e^{At_k}$  es la matriz fundamental de soluciones.

Si la función  $c^T e^{A(t_k-t)} \equiv 0$ , entonces el problema del sistema (1.33) no es perturbado en la coordenada  $x_1$  en el instante  $t_k$ . Se tiene así que:  $x_1(t_k) = c^T e^{At_k} x(0)$  para cualquier  $v(\cdot) \in V_1$ .

Si  $c^T e^{A(t_k - t)} \neq 0$  para  $t \in [0, t_k]$ , el sistema (1.33) es perturbado, luego, de (1.35) se puede ver que para lograr el valor máximo en la coordenada  $x_1$  en un tiempo  $t_k$  es necesario y suficiente que la perturbación v(t) tome el valor máximo  $+\nu$  ó  $-\nu$  que coincide con el signo de la función  $c^T e^{A(t_k - t)}$ .

En los puntos  $t_i$ , donde esta función es igual a cero, la perturbación v(t) puede tomar cualquier valor entre  $+\nu$  y  $-\nu$ . Pero solo puede haber un número finito de puntos debido a la analiticidad de la función  $c^T e^{A(t_k-t)}b$ . Por lo tanto, el valor de la integral (1.35) no cambia si se toma  $v(t_i) = 0$ , i = 1, ..., k, donde  $c^T e^{A(t_k-t)}b = 0$ . Por lo tanto, se obtiene una fórmula que determina la peor perturbación y que da solución al problema de Bulgakov:

$$v_0(t) = \nu \operatorname{sign}\left(c^T e^{A(t_k - t)}b\right), \tag{1.36}$$

De acuerdo a Alexandrov [1], la solución a este problema se puede presentar de una forma más conveniente. La solución de este problema se obtiene del Principio del Máximo de Pontryagin (PMP) [88]. El problema que examina B. V. Bulgakov encaja completamente con un problema de control óptimo de tiempo fijo y extremo libre. La función de Pontryagin es:  $H = \psi^T (Ax + bv)$ , cuyo sistema conjugado esta dado por:

$$\begin{cases} \dot{\psi} = -A^T \psi, \\ \psi(t_k) = c, \end{cases} \tag{1.37}$$

se obtiene

$$\psi(t) = e^{-A^T t} \psi(0) = e^{-A^T t} e^{A^T t_k} c = e^{A^T (t_k - t)} c.$$

La peor perturbación que maximiza el funcional es:

$$v^0(t) = \nu \operatorname{sign}[\psi^T(t)b].$$

Combinando (1.35) y (1.37) se prueba que la desviación máxima con respecto a la coordenada  $x_1$  en el momento  $t_k$ , que corresponde a la peor perturbación  $v^0(t)$  es:

$$x_{1}(t_{k}, v^{0}) = c^{T} e^{At_{k}} x(0) + \int_{0}^{t_{k}} \left| c^{T} e^{A(t_{k} - t)} b \right| \nu dt$$

$$= \psi^{T}(0) x(0) + \int_{0}^{t_{k}} \nu \left| \psi^{T}(t) b \right| dt.$$
(1.38)

Por lo tanto (1.37), (1.38) son la solución completa al problema (1.33) en el conjunto  $V_1$ . La solución (1.38), es una condición necesaria y suficiente de optimalidad.

#### 1.7.1 Desviación máxima en dos coordenadas

Dado el sistema lineal (1.33), ahora se considera el problema de encontrar la desviación máxima en dos coordenadas  $x_1$  y  $x_2$  en el tiempo  $t_k$ . El funcional J tiene la forma:

$$J = x_1^2(t_k) + x_2^2(t_k). (1.40)$$

Así, para encontrar el máximo del funcional (1.40) es equivalente a encontrar la mayor distancia desde el origen a  $D(t_1)$ .

Para encontrar la peor perturbación en dos coordenadas, es necesario primero encontrar los puntos:  $\max_{v \in V} x_1(t_k, v)$  y  $\max_{v \in V} x_2(t_k, v)$ , que son las desviaciones máximas en las coordenadas  $x_1$  y  $x_2$ , respectivamente.

- Si máx  $x_1 = \text{máx } x_2 = 0$ , el sistema (1.33) no es perturbado y el problema está resuelto.
- Si máx  $x_1 = 0$ , el sistema (1.33) no es perturbado en  $x_1$  y  $D_{t_k}$  es un intervalo en la ordenada. Si máx  $x_2 = 0$ , el sistema (1.33) no es perturbado en  $x_2$  y  $D_{t_k}$  es un intervalo en la abcisa.
- Si máx  $x_1 \neq 0$ , máx  $x_2 \neq 0$ , entonces (1.33) es perturbado en ambas coordenadas. Entonces, encontrando mín  $x_1$  y mín  $x_2$ . Como resultado se tienen cuatro diferentes perturbaciones proyectadas sobre  $D_{t_k}$  en el eje  $x_1$  y  $x_2$ , es decir, estos cuatro puntos dan la posibilidad para construir el rectángulo que contiene a  $D_{t_k}$ .

Para obtener la peor perturbación se aplica el método de aproximaciones sucesivas. Se toma cualquiera de las perturbaciones encontradas y se denota por  $v^1(t)$ . Luego, se encuentra el máximo del funcional  $\phi_0 = c_1^T x(t_k, v)$ , donde  $c_1 = (x_1(t_k, v^1), x_2(t_k, v^1))$  es un vector de dos dimensiones. Geométricamente, esto es equivalente a encontrar la proyección del conjunto de accesibilidad  $D_{t_k}$  en la dirección  $c_1$  como se ve en la Figura 1.5.

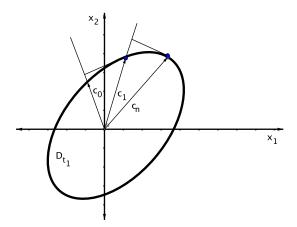


Figura 1.5. Conjunto alcanzable  $D_{t_k}$ . Tomada de [7]

El máximo del funcional lineal  $\phi_0$  es único. Por lo tanto, la perturbación correspondiente a este máximo toma como una próxima perturbación a la peor posible, de donde se tiene un proceso iterativo, definido por la relación de recurrencia:

$$\max_{v \in V} [x_1(t_k, v^n) x_1(t_k, v) + x_2(t_k, v^n) x_2(t_k, v)] 
= x_1(t_k, v^n) x_1(t_k, v^{n+1}) + x_2(t_k, v^n) x_2(t_k, v^{n+1})$$
(1.41)

O

$$\max_{z \in D(t_1)} z_n^T z = z_n^T z_{n+1}, \tag{1.42}$$

donde  $z_n = (x_1(t_k, v^n), x_2(t_k, v^n))$ . Si en el *n*-ésimo paso se obtiene  $z_n = z_{n+1}$ , entonces el punto  $z^0 = z_n$  es estacionario en virtud de la definición del proceso (1.42). La perturbación  $v^0(t)$ , correspondiente al movimiento del sistema al punto  $z^0$ , satisface (1.42), es decir,

$$\max_{v \in V} [x_1(t_k, v^0) x_1(t_k, v) + x_2(t_k, v^0) x_2(t_k, v)] = x_1^2(t_k, v^0) + x_2^2(t_k, v^0).$$
 (1.43)

Así, el proceso iterativo descrito arriba permite encontrar la peor perturbación. Este método se demuestra que es convergente [2, 7]. El método permite calcular la peor perturbación  $v^0$  que alcanza el máximo de J y la frontera del conjunto de accesibilidad  $D(t_k)$ . Konovalenko [65] aplica este método detalladamente a la ecuación clásica de segundo orden que describen los movimientos del péndulo.

### 1.8 Conjunto de accesibilidad: definición y propiedades

Las siguientes definiciones y propiedades se encuentran demostradas en el libro de Blagodatkikh [17]. Dado el sistema de ecuaciones diferenciales lineal,

$$\dot{x} = Ax + bv. \tag{1.44}$$

Aquí, A es una matriz constante, b es un vector de ausencia o presencia de control en el sistema. El conjunto de condiciones iniciales  $M_0 \in \Omega(\mathbb{R}^n)$  con  $\mathbb{R}^n$  espacio euclidiano y el espacio  $\Omega(\mathbb{R}^n)$  consiste de todos los subconjuntos compactos no vacíos de  $\mathbb{R}^n$ . La clase de controles admisibles V consiste de todas las funciones v(t) que son Lebesgue integrables en el intervalo de tiempo  $I = [t_0, t_1]$ , esto es  $v(t) \in V$ ,  $V \in \Omega(\mathbb{R}^n)$ . En los capítulos siguientes se tomará a v(t) como una función continua a trozos, esto es,  $v(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v(t)| \le \delta_1 < 1\}$ , es una variante particular de la teoría desarrollada por Blagodatkikh.

**Definición 1.3 (Conjunto de accesibilidad)** El conjunto D(t) en el tiempo t es definido como el conjunto de todos los puntos del espacio de fase  $\mathbb{R}^n$ , que pueden ser alcanzados en el intervalo de tiempo  $[t_0, t_1]$  desde un punto inicial  $M_0$  por las trayectorias de las soluciones (1.44) con todos los controles admisibles v(t).

El conjunto de accesibilidad D(t) consiste de todos los puntos de la forma  $\{x(t)\}$ , donde x(t) es la solución de la ecuación (1.44) con condiciones iniciales  $x(t_0) \in M_0$  y control admisible v(t), geométricamente se ilustra en la Figura 1.6. El conjunto de accesibilidad depende de la matriz A, el conjunto funcional de controles V, el punto  $M_0$  y el intervalo de tiempo  $[t_0, t_1]$ .

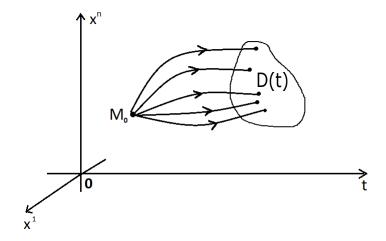


Figura 1.6. Conjunto alcanzable D(t).

**Propiedad 1.8.1** El conjunto de accesibilidad D(t) puede ser expresado en la forma

$$D(t) = e^{(t-t_0)A} M_0 + \int_{t_0}^t e^{(t-s)A} bV \, ds,$$

 $donde\ e^{(t-t_0)A}M_0\ es\ la\ imágen\ del\ conjunto\ M_0\ bajo\ la\ transformación\ lineal\ e^{(t-t_0)A}.$ 

**Propiedad 1.8.2** El conjunto de accesibilidad es un subconjunto compacto no vacío del espacio de fase  $\mathbb{R}^n$ , es decir,  $D(t) \in \Omega(\mathbb{R}^n)$ .

**Propiedad 1.8.3** Si el conjunto de condiciones iniciales  $M_0$  es convexo, entonces el conjunto de accesibilidad D(t) también es convexo.

Propiedad 1.8.4 La función soporte del conjunto de accesibilidad es

$$c(D(t), \psi) = c(M_0, e^{(t-t_0)A^*}\psi) + \int_0^\tau c(bV, e^{(t-t_0)A^*}\psi)ds,$$

 $con A^* matriz conjugada.$ 

La función soporte  $c(D(t), \psi)$  del conjunto de accesibilidad D(t) es la función escalar del vector  $\psi \in \mathbb{R}^n$  determinado por la condición

$$c(D(t), \psi) = \max_{x \in D(t)} \langle x, \psi \rangle.$$

**Propiedad 1.8.5** Sea  $\tau$  la longitud del intervalo  $[t_0, t_1]$ , es decir,  $\tau = t_1 - t_0$ . Entonces el conjunto de accesibilidad D(t) depende sólo de la longitud del intervalo  $\tau$  y tiene la forma:

$$D(t) = e^{\tau A} M_0 + \int_0^{\tau} e^{sA} bV \, ds.$$

En las investigaciones de Gayek [42, 43] se tienen los siguientes resultados:

Sea

$$\dot{x} = ax + bu, \tag{1.45}$$

donde  $x \in \mathbb{R}$ ,  $u \in [u_{min}, y_{max}]$  con  $-\infty < u_{min} < 0 < u_{max} < +\infty$  y los coeficientes de a y b son números reales con b > 0. El conjunto de accesibilidad desde el origen depende de a:

• Si a > 0, entonces  $D = \mathbb{R}$ .

■ Si 
$$a < 0$$
, entonces  $D = \left\{ x \in \mathbb{R} \mid \frac{bu_{min}}{|a|} < x < \frac{bu_{max}}{|a|} \right\}$ .

Teorema 1.8.1 Sea D el conjunto de accesibilidad desde el origen de

$$\dot{x} = Ax + Bu,\tag{1.46}$$

donde  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $u \in U \subset \mathbb{R}^m$ , A matriz real constante  $n \times n$  con eigenvalores con parte real negativa y B matriz real constante  $n \times m$ , entonces D es acotado.

**Teorema 1.8.2** Sea D el conjunto alcanzable desde el origen para el sistema (1.46), sea  $x_{min}$  y  $x_{max}$  puntos críticos asociados con  $u_{min}$  y  $u_{max}$ , respectivamente. Si todos los valores propios de A son reales negativos y rang[B, AB] = n, entonces  $x_{min}$  y  $x_{max} \in \partial D$ .

### 1.8.1 Construcción de un conjunto de accesibilidad para un sistema no lineal con control

A continuación se presentan algunas definiciones, propiedades y el método de construcción de una aproximación al conjunto de accesibilidad de un atractor periódico de un sistema dinámico no lineal, se puede encontrar escrito de forma más detallada en [64]. Considérese el sistema dinámico no lineal

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y) + bv(t) \\ v(\cdot) \in V = \{ v_1(\cdot) \in KC | |v(t)| \le \delta_1 < 1, \ t \in (0, t_1 < \infty) \}. \end{cases}$$
 (1.47)

que tiene una solución periódica  $y^0(t+T)=y^0(t)$  con período T cuando  $v(t)\equiv 0$ .

Se construye un sistema en desviaciones en la vecindad del ciclo límite  $y^0(t)$ :

$$\dot{x} = A(t)x + bv(t), \quad x = y - y^{0}(t), \quad A = \frac{\partial f(y^{0}(t))}{\partial y_{i}}, \quad i = 1, 2.$$
 (1.48)

que tiene las siguientes propiedades:

- 1. El origen del sistema (1.48) se mueve en la órbita del atractor períodico  $y^0(t)$  con periódo T, ya que la matriz A(t+T) = A(t) es una matriz T-periódica.
- 2. El conjunto de accesibilidad del sistema (1.48) en la vecindad de un atractor periódico  $y^0(t)$  será encontrado únicamente para sistemas de segundo orden.
- 3. Las condiciones iniciales son cero, esto es,  $x(t_0) = x_0 = 0$  y tiempo inicial  $t_0 = 0$ .

**Definición 1.4** El conjunto de accesibilidad (1.48), construido en una vecindad del atractor periódico  $y^0(t)$  que es asintóticamente orbitalmente estable del sistema no lineal (1.47), es el conjunto de la forma:

$$D(t_1) = \left\{ x \in \mathbb{R}^2 : \ x = \int_0^{t_1} X_f(t_1) X_f^{-1}(s) bv(s) ds, \ v \in V \right\}$$
 (1.49)

la matriz X(t) es la matriz fundamental normalizada de soluciones del sistema (1.48) para  $v(t) \equiv 0$  y condiciones iniciales  $X(0) = E_2$ .

Además se tienen las siguientes propiedades:

**Propiedad 1.8.6** Si el conjunto  $V = \{v(\cdot) \in KC | |v(t)| \le \delta_1 < 1, t \in (0, t_1 < \infty)\}$  es simétrico con respecto a  $v(t \equiv 0)$  para  $t \in [0, t_1]$ , entonces el conjunto de accesibilidad  $D(t_1)$  es también simétrico con respecto al origen.

Las desviaciones máximas y mínimas de las coordenadas  $x_i$  (i = 1, 2) son determinadas por las expresiones:

$$\max_{v \in V} x_i(t_1) = \delta_1 \int_0^{t_1} \left| e_i^T X(t_1) X^{-1}(s) b \right| ds, 
\min_{v \in V} x_i(t_1) = -\delta_1 \int_0^{t_1} \left| e_i^T X(t_1) X^{-1}(s) b \right| ds,$$

son siempre simétricas alrededor del origen.

**Propiedad 1.8.7** El conjunto  $D(t_1)$  es un conjunto no vacío compacto de  $\mathbb{R}^2$ .

**Propiedad 1.8.8** El conjunto  $D(t_1)$  depende continuamente de  $t_1$ .

**Propiedad 1.8.9** El conjunto  $D(t_1)$  es convexo.

**Propiedad 1.8.10** Para  $t_1 < t_2$  y  $t_2 - t_1 = kT$ ,  $(k \in \mathbb{N} \ y \ T \ el \ período de oscilación de <math>y^0(t)$ ), entonces  $D(t_1) \subset D(t_2)$ .

Se debe enfatizar que los problemas de alcanzabilidad consisten en encontrar el conjunto de todos los estados finales alcanzables  $x(t_1)$  desde un estado inicial  $x(t_0)$  con un control v.

## Algoritmo de construcción de un conjunto de accesibilidad de un atractor períodico

- 1. En una vecindad de la solución períodica  $y^0(t)$  del sistema (1.47), se construye el sistema en desviaciones (1.48).
- 2. Para  $v(t) \equiv 0$ , se encuentra la matriz fundamental normalizada  $X_f(t)$ , integrando el sistema (1.48) con condiciones iniciales  $X(0) = E_2$ . Se encuentra la matriz de monodromía  $X_f(T)$ , así como las raíces  $\rho_1$  y  $\rho_2$  del polinomio característico  $det(\rho E_2 X_f(T)) = 0$ .
- 3. La solución periódica  $y^0(t)$  es orbitalmente asintóticamente estable, por lo que  $\rho_1 = 1$  y  $0 < \rho_2 < 1$ , entonces se busca la matriz S que satisfaga la condición:

$$S^{-1}X_f(T)S = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho_2 \end{pmatrix}, \tag{1.50}$$

y se hace la transformación del sistema de coordenadas  $(x_1^f, x_2^f)$  de la matriz normalizada  $X_f$  al sistema de coordenadas  $(x_1^s, x_2^s)$  de la matriz fundamental especial  $X_s(t) = X_f(t)S$ .

Tenga en cuenta que la transición a una matriz fundamental especial  $X_s(t)$  se lleva a cabo únicamente con el propósito de simplificar las funciones del integrando.

4. La matriz fundamental especial:

$$X_s(t) = \Phi_s(t) \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & e^{(\frac{1}{T}\ln(\rho_2))t} \end{pmatrix},$$

implica que

$$\Phi_s(t) = X_f(t) S \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & e^{-(\frac{1}{T}\ln(\rho_2))t} \end{pmatrix},$$

donde  $\Phi_s(t)$  es de período T.

La solución vectorial x(t) dada por el lema 2 de [32] es

$$x(t) = \int_0^{t_1} G(t, s)bv(s) ds, \quad (t_1 = kT, \ v(s) \equiv 0 \text{ para } t_1 < s),$$

con condiciones iniciales  $x(0) = (0,0)^T$  solución del sistema no homogéneo (1.48), con:

$$G(t,s) = \Phi_s(t) \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & e^{(\frac{1}{T}\ln(\rho_2))(t-s)} \end{pmatrix} \Phi_s^{-1}(s), \quad s < t.$$

Se debe enfatizar que la función vectorial  $x(t) = \int_0^{t_1} G(t,s)bv(s) ds$  es solución del sistema no homogéneo (1.48) solo para un valor fijo de  $t_1$ .

5. Se encuentran las peores pertubaciones:

$$v_{1max}^{0}(s) = \delta_{1} \operatorname{sign} \left[ e_{1}^{T} G(t_{1}, s) b \right],$$
  
 $v_{2max}^{0}(s) = \delta_{1} \operatorname{sign} \left[ e_{2}^{T} G(t_{1}, s) b \right],$ 

y las desviaciones máximas:

$$v_{1max}^{0}(s) = \delta_{1} \int_{0}^{t_{1}} \left| e_{1}^{T} G(t_{1}, s) b \right| ds,$$
  
$$v_{2max}^{0}(s) = \delta_{1} \int_{0}^{t_{1}} \left| e_{2}^{T} G(t_{1}, s) b \right| ds.$$

6. Utilizando el método del gradiente condicional para encontrar la desviación máxima a lo largo de las dos coordenadas. Repitiendo este método y aumentando el número de vectores iniciales  $c_1$ , se construye la frontera del conjunto de accesibilidad  $D(t_1)$  del sistema (1.48) con cualquier precisión.

# 1.9 Resumen de resultados que existen sobre problemas de transición

En las investigaciones de Emil Simiu [97], se examinan sistemas dinámicos que tienen una característica básica son multiestables, que significa que tienen al menos dos atractores. Se demuestra que las transiciones de una región de atracción a otra región de atracción bajo la acción de perturbaciones suficientemente pequeñas  $0 < \epsilon \ll 1$ , son posibles. Numéricamente se ha probado que dichas perturbaciones no tienen que ser necesariamente pequeñas. En Simiu [97], el método que utiliza para lograr tener una transición, es por medio del método de Melnikov. Los problemas de transición formulados, resueltos y aplicados son:

- Dinámica del balanceo de embarcaciones en mares aleatorios, la perdida de estabilidad de un barco debido a las olas del mar.
- Corrientes a lo largo de la costa inducidos por el viento sobre un fondo oceánico ondulado.
- El problema de un modelo biestable asimétrico de la fibra nerviosa auditiva.

■ Los sistemas que mejoran la transferencia del oído y los sistemas neurológicos cuya actividad implica escapes o en terminología neurológica, disparos, la ocurrencia de tales transiciones es un problema fisiológico.

En Simiu, se muestran diferentes aplicaciones de transiciones estocásticas, no transiciones controlables o perturbables. Por otro lado, los resultados que presenta Alexandrov, Konovalenko y Tikhonova [64, 6], muestran otra variante de transición, esta es, transición controlable determinística.

## 1.9.1 Problema de transición directo

En trabajos de Alexandrov-Katherina y Alexandrov-Konovalenko [6], se considera el sistema de Hodgkin-Huxley con modificaciones de Soto-Alexandrov, dado por:

$$C_{m} \frac{dV}{dt} = I_{syn} + \gamma_{1} v(t) - g_{L}(V - V_{L}) -$$

$$- g_{Na}(m_{\infty}(V))^{3} (C(V) - n)(V - V_{Na}) - g_{K} n^{4} h_{K}(V - V_{K}),$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n_{\infty}(V) - n}{\tau_{n}(V)} Q_{10},$$
(1.51)

donde V es el potencial de acción de la neurona [mV],  $I_{syn}$  es un valor constante de la corriente sináptica  $[\mu A/cm^2]$ , v(t) es una corriente galvánica (control o perturbación),  $I_{Na}$  y  $I_K$  son la media de las corrientes de sodio y potasio, respectivamente:

$$I_{NA} = g_{Na}(m_{\infty}(V))^{3}(C(V) - n)(V - V_{Na}),$$
$$I_{K} = g_{K}n^{4}h_{K}(V - V_{K}).$$

La segunda ecuación del sistema (1.51) es la ecuación de Kolmogorov para la probabilidad de un proceso de Markov con dos estados, donde m(t) es la probabilidad de la precencia de partículas de activación en los canales de corriente, n(t) es la probabilidad de la presencia de partículas de activación en los canales de las corrientes de potasio,  $h_K$  es la probabilidad de la ausencia de partículas de inactivación en los canales de corriente de potasio,  $g_{Na}$ ,  $g_K$  son las conductividades máximas de corriente de sodio y potasio.

Al hacer un análisis cualitativo de (1.51) se concluye que existe una bifurcación de Andronov-Hopf en el punto  $I_{syn} = 1.15 \mu A/cm^2$  y que existe biestabilidad en el intervalo [0.99, 1.15) para el parámetro  $I_{syn}$ . Donde se tiene que un foco localmente

asintóticamente estable y un ciclo límite estable orbitalmente, el foco estable está dentro del ciclo límite. Ver Figura 1.7.

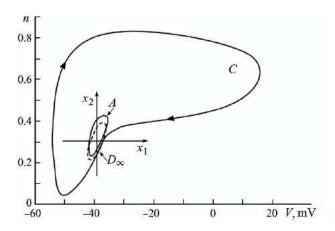


Figura 1.7. Plano de fase del sistema (1.51). Tomado del artículo [6].

Se construye de manera analítica el conjunto de accesibilidad del sistema en desviaciones alrededor del foco estable  $D_{\infty}$ , se compara con la región de atracción  $A^*$  del foco estable, luego se calcula la distancia de Hausdorff entre estos dos conjuntos encontrados. Numéricamente se calcula que  $d(D_{\infty}, A^*) > 0$ , que da solución al problema de transición. Dado que fue posible hacer esta transición, se concluye que bajo la acción de una pequeña perturbación, el sistema (1.51) es capaz de hacer una transición de la región de atracción de un atractor puntual en la región de atracción del atractor periódico.

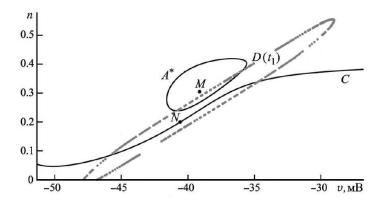
#### 1.9.2 Problema de transición inverso

Esta transición inversa consiste en mover el sistema (1.51) de la región de atracción del atractor periódico a la región de atracción del atractor puntual bajo la acción de una perturbación permanente.

Para resolver el problema de transición inversa se necesita construir la región de atracción del atractor puntual  $A^*$  del sistema (1.51) cuando  $v(t) \equiv 0$  y el conjunto de accesibilidad  $D(t_1)$  del atractor periódico del sistema en desviaciones del sistema (1.51). Si los dominios  $A^*$  y  $D(t_1)$  tienen una intersección no vacía, entonces existe la posibilidad de hacer la transición inversa del sistema (1.51) en un tiempo  $t_1$ .

En la Figura 1.8, se muestra claramente la intersección no vacía entre la región de atracción del atractor puntual  $A^*$  y el conjunto de accesibilidad  $D(t_1)$ . El resultado

depende de la elección del punto inicial, por lo tanto, en la órbita del ciclo límite se toma un punto cercano a la región  $A^*$ . De esta manera, el sistema (1.51) puede hacer una transición de la región de atracción del atractor períodico (generación de impulsos) a la región de atracción del atractor puntual (estímulo mecánico) por medio de la estimulación galvánica en forma de la peor perturbación  $v^0(t)$ .



**Figura 1.8.** Solución del problema de transición inversa para el modelo de Hodgkin-Huxley, c es la órbita del ciclo límite, N son las condiciones iniciales para la integración del sistema (1.51), M es el atractor puntual,  $A^*$  es la región de atracción de M,  $D(t_1)$  es el conjunto de accesibilidad en una vecindad del atractor periódico en el tiempo  $t_1 = 35.25$  ms. Tomado del artículo [64].

Así, la construcción de conjuntos de accesibilidad en una vecindad de un atractor periódico permite resolver no sólo problemas teóricos, sino también prácticos. En particular, para resolver el problema de transición inversa en el modelo de Hodgkin-Huxley de la neurona aferente primaria, es posible realizar una imitación galvánica del reflejo vestibulo-ocular en el entrenamiento de simuladores para pilotos y mejorar la estabilización de la mirada del piloto en situaciones de vuelo.

# Planteamiento y solución del problema de transición entre muérdagos y aves para el modelo matemático de Liu

Rongsong Liu [75] propuso primero un modelo determinista para describir la dinámica de los muérdagos en un parche aislado que contiene un número arbitrario de plantas. Estas plantas eran diferentes en términos de la tasa de deposición de semillas de muérdago. Utilizó una respuesta funcional de Holling tipo II para la recolección de frutos y asumió que las aves distribuyen las semillas al azar entre plantas. Dado que los modelos en [75] se construyeron en un área aislada, se supuso que las aves eran constantes en la zona. En realidad, la cantidad de aves puede cambiar según la disponibilidad de alimentos, y la dinámica de las aves y los muérdagos son interdependientes entre sí, es por ello, que Liu en [75] agrega a la densidad de aves para comprender mejor la interacción entre los muérdagos y sus dispersores de semillas aviares.

## 2.1 Derivación del modelo

Liu propone un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, en el cual M es el número de muérdagos por hectárea y B es el número de aves por hectárea. El

sistema bidimensional es:

$$\frac{dM}{dT} = \alpha f(M)B - d_m M,$$

$$\frac{dB}{dT} = h(B) + cf(M)B,$$
(2.1)

donde para la primer ecuación:

- f(M): Respuesta funcional tipo Holling del depredador (aves).
- $\bullet$   $\alpha f(M)B$ : Tasa de nacimiento de nuevas plántulas de muérdago.
- $\bullet$  a: Tasa de que una semilla de muérdago germine exitosamente.
- $d_m$ : Tasa de mortalidad del muérdago.

Para la segunda ecuación se tiene:

- h(B): La población de aves tiene una tasa de crecimiento logístico, ya que la población de aves aparte de la alimentación por muérdago tiene otras fuentes de alimento, es decir, no se alimenta únicamente de frutos de muérdago.
- cf(M)B: Debido a la adicional fuente de alimento dado por los frutos de muérdago, la población de aves obtiene un mayor incremento en su población que es proporcional a los frutos de muérdago comidos por las aves.
- $c \ge 0$ : Tasa de conversión de frutos de muérdago en aves, si c = 0 la población de aves no puede incrementar por comer frutos de muérdago y esto porque las aves no necesitan del muérdago para sobrevivir.

Se asume que f(M) es un funcional tipo Holling II, dado de la siguiente manera [74, 75]:

$$f(M) = \frac{S_T a \sigma s M}{S_T + h S_T a \sigma s M} = \frac{a \sigma s M}{1 + h a \sigma s M},$$
(2.2)

donde

- sM: Número de frutos producidos por los muérdagos.
- ullet  $S_T$ : Tiempo de búsqueda que un ave pasa cuando está en un árbol.
- a: Tasa de encuentros por fruta.

- ullet  $\sigma$ : Coeficiente que indica si el ave ingiere o no el fruto después de haberlo encontrado.
- h: Tiempo de manejo que un ave pasa en un fruto.

Entonces el número de frutos que un ave se come es:

$$S_T \times a \times \sigma \times sM$$
,

y el tiempo total de manejo es:

$$h \times S_T \times a \times \sigma \times sM$$
.

Por lo que la respuesta funcional tipo Holling II es la tasa de frutos removidos definido como el número de frutos removidos por las aves dividido por el total de tiempo que pasan (tiempo de búsqueda y tiempo de manejo, combinado). Además,  $\lim_{M\to +\infty} f(M) = \frac{1}{h} \text{ es la tasa de consumo máximo por las aves.}$ 

La población de aves satisface un crecimiento logístico con tasa de crecimiento intrínseco r y capacidad de carga  $K_B$ , dada por

$$h(B) = rB\left(1 - \frac{B}{K_B}\right). \tag{2.3}$$

Finalmente, el modelo Liu es el siguiente:

$$\frac{dM}{dT} = \alpha \left( \frac{a\sigma sM}{1 + ha\sigma sM} \right) B - d_m M,$$

$$\frac{dB}{dT} = rB \left( 1 - \frac{B}{K_B} \right) + c \left( \frac{a\sigma sM}{1 + ha\sigma sM} \right) B.$$
(2.4)

Todos los parámetros y sus unidades son definidos en la Tabla 2.1.

Parámetro	Descripción	${f Unidades}$
$\alpha$	Tasa de establecimiento de una semilla de muérdago en un árbol.	1/día
a	Tasa de encuentros por fruto para una ave.	$1/{ m fruto}$ *
$\sigma$	Coeficiente de elección de una ave (si el ave come o no el fruto).	sin dimensión
s	Tasa de reproducción de muérdagos adultos.	1/día
h	Tiempo de manejo que las aves pasan en una fruta.	tiempo/fruta *
$d_m$	Tasa de mortalidad de muérdagos adultos.	1/día
r	Tasa de crecimiento intrínseco.	1/día
$K_B$	Capacidad de carga.	aves
c	Tasa de conversión de frutos de muérdago comidos por las aves.	aves/fruto

**Tabla 2.1.** Las unidades de los parámetros sin \* se encuentran en el artículo [74]. Mientras que, las unidades de los parámetros con \* se proponen debido a la falta de explicación en el artículo [75], estos se obtienen de sustituir las unidades de las variables t, M y B y los parámetros en el modelo (2.4) que se tienen, de tal forma que se satisfagan las igualdades del sistema. Para mas detalles adimensionalización de EDO's, véase [69], Capítulo 2.

Para el modelo (2.4), se consideran las variables sin dimensiones, tomando como escala:  $M^* = \frac{1}{a\sigma s}$ ,  $B^* = K_B$  ( $K_B = 924$  aves por hectárea) y  $T^* = 1/r$ . Se consideran nuevas variables sin dimensiones dadas por:  $x = a\sigma sM$ ,  $y = B/K_B$  y t = rT. Se definen los parámetros como:  $m = \frac{d_m}{r}$ ,  $b = \frac{c}{hr}$ ,  $\gamma = \frac{a\sigma s\alpha K_B}{rh}$  y  $w = \frac{1}{h}$ . Por lo que finalmente se obtiene el modelo siguiente sin dimensiones:

$$\frac{dx}{dt} = \gamma \left(\frac{x}{w+x}\right) y - mx,$$

$$\frac{dy}{dt} = y(1-y) + b\left(\frac{x}{w+x}\right) y.$$
(2.5)

# 2.2 Soluciones no negativas y acotadas

Liu no probó que las soluciones del sistema (2.5) permanecen en una región que tiene sentido biológico, Liu si lo probó para una versión del modelo (2.5) más general, que consiste de un sistema de ecuaciones diferenciales parciales con retraso. Es por ello que se optó por realizar la siguiente prueba al modelo (2.5).

**Teorema 2.2.1** Todas las soluciones con condiciones iniciales no negativas de (2.5) son acotadas para todo t > 0.

**Demostración 2.2.1** Las solucion del sistema (2.5) con condición inicial  $(x(t_0), y(t_0))$  en el primer cuadrante son de la forma:

$$x(t) = x(t_0)Exp\left[\int_{t_0}^t \left(\frac{\gamma y(s)}{x(s)+w} - m\right) ds\right],$$
  

$$y(t) = y(t_0)Exp\left[\int_{t_0}^t \left(1 + y(s)\frac{bx(s)}{x(s)+w}\right) ds\right].$$
(2.6)

Luego x(t) y y(t) pertenecen al primer cuadrante para todo  $t > t_0$ , por lo tanto (2.5) es invariante en el primer cuadrante.

 $Si\ y(t_0)=0\ y\ dado\ que\ las\ coordenadas\ positivas\ son\ conjuntos\ invariantes, la solución sobre el eje positivo\ x\ tiende\ a\ cero\ cuando\ t\longrightarrow\infty,\ mientras\ que\ si\ x(t_0)=0,\ la\ solución\ sobre\ el\ eje\ y\ tiende\ a\ 1\ cuando\ t\longrightarrow\infty.$ 

Como  $\frac{x}{x+w} < 1$ , entonces se tiene de la segunda ecuación:

$$\dot{y}(t) \leq y(t) \left[ 1 + b - y(t) \right] 
= y(t)(1+b) \left[ 1 - \frac{y(t)}{1+b} \right],$$
(2.7)

así que para t > 0 y aplicando los resultados sobre desigualdades diferenciales (veáse [98], Apéndice B), la función y(t) puede ser estimada por la ecuación anterior por la correspondiente solución de la ecuación diferencial logística  $\dot{z} = z(1+b)(1-z/(1+b))$  con condición inicial  $z(t_0) = z_0$ , la cual está dada por:  $z(t) = \frac{z_0}{z_0 + (1-z_0)e^{-t}}$ . Las soluciones de (2.7) con condiciones iniciales no negativas son acotadas y tienden a 1+b cuando  $t \longrightarrow \infty$ , por lo tanto, existe  $\tilde{y}$  tal que  $y(t) \le \tilde{y}$  para  $t \ge 0$ .

Como  $\frac{x}{x+w} < 1$ , se tiene de la primer ecuación que  $\dot{x}+mx \leq \gamma y$ , al multiplicar por  $e^{mt}$  se obtiene  $(x(t)e^{mt})' \leq \gamma y(t)e^{mt}$ , por el teorema fundamental del cálculo y del hecho que y es acotada se obtiene:

$$x(t) \le x(t_0)e^{m(t_0-t)} + \gamma \tilde{y} \int_{-t_0}^t e^{m(s-t)} ds.$$
 (2.8)

Luego,

$$x(t) \leq x(t_0)e^{m(t_0-t)} + \frac{\gamma \tilde{y}}{m}(1 - e^{m(t_0-t)}),$$
  
$$\leq \frac{\gamma \tilde{y}}{m}.$$
 (2.9)

Finalmente se tiene que x(t) y y(t) existe para todo t > 0 ([98], Apéndice B).

El análisis de existencia de los puntos críticos y sus estabilidades se presenta en el artículo de Liu [75], de forma breve. A continuación se van a desarrollar mas detalladamente.

# 2.3 Análisis cualitativo: puntos críticos y estabilidad

Como es usual, los puntos críticos se obtienen igualando (2.5) a cero:

$$\gamma \left(\frac{x}{w+x}\right) y - mx = 0,$$

$$y(1-y) + b\left(\frac{x}{w+x}\right) y = 0.$$
(2.10)

Resolviendo el sistema de ecuaciones, se obtienen los puntos de equilibrio triviales  $E_0 = (0,0)$  y  $E_1 = (0,1)$ .

Para el punto de equilibrio en el interior del primer cuadrante de la segunda ecuación del sistema (2.5) se obtiene:

$$y = 1 + \frac{bx}{x+w},\tag{2.11}$$

mientras que de la primera ecuación del sistema (2.5), se tiene:

$$y = \gamma^{-1} m(x + w). (2.12)$$

Si se igualan (2.12) y (2.11) se tiene:

$$\gamma^{-1}m(x+w) = 1 + \frac{bx}{x+w}. (2.13)$$

Si  $\xi = \gamma^{-1}m$ , se obtiene la siguiente expresión:

$$\xi(x+w) = 1 + \frac{bx}{x+w}. (2.14)$$

Sea P = x + w, entonces (2.14) se reescribe como:

$$\xi P^2 - P(1+b) + bw = 0, (2.15)$$

cuyas raíces son:

$$P_{\pm} = \frac{1 + b \pm \sqrt{(1+b)^2 - 4\xi bw}}{2\xi}.$$

Para que las raíces tengan soluciones reales se requiere que:

$$\Delta = (1+b)^2 - 4\xi bw \ge 0$$
  $(1+b)^2 - 4\gamma^{-1}mbw \ge 0$ ,

es decir:

$$m \le \frac{(1+b)^2 \gamma}{4bw} = m^*, \tag{2.16}$$

así que (2.15) tiene dos raíces reales, si m satisface (2.16). El modelo (2.5) tiene dos puntos de equilibrio:  $E_{\pm} = (x_{\pm}, y_{\pm})$  con:  $x_{\pm} = P_{\pm} - w$  y  $y_{\pm} = 1 + \frac{bx_{\pm}}{x_{+} + w}$ .

Sin embargo, la desigualdad (2.16) no excluye la posibilidad de valores negativos para x, así que para lograr obtener las condiciones de positividad se nota que de (2.8), m puede ser escrito como una función que depende de x:

$$m = \frac{\gamma(x(1+b)+w)}{(x+w)^2} := h_1(x), \tag{2.17}$$

que cumple con:

- $\bullet h_1(0) = \frac{\gamma}{w} = \widetilde{m},$
- $h_1'(0) = \frac{\gamma(b-1)}{w^2},$
- $h_1(x)$  tiene al menos un punto crítico en  $\bar{x} = \frac{w(b-1)}{1+b}$ , si b > 1,
- $h_1(\bar{x}) = m^*.$

De lo anterior, se obtienen dos parámetros que permiten dar las condiciones de admisibilidad de los puntos de equilibrio en el interior del primer cuadrante:

$$m^* = \frac{(1+b)^2 \gamma}{4bw},$$

$$\bullet \ \widetilde{m} = \frac{\gamma}{w}.$$

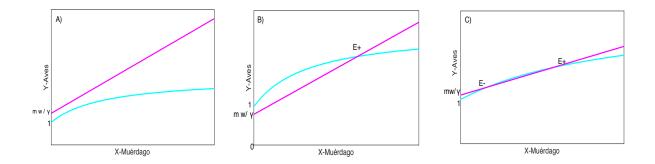
Por lo tanto, se define:

$$(x_{\pm}, y_{\pm}) = \left(\frac{1 + b \pm \sqrt{(1+b)^2 - 4bw\xi}}{2\xi} - w, \ 1 + \frac{bx_{\pm}}{x_{\pm} + w}\right). \tag{2.18}$$

Resumiendo se tiene:

- 1. Si  $0 \le b \le 1$ ,
  - Para  $m > \widetilde{m}$ , no hay puntos de equilibrio admisibles, puesto que,  $1 < \frac{mw}{\gamma}$  sí y sólo si  $m > \widetilde{m} = \frac{\gamma}{w}$ .
  - Para  $m = \widetilde{m}$ , se obtiene el punto de equilibro trivial  $E_1$ .
  - Para  $m \in (0, \widetilde{m})$ , hay un único punto de equilibrio dado por:  $E_+ = (x_+, y_+)$ , debido a que,  $\frac{mw}{\gamma} < 1$  si y sólo si  $m < \frac{\gamma}{w} = \widetilde{m}$ , mientras que para  $E_- = (x_-, y_-)$  no hay puntos de equilibrio admisibles.
- 2. Si b > 1,
  - Para  $m > m^*$ , no hay puntos de equilibrio admisibles, por la condición (2.16).
  - Para  $m \in (\widetilde{m}, m^*)$  hay dos puntos de equilibrio positivos  $E_{\pm} = (x_{\pm}, y_{\pm}).$
  - Para  $m \in (0, \widetilde{m})$ , hay sólo un punto de equilibrio positivo  $E_+ = (x_+, y_+)$ .

En la Tabla 2.2, se muestran las isoclinas (2.12) y (2.11).



**Tabla 2.2.** Dinámica de la población de los tres casos de las intersecciones entre (2.12, en rosa) y (2.11, en azul). Caso A) ocurre cuando el sistema (2.5) no tiene intersecciones en el interior. Caso B) corresponde a sólo un punto de equilibrio no trivial. Caso C) muestra los dos puntos de equilibrio no triviales.

Luego, se procederá a hacer un análisis de estabilidad de los puntos de equilibrio. Para estudiar la estabilidad local del sistema (2.5), se calcula a la matriz jacobiana en el punto de equilibrio  $E^* = (x^*, y^*)$ :

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} \frac{w\gamma y^*}{(x^* + w)^2} - m & \frac{\gamma x^*}{x^* + w} \\ \frac{wby^*}{(x^* + w)^2} & 1 - 2y^* + \frac{bx^*}{x^* + w} \end{pmatrix}.$$
 (2.19)

Alrededor de  $E_0$ , se tiene:

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} -m & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix},$$

donde  $P(\lambda) = (\lambda + m)(\lambda - 1) = 0$ , cuyas raíces son:  $\lambda_1 = -m$  y  $\lambda_2 = 1$  como tienen signos opuestos, entonces  $E_0$  es siempre un punto silla.

Alrededor de  $E_1$ , se obtiene:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} \frac{\gamma}{w} - m & 0\\ \frac{b}{w} & -1 \end{pmatrix},$$

donde  $P(\lambda) = (\lambda - \frac{\gamma}{w} + m)(\lambda + 1) = 0$ , cuyas raíces son  $\lambda_1 = \frac{\gamma}{w} - m$  y  $\lambda_2 = -1$ . Finalmente, se concluye:

- Si  $m < \widetilde{m} = \frac{\gamma}{w}$ , entonces los valores propios cumplen con  $\lambda_1 > 0$  y  $\lambda_2 < 0$ , por lo tanto,  $E_1$  es un punto silla.
- Si  $m > \widetilde{m} = \frac{\gamma}{w}$ , entonces los valores propios cumplen con  $\lambda_1 < 0$  y  $\lambda_2 < 0$ , por lo tanto,  $E_1$  es un nodo localmente asintóticamente estable.

Para el punto de equilibrio  $E_{\pm} = (x_{\pm}, y_{\pm})$ , combinando (2.12) y (2.11), la matriz jacobiana (2.19) se reescribe como:

$$J(E_{\pm}) = \begin{pmatrix} -\frac{mx_{\pm}}{x_{\pm} + w} & \frac{\gamma x_{\pm}}{x_{\pm} + w} \\ \frac{wby_{\pm}}{(x_{\pm} + w)^2} & -y_{\pm} \end{pmatrix}$$
(2.20)

y traza de (2.20) es:  $TrJ = -\left(\frac{mx_{\pm}}{x_{\pm} + w} + y_{\pm}\right) < 0$ , si  $x_{\pm} > 0$  significa que no hay una bifurcación de Andronov-Hopf en  $E_{\pm}$ .

El polinomio característico alrededor de  $E_{\pm}$  es:  $P(\lambda) = \lambda^2 - TrJ\lambda + detJ$ ,. Luego, como un polinomio de grado dos es estable si y sólo si sus coeficientes son positivos, por lo anterior se probó que TrJ < 0, si  $x_{\pm} > 0$ . Por lo tanto solo basta con obtener el signo del detJ, haciendo el álgebra necesaria, el determinante de (2.20) se calcula como sigue:

$$Det J = \frac{y_{\pm} x_{\pm} \gamma}{x_{\pm} + w} \left( m - \frac{bw\gamma}{(x_{\pm} + w)^{2}} \right)$$

$$= \frac{y_{\pm} x_{\pm} \gamma}{x_{\pm} + w} \left( \frac{\gamma}{x_{\pm} + w} + \frac{b\gamma x_{\pm}}{(x_{\pm} + w)^{2}} - \frac{bw\gamma}{(x_{\pm} + w)^{2}} \right)$$

$$= \frac{y_{\pm} x_{\pm} \gamma}{(x_{+} + w)^{3}} (x_{\pm} (1 + b) + w (1 - b)). \tag{2.21}$$

Para obtener el signo del determinante de (2.21) en el punto de equilibrio  $E_{\pm}$ , se consideran los siguientes dos casos basados en la existencia de los equilibrios  $E_{+}$  y  $E_{-}$ :

Caso 1: Si  $0 \le b \le 1$ ,

• Si  $m > \widetilde{m}$ , el modelo (2.5) no tiene puntos de equilibrio admisibles.

• Si  $m \in (0, \widetilde{m})$ , el modelo (2.5) tiene un único punto de equilibrio  $E_+$ , el determinante está dado por:

$$Det J(x_+, y_+) = \frac{y_+ x_+ \gamma}{(x_+ + w)^3} (x_+ (1+b) + w(1-b)) > 0.$$

Por lo tanto, el equilibrio  $E_+$  es localmente asintóticamente estable.

Caso 2: Si b > 1,

- Si  $m > m^*$ , no hay puntos de equilibrio. Ver Tabla (2.3, A).
- Si  $m \in (\widetilde{m}, m^*)$  hay dos puntos de equilibrio, para  $E_+ = (x_+, y_+)$  el determinate es:

$$Det J(x_+, y_+) = \frac{y_+ x_+ \gamma}{(x_+ + w)^3} (x_+ (1+b) + w(1-b)) > 0,$$

mientras que para  $E_{-}$  se tiene:

$$Det J(x_{-}, y_{-}) = \frac{y_{-}x_{-}\gamma}{(x_{-} + w)^{3}} (x_{-}(1+b) + w(1-b)) < 0,$$

y esto debido a que  $x_+ > \bar{x} = \frac{w(b-1)}{1+b}$  y  $x_- < \bar{x} = \frac{w(b-1)}{1+b}$ , por lo tanto  $E_+$  es localmente asintóticamente estable y  $E_-$  es un punto silla. Ver Tabla (2.3, B).

■ Si  $m \in (0, \widetilde{m})$ , hay un único punto de equilibrio  $E_+$  que es localmente asintóticamente estable. Ver Tabla (2.3, C).

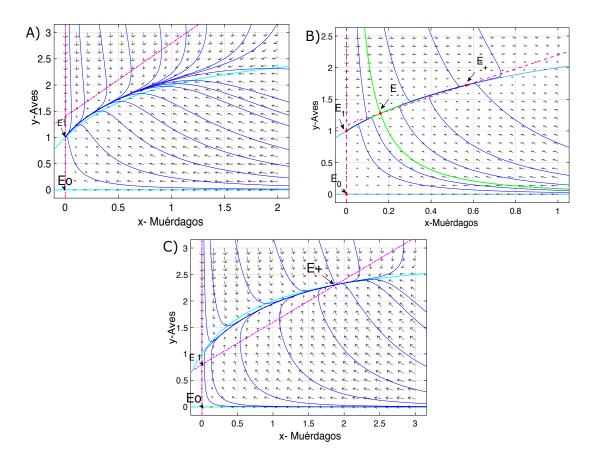


Tabla 2.3. En A) si  $m > m^*$ , no hay un punto de equilibrio en el interior,  $E_0$  es inestable y  $E_1$  es localmente asintóticamente estable. Parámetros usados:  $w=1, \ \gamma=1, \ b=2$  y m=1.4. En B) si  $\widetilde{m} < m < m^*$ ,  $E_1$  y  $E_+$  son localmente asintoticamente estables y  $E_0$  y  $E_-$  son inestables. Parámetros usados:  $w=1, \ \gamma=1, \ b=2$  y m=1.1. En C) si  $m<\widetilde{m}$ , hay un punto de equilibrio  $E_+$  en el interior que es localmente asintóticamente estable, además,  $E_0$  y  $E_1$  son inestables. Parámetros usados para ejemplificar los casos del teorema 2.1:  $w=1, \ \gamma=1, \ b=2$  y m=0.8. Los planos de fase se graficaron con el toolbox pplane8 para MATLAB.

Del análisis anterior se ha probado el siguiente teorema de estabilidad local de los puntos de equilibrio del sistema (2.5):

**Teorema 2.1** Para el sistema (2.5), el punto de equilibrio trivial  $E_0 = (0,0)$  es un punto silla para todo m, w y  $\gamma > 0$  y  $b \ge 0$ ; mientras que el punto de equilibrio  $E_1 = (0,1)$  es un punto silla si  $m < \widetilde{m}$  y  $E_1 = (0,1)$  es localmente asintóticamente estable si  $m > \widetilde{m}$ .

Para el equilibrio  $E_{\pm}=(x_{\pm},y_{\pm})$  definido en (2.17), hay dos casos:

- 1. Si b > 1, para  $m > m^*$ , no hay puntos de equilibrio admisibles; para  $m \in (\widetilde{m}, m^*)$  hay dos puntos críticos admisibles  $E_{\pm}$ , donde  $E_{+}$  es localmente asintóticamente estable y  $E_{-}$  es un punto silla; para  $m \in (0, \widetilde{m})$ , hay un único punto de equilibrio  $E_{+}$  el cual es localmete asintóticamente estable.
- 2. Si  $0 \le b \le 1$ , entonces para  $m > \widetilde{m}$ , no hay puntos de equilibrio admisibles; para  $m \in (0, \widetilde{m})$  hay un único punto de equilibrio  $E_+$  el cual es localmente asintóticamente estable.

Para la dinámica del sistema (2.5), se puede definir el número reproductivo básico  $R_0$  como:

$$R_0 = \frac{\gamma}{wm},\tag{2.22}$$

y del teorema (2.1) se puede concluir lo siguiente:

Para el punto de equilibrio  $E_1 = (0, 1)$  se tiene:

- Si  $R_0 > 1$ , entonces  $E_1$  es un punto silla.
- Si  $R_0 < 1$ , entonces  $E_1$  es localmente asintóticamente estable.

Mientras que para pequeñas tasas de conversión de muérdago en aves, es decir,  $(0 \le b \le 1)$ , se tiene:

- Si  $R_0 < 1$ , entonces  $E_1$  es localmente asintóticamente estable.
- Si  $R_0 > 1$ , entonces el equilibrio de coexistencia  $E_+$  es localmente asintóticamente estable.

Por lo tanto, la dinámica asintótica queda completamente determinada por  $R_0$  al cambiar  $E_1$  a  $E_+$  cuando  $R_0$  cruza el valor de 1.

Para tasas de conversión mayores que uno (b > 1) se tiene:

■ Si  $R_0 < 1$ , entonces  $E_1$  y  $E_+$  existen y son localmente asintóticamente estables.

Por lo tanto, el éxito o fracaso de la dispersión de muérdago está determinado por el número reproductivo básico  $R_0$ , que está formado por los parámetros  $\gamma$  (tasa de establecimiento de una semilla de muérdago en un árbol), w (tasa de consumo máximo por las aves) y m (tasa de mortalidad del muérdago).

Cuando  $R_0 > 1$ , entonces la población de muérdago puede establecerse en el hábitat. Mientras que si,  $R_0 < 1$ , la población de muérdago se extingue y las aves viven con otros recursos.

El modelo (2.5) se puede ver como un sistema tipo Kolmogorov:

$$\dot{x} = x \left( \frac{\gamma y}{w+x} - m \right) \equiv x g_1(x,y) 
\dot{y} = y \left( 1 - y + \frac{by}{w+x} \right) \equiv y g_2(x,y),$$
(2.23)

por el teorema (4.2) presentado en [22] (que se aplica a modelos para especies en competencia o mutualistas. Es un resultado que se basa en el teorema de Dulac):

$$\frac{\partial g_1(x,y)}{\partial x} = -\frac{\gamma y}{(w+x)^2} < 0, \text{ para todo } x, y > 0 \text{ por que } \gamma > 0.$$

$$\frac{\partial g_1(x,y)}{\partial x} = -1 < 0, \text{ para todo } x, y > 0.$$

Por lo tanto, no hay órbitas periódicas del sistema (2.5) en el interior del primer cuadrante del plano fase. De aquí se concluye el siguiente resultado.

Afirmación 2.3.1 El sistema (2.5) no tiene órbitas periódicas en el interior del primer cuadrante.

Por otro lado, se tienen dos equilibrio estables  $E_+$  y  $E_1$  cuando  $m \in (\tilde{m}, m^*)$ , entonces hay una curva en  $\overline{\mathbb{R}}^2_+$  que separa las regiones de atracción de  $E_+$  y  $E_1$ . Este es un caso especial del Capítulo 5.5, (ver [22]).

# 2.4 Problema de transición del caso donde existe biestabilidad

En esta sección, se dirige la atención al caso donde existe biestabilidad. En las secciones anteriores de demostró que los parámetros deben cumplir las siguientes condiciones:

$$\bullet m \in (\tilde{m}, m^*) = \left(\frac{\gamma}{w}, \frac{(1+b)^2}{4bw}\right),$$

■ b > 1.

Para tener dos puntos críticos estables asintóticamente  $E_1$  y  $E_+$  separados por la separatriz del punto de silla  $E_-$ . Se fijan los parámetros de tal forma que cumplan

las condiciones del teorema (2.1) para cuando hay biestabilidad. Con los valores: w = 1, m = 1.1,  $\gamma = 1$  y b = 2, el sistema (2.5) se reescribe como:

$$\frac{dy_1}{dt} = \frac{y_1 y_2}{y_1 + 1} - 1.1 y_1, 
\frac{dy_2}{dt} = y_2 (1 - y_2) + \frac{2y_1 y_2}{y_1 + 1}.$$
(2.24)

que tiene cuatro puntos críticos:

- $E_0 = (0,0)$  es un punto de silla,
- $E_1 = (0,1)$  es un nodo estable,
- $E_{-} = (0.1603, 1.276)$  es un punto de silla,
- $E_+ = (0.567, 1.724)$  es un nodo estable.

La separatriz del punto de silla  $E_-$ , permite dividir en dos regiones de atracción a las trayectorias que tienden al nodo  $E_1$  (extinción del muérdago) denotada por  $B_{E_1}$  de la región para la cual sus trayectorias tienden al nodo estable  $E_+$  (coexistencia de las aves y muérdago) denotada por  $B_{E_+}$ . Para fines práticos se delimitará al plano fase en  $G = \{(y_1, y_2) \in \mathbb{R}^2 | 0 \le y_1 \le 2.5, 0 \le y_2 \le 2.5\}$ . Ver Figura (2.1).

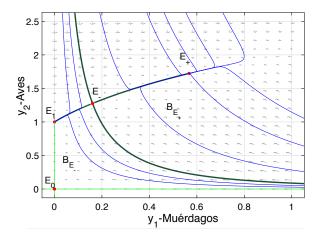


Figura 2.1. Regiones de atracción

Para resolver el problema de transición de la región de atracción del nodo estable  $E_+$  a la región de atracción de  $E_1$ , se añade una perturbación aditiva al sistema

(2.24). 
$$\begin{cases} \dot{y}_1 = \frac{y_1 y_2}{y_1 + 1} - 1.1 y_1 \\ \dot{y}_2 = y_2 (1 - y_2) + \frac{2y_1 y_2}{y_1 + 1} + v_1(t) \\ v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le 0.24 \}. \end{cases}$$
 (2.25)

# 2.4.1 Aproximación al conjunto de accesibilidad en una vecindad de $E_+$ por medio del método del paralelogramo

Para resolver este problema de transición, primero se linealiza el sistema (2.25) en una vecindad del nodo estable  $E_+ = (y_1^+, y_2^+)$ , para ello se consideran las variaciones de dicha solución estacionaria  $x_1 = y_1 - y_1^+$  y  $x_2 = y_2 - y_2^+$ , obteniendo el sistema lineal:

$$\dot{x}_1 = -0.398x_1 + 0.362x_2, 
\dot{x}_2 = 1.409x_1 - 1.72x_2 + v_1(t),$$
(2.26)

con  $|v_1(t)| \le 0.24$ . Reescribiendo el sistema (2.26) en forma matricial se tiene:

$$\dot{x} = Ax + bv_1(t) 
= \begin{pmatrix} -0.39798 & 0.3618 \\ 1.40403 & -1.7236 \end{pmatrix} x + \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} v_1(t),$$
(2.27)

donde  $|v_1(t)| \le 0.24$ . Los valores propios de A son  $\lambda_1 = -2.032$  y  $\lambda_2 = -0.086$ , los cuales son negativos y distintos.

Por medio del método del paralelogramo [43] o también llamado del paralelépidedo [4], se construirá una aproximación al conjunto de accesibilidad D en una vecindad de  $E_+$ .

Por el teorema 1.8.1, (ver Capítulo 1, sección (1.8)) se garantiza que D es acotado, además, por el teorema 1.8.2 se obtiene que los puntos de equilibrio asociados a  $v_1 = -0.24$  es  $x_{min} = (1.0549, 2.2607)$  y a  $v_1 = 0.24$  es  $x_{max} = (0.0791, 1.1873)$ , respectivamente. Por lo tanto,  $x_{min}$  y  $x_{max} \in \partial D$ , con esta información se construye la aproximación al conjunto de accesibilidad.

Dado que los valores propios son distintos, entonces existe L matriz invertible tal que  $D=L^{-1}AL$  con D matriz diagonal. Por lo tanto, la matriz L es:

$$L = \begin{pmatrix} 0.75887 & -0.21592 \\ 0.65123 & 0.97691 \end{pmatrix}.$$

Así que por la transformación x=Lz, se obtiene  $\dot{z}=LAL^{-1}z+L^{-1}Bu=Dz+L^{-1}Bu$ , dando como resultando:

$$\dot{z} = \begin{pmatrix} -0.0875 & 0\\ 0 & -2.03409 \end{pmatrix} z + \begin{pmatrix} 0\\ 1 \end{pmatrix} u. \tag{2.28}$$

De (2.28), se tiene que la clausura del conjunto alcanzable para  $z_1$  y  $z_2$ , respectivamente son:

$$\overline{D}_{z_1} = \{-0.05038 \le z_1 \le 0.05038\},$$

$$\overline{D}_{z_2} = \{-0.007617 \le z_1 \le 0.007617\}.$$
(2.29)

Para encontrar el paralelepípedo 2-dimensional  $D_x$ , se transforman los puntos de la  $\partial(\overline{D}_{z_1} \times \overline{D}_{z_2})$  en el espacio x por medio de la transformación  $x = L^{-1}z$ :

$$x_1 = 0.758z_1 - 0.215z_2,$$
  

$$x_2 = 0.651z_1 + 0.976z_2.$$
(2.30)

Al Aplicar esta transformación a cada lado de  $\overline{D}_z$ , se encuentra que  $D_x$  es acotado por las rectas:

$$z_1 = 1.107556x_1 + 0.24492x_2,$$
  

$$z_2 = -0.738703x_1 + 0.860804x_2,$$
(2.31)

como se muestra en la Figura 2.2.

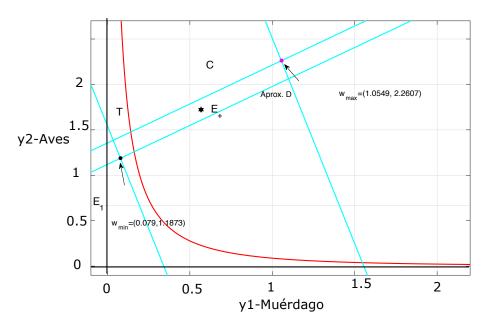


Figura 2.2. Aproximación al conjunto alcanzable D.

Luego, la intersección con la aproximación del conjunto de accesibilidad  $D_x$  por medio del método del paralelogramo con  $B_{E_1}$  es no vacía, porque contienen al menos al punto  $x_{min}$ . Se considera la distancia de Hausdorff, si esta distancia es positiva, entonces se prueba la transición a la región de atracción de  $B_{E_1}$  bajo la influencia de  $v_1(t)$ .

Supongamos que la región de atracción  $B_{E_1}$  y  $B_{E_+}$  son compactas, dado que  $D_x$  es una aproximación del conjunto de accesibilidad, por lo anterior se sabe que  $x_{min} \in \partial D$ , se obtendrá la distancia de Hausdorff entre la región de atracción de  $E_+$  y el punto  $x_{min}$  la cual se encontró numéricamente. Se obtiene:

$$d(B_{E_{\perp}}, x_{min}) = 0.09066 > 0.$$

Como la distancia es estrictamente positiva, entonces se tiene lo siguiente: bajo la acción de pequeñas perturbaciones, el sistema (2.25) hace una transición de la región de atracción del nodo estable  $E_+$  a la región de atracción de  $E_1$ .

Usando este algoritmo se resolvió el problema de transición directa del modelo de Hodgkin-Huxley con modificaciones de Soto-Alexandrov [5].

# 2.4.2 Problemas de tiempo mínimo

En esta subsección se estudia un problema especial llamado, problema de tiempo minimo, que históricamente fue uno de los primeros problemas de control óptimo. Para el sistema con dimensiones (2.4) se tiene a M como la densidad de muérdagos por hectárea (se consideran sólo a los muérdagos adultos porque los muérdagos inmaduros no tienen frutos) y B es la densidad de aves. Se agrega el control aditivo  $v_1$  que significa la poda de los muérdagos por día, al sistema con dimensiones:

$$\begin{cases}
\dot{M} = \alpha \left( \frac{a\sigma s M}{1 + ha\sigma s M} \right) B - d_m M + v_1(T), \\
\dot{B} = r B \left( 1 - \frac{B}{K_B} \right) + c \left( \frac{a\sigma s M}{1 + ha\sigma s M} \right) B, \\
v_1(\cdot) \in V = \{ v_1(\cdot) \in KC | v^- \le v_1(T) \le 0 \}.
\end{cases} \tag{2.32}$$

El sistema (2.32) sin dimensiones se transforma en:

$$\begin{cases}
\dot{y}_1 = \frac{y_1 y_2}{y_1 + 1} - 1.1 y_1 + b_1 v_1(t), \\
\dot{y}_2 = y_2 (1 - y_2) + \frac{2y_1 y_2}{y_1 + 1}, \\
v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | v^- \le v_1(t) \le 0\}.
\end{cases} (2.33)$$

Como se mencionó en apartados anteriores, la separatriz del punto de silla  $E_{-}$  permite dividir en dos regiones de atracción a las trayectorias que tienden al nodo  $E_{1}$  (extinción del muérdago) denotada por  $B_{E_{1}}$  de la región para la cual sus trayectorias tienden al nodo estable  $E_{+}$  (coexistencia de las aves y muérdago) denotada por  $B_{E_{+}}$ . Ver Figura 2.1.

Para hacer la transición a la ragión de atracción del nodo estable  $E_{B_1}$ , se considera un problema de tiempo mínimo  $t_1$  para llegar a un punto de la separatriz estable  $W^s$ . Primero, para el sistema lineal en una vecindad de  $E_+$  y luego para el sistema no lineal.

### 2.4.3 Problema de tiempo mínimo: caso lineal

Se procede hacer un estudio de transición en tiempo más rápido  $t_1$ , para alcanzar un punto de la separatriz estable. Primero, se realiza un estudio del sistema en variaciones del nodo estable  $E_+ = (x_+, y_+)$  y se obtiene el sistema lineal:

$$\begin{cases}
\dot{x_1} = -a_1 x_1 + a_2 x_2 + b_1 v_1(t), \\
\dot{x_2} = a_3 x_1 - a_4 x_2, \\
v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | v^- \le v_1(t) \le 0\}.
\end{cases} (2.34)$$

con  $a_1 = 0.397$ ,  $a_2 = 0.362$ ,  $a_3 = 1.404$ ,  $a_4 = 1.72$  y  $b_1 = 0.435$ . Además, con condiciones iniciales y finales:

Condiciones iniciales Condiciones finales 
$$x_1(0) = 0.4 = x_1^i, \quad x_1(t_1) = -0.431 = x_1^f, \ x_2(0) = 0.6 = x_2^i, \quad x_2(t_1) = -0.21 = x_2^f,$$

El objetivo es transferir el sistema de una posición inicial x(0) = c con  $c \neq 0$  a un punto que pertenece a la separatriz estable  $W^s$  en tiempo mínimo  $t_1$ , es decir, se tiene el siguiente funcional de costo:

$$\int_0^{t_1} 1dt = t_1 \longrightarrow \min_{v^- \le v_1(t) \le 0} \tag{2.35}$$

sujeto a

$$\begin{cases}
\dot{x_1} = -a_1 x_1 + a_2 x_2 + b_1 v_1(t), \\
\dot{x_2} = a_3 x_1 - a_4 x_2, \\
v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | v^- \le v_1(t) \le 0\}.
\end{cases} (2.36)$$

Por el Principio del Máximo de Pontryagin (PMP) [88], para el caso especial de tiempo mínimo dado por:

Corolario 2.4.1 Sea  $\{y^0(\cdot), u^0(\cdot), [t_0, t_1]\}$  un proceso óptimo de tiempo mínimo. Entonces existe una solución  $\psi(\cdot)$  del sistema dual  $\dot{\psi} = -\left(\frac{\partial f(y^0(t), u^0(t))}{\partial y}\right)^T \psi$  tal que  $\max_{y \in KC} H(\phi(t), y^0(t), u) = H(\phi(t), y^0(t), u^0(t)) \equiv const \geq 0.$ 

El teorema reduce el problema extremal de tiempo mínimo en un problema extremal con valores en la frontera:

• 
$$\dot{y} = f(x, u^0),$$
  $y(t_0) = c,$   $y(t_1) = k,$ 

$$\dot{\psi} = -\left(\frac{\partial f(y, u^0)}{\partial y}\right)^T \psi,$$

$$u^0 = arg \max_{u \in KC} H(\psi, y, u).$$

Por lo que existe un proceso optimal de tiempo mínimo  $\{x^0(\cdot), v_1^0(\cdot), [0, t_1]\}$ , entonces existe una solución no trivial  $\psi(\cdot)$  donde el sistema adjunto es:

$$\dot{\psi} = -A^T \psi = \begin{pmatrix} a_1 & -a_3 \\ -a_2 & a_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \psi_1 \\ \psi_2 \end{pmatrix}.$$

con  $\lambda_1 = 0.087 \text{ y } \lambda_2 = 2.03.$ 

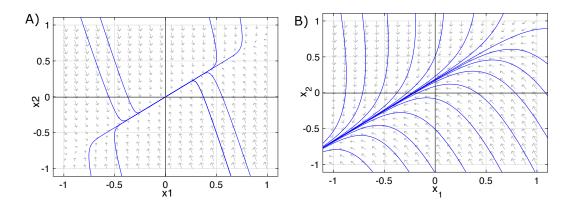
La función de Pontryagin es:

$$H = \psi^T f(x, v_1) = \psi_1(-a_1 x_1 + a_2 x_2 + b_1 v_1(t)) + \psi_2(a_3 x_1 - a_4 x_2).$$
 (2.37)

Luego, de la condición del máximo del PMP (Principio del Máximo de Pontriagyn) se tiene que:

$$v_1^0 = \frac{v^-}{2} - \frac{v^-}{2} sign(\psi_1). \tag{2.38}$$

Como la matriz A tiene sólo eigenvalores reales por el teorema de Feldbaum [19], entonces el número de permutaciones no es mas que uno. La familia de trayectorias para  $v_1 = 0$  y  $v^-$  sea igual a -1 se tienen las trayectorias en la Tabla 2.4.



**Tabla 2.4.** En la Figura A) caso  $v_1 = 0$ . En B) caso  $v_1 = -1$ .

Por lo tanto, para llegar a  $x^f$  desde el punto  $x^i$ , el punto  $x^i$  se mueve a lo largo de la trayectoria cuando  $v_1=0$  hasta alcanzar el origen, en el instante en que llega, el valor de  $v_1$  cambia a  $v_1=-1$  y permanece con este valor hasta que alcanza el punto final  $x^f$ . Ver Figura 2.3.

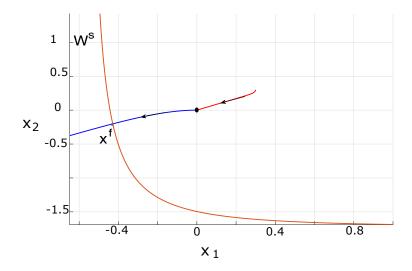


Figura 2.3. Proceso de control en caso lineal.

Luego, se tiene un segundo problema de tiempo mínimo, el cual es considerar el modelo no lineal (2.33), para así obtener un resultado más preciso.

## 2.4.4 Problema de tiempo mínimo: Caso no lineal

Ahora se considera el sistema no lineal:

$$\begin{cases}
\dot{y_1} = \frac{y_1 y_2}{y_1 + 1} - 1.1 y_1 + b_1 v_1(t), \\
\dot{y_2} = y_2 (1 - y_2) + \frac{2y_1 y_2}{y_1 + 1}, \\
v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | v^- \le v_1(t) \le 0\},
\end{cases} (2.39)$$

que tiene las siguientes condiciones iniciales y finales:

Condiciones iniciales Condiciones finales 
$$y_1(0) = 0.967 = y_1^i, \quad y_1(t_1) = 0.133 = y_1^f,$$
  $y_2(0) = 2.324 = y_2^i, \quad y_2(t_1) = 1.527 = y_2^f.$ 

Supongase que existe un proceso optimal de tiempo mínimo  $\{y^0(\cdot), u^0(\cdot), [0, t_1]\}$ , entonces existe una solución no trivial  $\psi(\cdot)$  del sistema adjunto  $\dot{\psi} = -\left(\frac{\partial f(y, v_1^0)}{\partial y}\right)$  del sistema (2.39) es:

$$\dot{\psi} = -\left(\frac{\partial f}{\partial y}\right)^T \psi = \begin{pmatrix} \frac{my_1}{y_1+1} & \frac{-cy_2}{(y_1+1)^2} \\ -\frac{y_1}{y_1+1} & y_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \psi_1 \\ \psi_2 \end{pmatrix}, \tag{2.40}$$

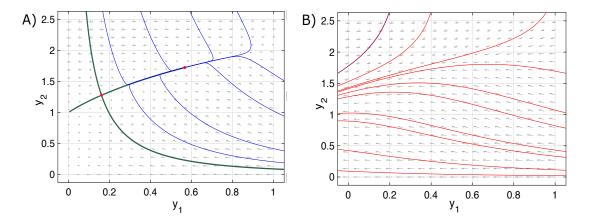
que tiene la siguiente función de Pontryagin:

$$H(\psi, y, t) = \psi_1 \left( \frac{y_1 y_2}{y_1 + 1} - m y_1 + b_1 v_1 \right) + \psi_2 \left( y_2 (1 - y_2) + \frac{c y_1 y_2}{y_1 + 1} \right). \tag{2.41}$$

Luego, de la condición del máximo del PMP se tiene que:

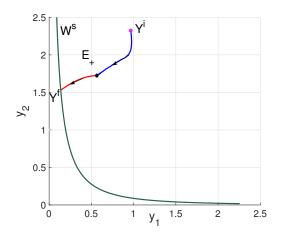
$$v_1^0 = \frac{v^-}{2} - \frac{v^-}{2} sign(\psi_1), \qquad (2.42)$$

para  $v_1 = 0$ , se tienen las trayectorias. Ver Tabla 2.5 parte A). Mientras que, si  $v^- = -0.001$  las trayectorias se tienen en la Tabla 2.5 parte B).



**Tabla 2.5.** En la Figura A) trayectorias del sistema (2.33) con  $v_1 = 0$ . En B) las trayectorias del sistema (2.33) con  $v_1 = -0.001$ .

Por lo tanto, para llegar a  $y^f$  desde el punto  $y^i$ , el punto  $y^i$  se mueve a lo largo de la trayectoria cuando  $v_1 = 0$  hasta alcanzar al punto  $E_+ = (0.567, 1.724)$ , en el instante en el que llega, el valor de  $v_1$  cambia a  $v_1 = -0.001$  y permanece con este valor hasta que alcanza el punto final  $y^f$ . Ver Figura 2.4.



**Figura 2.4.** La trayectoria azul es del sistema (2.39) con  $v_1 = 0$  y la trayectoria roja es para  $v_1 = -0.001$ .

Por lo tanto, para cualquier condición inicial  $y_0 = c \in B$  se tiene trayectoria óptima. Ver Figura 2.5.

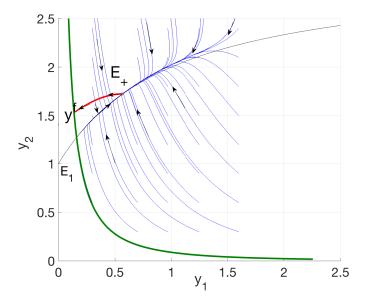


Figura 2.5. Síntesis: Para cualquier condición inicial se alcanza el punto  $y^f \in W^s$ .

Por lo que podemos afirmar lo siguiente:

**Afirmación 2.4.1** Para cualquier condición inicial que pertenezca a la región de atracción de  $E_+$  ( $B_{E_+}$ ) mediante un control  $v_1^0$  podrá alcanzar al punto  $y^f \in W^s$ .

## 2.4.5 Algoritmo de transición controlable

El muérdago es considerado una plaga que afecta a bosques en todo el mundo debido a la gran cantidad de especies que existen. A pesar de ser un elemento importante en las redes tróficas de los ecosistemas con árboles, contiene sustancias que sirven para elaborar antisépticos, controlar hipertensión, etc. Pero cuando el muérdago se convierte en plaga, este se extiende rápidamente, como consecuencia del cambio climático [60]. Esta plaga afecta al 10 % de bosques en México [76]. Una de las técnicas más eficientes para controlar a esta planta hemiparásita es por medio de la poda [28].

De la investigación de Martínez del Río y Aukema [11], se han obtenido algunos parámetros. Ellos consideraron 50 transectos de  $400 \ m^2$  en las montañas de Silverbell al oeste de Marana, Arizona, U.S.A. con un total de 168 árboles parasitados.

Por otro lado, de acuerdo con la subsección anterior, por medio del control  $v_1(\cdot)$ , se ha logrado alcanzar a un punto de la separatríz  $W^s$  en tiempo mínimo. Para llevar a cabo la transición de la región de atracción  $B_{E_+}$  a  $B_{E_1}$ , se realiza lo siguiente:

Primero. Se consideran condiciones iniciales  $y^0 = (0.967, 2.324)$  con unidades significa que hay 3.1914 muérdagos y 2147.4 aves, para llegar a  $E_+$ , con  $v_1 = 0$  por medio de las condiciones naturales se alcanzará a  $E_+$  en t = 52, es decir, 6.2 años aproximádamente.

Segundo. El punto crítico  $E_+$  a un punto de la separatriz se aplica el control  $v_1 = -0.001$ , esto se logra en t = 0.8009 aproximádamente, en unidades son 35.17 días, con este tiempo se alcanza el punto  $y^f = (0.1336, 1.527) \in B_{E_1}$ , es decir, se logra llegar a la región de atracción del nodo estable  $E_1$  que es la extinción del muérdago.

Tercero. Por la misma dinámica del punto  $y^f$  será llevado al punto  $E_1$  que es la extinción del muérdago, el tiempo que transcurre de  $y^f$  a  $E_1$  es de aproximádamente 15 años. Ver Figura 2.6.

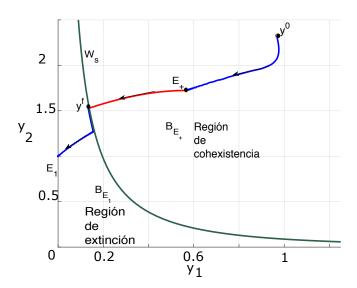


Figura 2.6. Las trayectorias de color azul es para  $v_1 = 0$  (no se aplica el control) y las trayectorias de color rojo es para  $v_1 = -0.001$ .

Si se toma en cuenta los gastos monetarios de alguna región similar de la cual fueron obtenidos los datos, en México, un jardinero cobra 6.73 dólares por hora, si trabaja 8 horas al día, por 32.15 días cobrará 1,892.45 dólares por 50 transectos que equivalen a dos hectáreas.

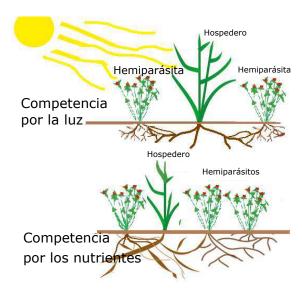
Planteamiento y solución del problema de transición del modelo de plantas hemiparásitas de raíz por Fibich

# 3.1 Explicación biológica

Las plantas hemiparásitas de la raíz parasitan bajo tierra, reciben la mayor parte del agua y los nutrientes de sus huéspedes a través de la haustorio, y son al mismo tiempo autótrofas [89]. Dado que tanto los hemiparásitos como los huéspedes son autótrofos, compiten por la luz. En entornos de alta productividad, una mayor sombra puede reducir la competitividad de las plantas hemiparásitas en comparación con sus plantas hospederas, que a menudo son las mejores competidoras por la luz [90]. Las interacciones subterráneas son más complejas porque todas las plantas hospederas compiten por los recursos del suelo [25] (ver Figura 3.1). Entre las plantas parásitas de raíz, las plantas Orobanchaceae parasitan cultivos, hortalizas y oleaginosas de importancia económica. Son las plagas de plantas agrícolas más destructivas del mundo [86].

## 3.2 Derivación del modelo

Pavel Fibich [40], modeló la relación entre plantas hospederas y hemiparásitos, ampliando el conocido modelo Rosenzweig-MacArthur [92]. Basado en el crecimiento logístico de la presa, pero con algunos cambios que toman en cuenta la competencia



**Figura 3.1.** Los hemiparásitos y hospederas son autótrofos, por lo tanto, compiten por la luz. Las plantas hemiparásitas de raíz parasitan bajo tierra, obtienen la mayor parte del agua y nutrientes de sus huéspedes a través del haustorio.

por la luz solar y el parasitismo intraespecífico entre los hemiparásitos, dicho modelo es el siguiente:

$$\begin{cases}
\frac{dy_1}{d\bar{t}} = ry_1 \left( 1 - \frac{y_1 + cy_2}{K} \right) - f(y_1)y_2, \\
\frac{dy_2}{d\bar{t}} = -(m + m_1 y_2)y_2 + ef(y_1)y_2 g(y_1),
\end{cases} (3.1)$$

donde  $y_1$  es la biomasa del hospedero  $(y_1 \ge 0)$ ,  $y_2$  es la biomasa de hemiparásito  $(y_2 \ge 0)$ . La biomasa es el peso de la materia viva que se encuentra en un área y en un momento dado que tiene unidades [g / m<sup>2</sup>]. El funcional  $f(y_1)$  es la respuesta funcional tipo Holling II [57, 58] que describe la competencia subterránea por los recursos debido al parasitismo:

$$f(y_1) = \frac{ay_1}{y_1 + s}. (3.2)$$

La función de escala  $g(y_1)$  es una función que determina la disponibilidad de luz. Es decir,  $g(y_1)$  refleja el hecho de que con el aumento de la biomasa del hospedero, la cantidad de luz disponible para los hemiparásitos disminuye [78]. La función de escala  $g(y_1)$  decrece con la biomasa del huésped; para simplificar, se asume una disminución sigmoidal de 1 a 0 de la siguiente manera:

$$g(y_1) = \frac{d^2}{y_1^2 + d^2}. (3.3)$$

Por lo tanto, para le ecuación del hospedero, el primer término describe el crecimiento logístico de las plantas hospederas por competencia por la luz, las plantas hospederas crecerán hasta la capacidad de carga del medio ambiente sin plantas hemiparásitas. El segundo término describe la competencia subterránea por los recursos y el parasitismo. Mientras que, la ecuación de los hemiparásitos, el primer término describe el parasistismo intrespecífico de hemiparásitos. El segundo, el parasitismo y escalamiento por la disponibilidad de la luz. La descripción y dimensiones de las variables y parámetros se encuentran en la Tabla (3.1). Todos los parámetros del modelo (3.1) son números positivos. También se asume que s < d. Esto significa que la semisaturación del consumo de hemiparasitos s se realiza a una biomasa del hospedero más baja que la semisaturación de la sombra por los hospederos d.

Parámetro	Descripción	${f Unidades}$
$\overline{y_1}$	Biomasa de plantas hospederas	$g/m^2$
$y_2$	Biomasa de plantas hemiparásitas	$g/m^2$
K	Cacidad de carga del hospedero	$g/m^2$
r	Tasa de crecimeinto intríseco del hospedero	1/día
c	Competitividad de los hemiparásitos por la luz.	sin dimensión
a	Tasa máxima de parasitación	1/día
s	Biomasa del hospedero para alcanzar la tasa máxima	$g/m^2$
m	Decremento de la biomasa del hemiparásito	1/día
$m_1$	Medida de interacciones negativas entre hemiparásitos	$m^2/(g \text{ día})$
e	Eficiencia del uso de agua y nutrientes de los hemiparásitos	sin dimensión
d	Biomasa de saturación media de la sombra por los hospederos	$g/m^2$

**Tabla 3.1.** Parámetros del modelo (3.1). La biomasa es el peso de la materia viva que se encuentra en un área y en un momento dado que tiene unidades [g / m  $^2$ ].

El parámetro r se omite, por lo que las unidades de tiempo se normalizan, se realizan las transformaciones necesarias  $t = \bar{t}r$ ,  $a_1 = \frac{a}{r}$ ,  $n = \frac{m}{r}$  y  $n_1 = \frac{m_1}{r}$ . Por lo tanto se tiene:

$$\begin{cases}
\frac{dy_1}{dt} = y_1 \left( 1 - \left( \frac{y_1 + cy_2}{K} \right) \right) - \frac{a_1 y_1 y_2}{y_1 + s}, \\
\frac{dy_2}{dt} = -(n + n_1 y_2) y_2 + \frac{a_1 e d^2 y_1 y_2}{(y_1^2 + d^2)(y_1 + s)}.
\end{cases} (3.4)$$

Todos los cambios interesantes en las interacciones entre hospederos y los hemiparasitas ocurren en el rango donde la capacidad de carga de la población anfitriona es determinado por la productividad del medio ambiente.

## 3.3 Análisis de estabilidad

Todos los cambios importantes en las interacciones entre hospederos y hemiparásitos ocurren en el rango donde la capacidad de la población hospedera está determinada por la productividad del ambiente.

Los puntos críticos del modelo (3.4) están ubicados en la intersección de las isoclinas hospederas y el hemiparásito. La ecuación del hospedero tiene dos isoclinas, una de las cuales es trivial:  $y_1 = 0$ , es decir, la ausencia total del hospedero, lo cual no tiene interés biológico. La segunda isoclina es la siguiente:

$$h(y_1, K) = y_2 = \frac{-y_1^2 - sy_1 + (y_1 + s)K}{y_1c + sc + a_1K},$$
(3.5)

que interseca el eje  $y_1$  (hospedero) en el punto  $y_1 = K$  y el eje de los hemiparásitos  $y_2$  en el punto  $h(0,K) = y_2 = \frac{sK}{sc + a_1K}$ . Mientras que la ecuación de hemiparásitos tiene dos isoclinas. La primera es la trivial:  $y_2 = 0$ . La segunda es

$$p(y_1) = y_2 = \left(\frac{y_1 a_1 d^2 e}{(y_1 + s)(y_1^2 + d^2)} - n\right) / n_1.$$
(3.6)

Hay dos intersecciones con el eje  $y_1$  que no se pueden expresar analíticamente, por lo que las denotamos como A y B, asumiendo A < B. Tenga en cuenta que p no depende de K. Al variar la capacidad de carga de la planta hospedera K, se tienen diferentes escenarios los cuales pueden verse en la Tabla 3.2.

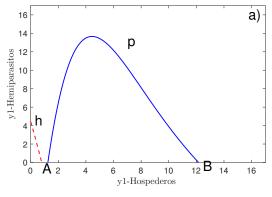


Figura a): h y p no se intersectan, no hay puntos críticos en  $\mathbb{R}^2_+$ 

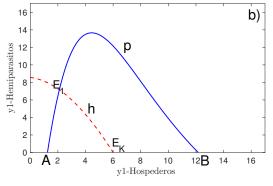


Figura b): h y p se intersectan obtiéndose  $E_1 \in \mathbb{R}^2_+$ 

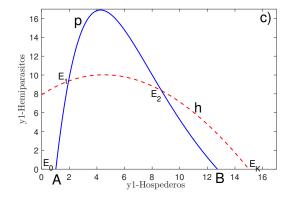


Figura c): h y p se intersectan y se obtiene  $E_1 y E_2 \in \mathbb{R}^2_+$ 

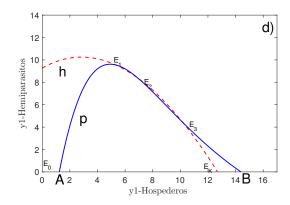


Figura d): h y p se intersectan y se obtiene  $E_1, E_2$  y  $E_3 \in \mathbb{R}^2_+$ 

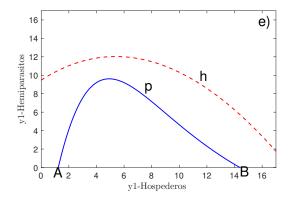


Figura e): No hay intersección de  $h \neq p$ 

**Tabla 3.2.** Planos de fase del sistema (3.4). La isoclina de la ecuación de la hemiparásita p en color azul y la ecuación del hospedero h en líneas punteadas de color rojo. Parámetros usados con el objetivo de ilustrar los casos a), b), c), d) y e): e = 1,  $a_1 = 0.6$ , s = 6, d = 8, n = 0.1,  $n_1 = 0.01$ , c = 0.1 y para K; en a) K = 0.8, b) 6, c) 14, d) 18 y e) 23.

### Estabilidad de $E_0$ y $E_K$

Se examina la estabilidad local, la matriz jacobiana en el punto de equilibrio  $E^* = (x^*, y^*)$  del sistema (3.3) esta dada por:

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \tag{3.7}$$

donde:

$$a_{11} = 1 - \frac{a_1 s y_2}{(s+y_1)^2} - \frac{2y_1 + c y_2}{K},$$

$$a_{12} = -\left(\frac{cy_1}{K} + \frac{a_1 y_1}{s+y_1}\right),$$

$$a_{21} = \frac{-2a_1 d^2 e y_1^2 y_2}{(s+y_1)(d^2 + y_1^2)^2} - \frac{a_1 d^2 e y_1 y_2}{(s+y_1)^2(d^2 + y_1^2)} + \frac{a_1 d^2 e y_2}{(s+y_1)(d^2 + y_1^2)},$$

$$a_{22} = -n + 2n_1 y_2 + \frac{a_1 d^2 e y_1}{(s+y_1)(d^2 + y_1^2)}$$

En  $E_0 = (0, 0)$ , se tiene:

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -n \end{pmatrix},\tag{3.8}$$

es siempre un punto de silla.

Pare el punto  $E_K$  se tiene:

$$J(E_K) = \begin{pmatrix} -1 & -c - \frac{a_1 K}{K+s} \\ 0 & \frac{ea_1 d^2 K}{(K+s)(K^2+d^2)} - n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & -c - \frac{a_1 K}{K+s} \\ 0 & p(K)n_1 \end{pmatrix}$$
(3.9)

que tiene el polinomio característico  $q(\lambda) = \lambda^2 - (p(K)n_1 - 1)\lambda - p(K)n_1$ , tiene dos eigenvalores  $\lambda_1 = -1$  y  $\lambda_2 = n_1 p(K)$ , por lo que su estabilidad está determinada por  $\lambda_2$ , si  $K \notin [A, B]$  se tiene un nodo estable, en caso contrario se tiene un punto de silla.

En este modelo, el caso de la coexistencia es el más interesante, que ocurre cuando K>B, entonces existen dos posibilidades: la isoclina h interseca a la isoclina p en dos puntos o h está por encima de p y no se superponen. En el primer caso, la biestabilidad se observa con dos atractores, donde  $E_1$  es un foco inestable con un ciclo

límite  $y^0(t)$  ubicado a su alrededor. Con las condiciones iniciales que pertenecen a la región de atracción del ciclo límite, las trayectorias se dirigen a el, si las condiciones iniciales están fuera de esta región de atracción, se dirigen al nodo estable  $E_K$ . Se denotan el dominio de atracción del ciclo límite por  $B_c$  y el dominio de atracción de un nodo estable  $E_K$  por  $B_{E_K}$  lo cual puede ilustrarse en la Figura (3.2).

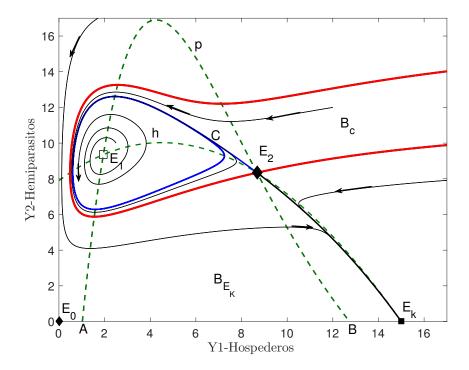


Figura 3.2. Espacio de fase del caso cuando hay biestabilidad entre dos atractores: puntual y periódico. Las isoclinas h (3.5) y p (3.6) se indican con líneas punteadas. Las trayectorias del sistema no lineal (3.4) se indican mediante líneas continuas con flechas. Los rombos rellenos representan los puntos silla  $E_0$  y  $E_2$ . El cuadrado relleno representa el nodo estable  $E_K$ . Mientras que el cuadrado vacío denota un foco inestable  $E_1$ . El dominio de atracción del ciclo límite  $(B_c)$ , delimitado por las separatrices estables del punto silla  $E_2$ , se indica con la línea sólida más gruesa. La región de atracción de un nodo estable  $E_K$  se denota por  $B_{E_K}$ .

## 3.4 Planteamiento del proceso de transición

Se toman los valores de los parámetros de la Tabla 3.3 que pueden encontrarse en el artículo de Fibich [40] los cuales permiten ilustrar el caso donde hay la presencia de dos atractores separados por un punto silla.

Parámetro	Valor	Unidades
K	15	$g/m^2$
c	0.1	sin dimensión
$a_1$	0.6	sin dimensión
s	5	$g/m^2$
n	0.1	sin dimensión
$n_1$	0.006	$m^2/g$
e	1	sin dimensión
d	7	$g/m^2$

**Tabla 3.3.** Parámetros y unidades del modelo (3.4).

En [97, 6, 64], se demuestra la posibilidad de hacer una transición de la región de atracción de un atractor a la región de atracción de otro bajo la acción de una pequeña perturbación permanente. Para resolver el problema de transición de pasar de la región de atracción del ciclo límite (coexistencia) a la región de atracción del nodo estable (extinción del hemiparásito), se agrega un control aditivo a la segunda ecuación (3.1) que representa el deshierbe manual de los hemiparásitos. Se ha demostrado que el deshierbe reduce la producción de nuevas semillas, por lo que sus poblaciones pueden disminuir a largo plazo [37]. Después de normalizar el tiempo en  $b_2 = 1/r$  se obtiene:

$$\begin{cases}
\frac{dy_1}{dt} = y_1 \left( 1 - \left( \frac{y_1 + cy_2}{K} \right) \right) - \frac{a_1 y_1 y_2}{y_1 + s}, \\
\frac{dy_2}{dt} = -(n + n_1 y_2) y_2 + \frac{a_1 e d^2 y_1 y_2}{(y_1^2 + d^2)(y_1 + s)} + b_2 v(t), \\
v(\cdot) \in V = \{ v(\cdot) \in KC | \nu^- \le v(t) \le 0 \}.
\end{cases}$$
(3.10)

El sistema (3.10) se puede reescribir en forma vectorial

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y, v(t)) = \phi^{0}(y) + bv(t), \\ v(\cdot) \in V = \{v(\cdot) \in KC | \nu^{-} \le v(t) \le 0\}. \end{cases}$$
 (3.11)

donde  $b = (0, b_2)^T$ ,  $\phi^0 \in C^1$ , el sistema (3.11) para  $v(t) \equiv 0$  tiene una solución periódica  $y^0(t+T) = y^0(t)$  con período T.

Para resolver este problema de transición, es necesario construir el conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  para el sistema en desviaciones construidas en la vecindad del

atractor periódico del sistema no lineal (3.11). Según [64], en la vecindad del ciclo límite  $y^0(t)$ , se considera un sistema en variaciones en la coordenada  $x = y - y^0(t)$ . Por tanto, el sistema (3.11) toma la forma

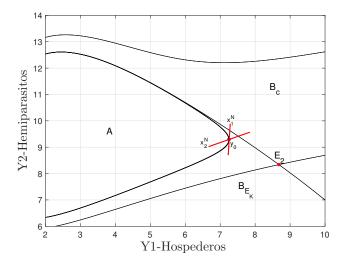
$$\dot{x} = A(t)x + bv(t). \tag{3.12}$$

donde 
$$b = (0, b_2)^T$$
 y  $A(t) = \frac{\partial \phi^0(y^0(t))}{\partial y}$  por  $A(t+T) = A(t)$ .

El sistema (3.4) tiene un período adimensional de T=37.88, que se calcula con ayuda del toolbox pplane8, sin embargo, para r=0.126  $\left[\frac{1}{\text{dia}}\right]$ , se obtiene un período aproximado de 10 meses. La solución periódica  $y^0(t)=(y_1^0(t),y_2^0(t))$  del sistema no lineal de ecuaciones diferenciales (3.4), solo se puede obtener numéricamente como la matriz de los puntos  $y^0(t_i)=(y_1^0(t_i),y_2^0(t_i))$ , i=1,...,500. A continuación, se calcula el jacobiano del sistema (3.4) y se sustituye el arreglo de puntos  $y^0(t_i)$ . La matriz A(t) se aproxima mediante splines cúbicos [91]. Se encuentra la matriz fundamental normalizada de soluciones X(T) integrando el sistema  $\dot{X}(t)=A(t)X(t)$  con las condiciones iniciales  $X(0)=I_2$ . La matriz de monodromía X(T) tiene los multiplicadores Floquet  $\rho_1=1$  y  $\rho_2\approx 0.0323$ . Según el teorema de Demidovich y Andronov-Witt [39], la solución periódica  $y^0(t)$  del sistema (3.4) es asintóticamente estable orbitalmente. El algoritmo puede verse en el Apéndice (A.1).

# 3.5 Solución numérica del problema de transición

El algoritmo propuesto por Konovalenko [64], permite resolver el problema de construir el conjunto de accesibilidad para un sistema lineal con coeficientes periódicos en presencia de una perturbación. Al aplicar este método al sistema (3.12) y la transición  $X^N(t) = X(t)M$  del sistema de coordenadas  $(x_1, x_2)$  al nuevo sistema de coordenadas  $(x_1^N, x_2^N)$ . La matriz M debe ser no degenerada para que se satisfaga la condición  $M^{-1}X(T)M = \text{diag}(1, \rho_2)$ . Para construir la matriz M, usamos los autovectores de la matriz de monodromía X(T):  $M^1 \approx (-0.999 \ 0.049)^T$  y  $M^2 \approx (0.421 \ -0.907)^T$ , respectivamente de  $\rho_1$  y  $\rho_2$ . Los cálculos se realizan en el sistema de coordenadas  $(x_1^N, x_2^N)$ , cuyo ángulo  $\theta$  entre los ejes es  $\theta \approx 70^\circ$ . (Ver Figura 3.3). Para volver a las coordenadas del sistema no lineal  $(y_1, y_2)$ , en primer lugar se realiza la transición  $X = X^N M^{-1}$ , donde  $M^{-1} \approx \begin{pmatrix} -0.978 \ -0.454 \ 0.0529 \ -1.0779 \end{pmatrix}$  y, en segundo lugar, la transición es  $y_1 = x_1^N + y_1^0$ ,  $y_2 = x_2^N + y_2^0$ .



**Figura 3.3.** En cada punto  $(y_1^0(t_i), y_2^0(t_i))$ , el origen de los ejes coordenados coincide con la línea tangente a el ciclo límite.

Por otro lado, dado que el sistema (3.12) para  $v(t) \equiv 0$  tiene el primer multiplicador de Floquet igual a 1 y el segundo  $|\rho_2| < 1$ , entonces la matriz especial de soluciones  $X^N$  también se puede representar como [39]:

$$X^{N}(t) = \Phi(t)diag(1, e^{\frac{1}{T}\ln(\rho_{2})t}),$$
 (3.13)

donde  $\Phi$  es una matriz T -periódica  $n \times n$  continuamente diferenciable. La matriz  $\Phi(t)$  se puede obtener como  $\Phi(t) = X(t)M \operatorname{diag}(1, \exp(-\frac{1}{T}\ln(\rho_2)t))$ . Según [32], la función vectorial

$$x_j^N(t_1) = \int_0^{t_1} e_j^T G(t_1, s) bv(s) ds \quad j = 1, 2,$$
(3.14)

donde  $e_1 = (1,0)^T$ ,  $e_2 = (0,1)^T$  y  $G(t_1,s) = \Phi(t_1) \operatorname{diag}(0, e^{\frac{1}{T}\ln(|\rho_2|)(t_1-s)}) \Phi^{-1}(s)$ ,  $0 \le s \le t_1$ , es una solución al sistema (3.12) con condiciones iniciales cero. De (3.14) se deduce que para encontrar la desviación máxima  $x_j^N$ , j=1,2, es necesario y suficiente que el control v(t) tome valores máximos 0 o  $\nu^-$ , coincidiendo con el signo de la función  $e_j^T G(t_1, s)b$  [1].

De (3.14) se concluye que para lograr el valor máximo sobre  $x_j^N$  con j=1,2 en el instante  $t_1$  es necesario y suficiente que la perturbación v(t) tome el valor máximo 0 ó  $\nu^-$  que coincide con el signo de la función  $e_j^T G(t_1, s)b$ . Por lo tanto, se obtiene la expresión que determina el control con  $0 \le s \le t_1$ :

$$v_{j \max}^{0}(s) = \begin{cases} \nu^{-}, & \text{si } e_{j}^{T}G(t_{1}, s)b < 0\\ 0, & \text{si } e_{j}^{T}G(t_{1}, s)b \ge 0 \end{cases}$$
(3.15)

Usando el método del gradiente condicional se construyen los puntos de la frontera  $D_{t_1}$ , se encuentra el máximo del funcional  $\varphi_0 = c^T x(t_1, v^1)$  con  $c^T = (c_1, c_2)$ , así que la perturbación  $v^1$  en dos coordenadas  $x_1^N$ ,  $x_2^N$  es:

$$v^{1}(s) = \begin{cases} \nu^{-}, & \text{si } c^{T}G(t_{1}, s)b < 0\\ 0, & \text{si } c^{T}G(t_{1}, s)b \ge 0 \end{cases}$$
 (3.16)

Por lo que cambiando el vector inicial  $c^T$ , se pueden obtener los puntos de la frontera de  $D_{t_1}$ , elegiendo un gran número de vectores iniciales es posible obtener la frontera del conjunto de acesibilidad. Para este problema se propusieron 160,000 vectores iniciales. Este algoritmo propuesto en [64] propone la solución al problema de construir un conjunto de accesibilidad de un sistema lineal con coeficientes periódicos en presencia de una perturbación. El sistema lineal se mueve a lo largo del ciclo límite, porque las ecuaciones en variaciones tienen una matriz con coeficientes periódicos. En consecuencia al aplicar el algoritmo, se obtiene una sucesión de conjuntos de accesibilidad para el sistema lineal.

Después de obtener las desviaciones máximas para cada coordenada, se utiliza por separado el método iterativo del gradiente condicional para la búsqueda de la desviación máxima en ambas coordenadas [1]. Se elige cualquier vector inicial  $c^T$ , luego se busca el máximo del funcional  $J = x_1^2 + x_2^2$  paso a paso hasta que se cumpla la condición:  $\max_{v \in KC} [x_1(t_1, v^0)x_1(t_1, v) + x_2(t_1, v^0)x_2(t_1, v)] = x_1^2(t_1, v^0) + x_2^2(t_1, v^0)$ , variando el vector inicial  $c^T$ , es posible obtener los puntos de la frontera del conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$ .

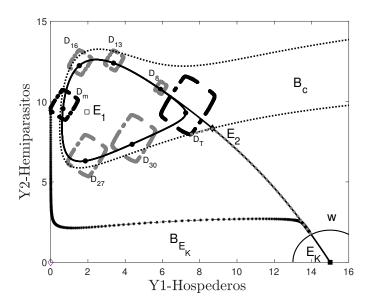
El período de oscilación T del sistema (3.4) se divide por un cierto número de puntos y para cada uno se construye el conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  del sistema lineal (3.12). Esta sucesión de conjuntos de accesibilidad para un sistema lineal es una aproximación del conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  para un sistema no lineal (3.11). Se integra el sistema (3.4) con  $t_1 = T$ ,  $\nu^- = 0.05$  con condiciones iniciales  $y_0 = (7.258, 9.295)$  que pertenecen a la órbita del ciclo límite.

El período de oscilación T se divide en 76 puntos, para cada uno de los cuales se construye un conjunto de accesibilidad. Es decir, hay una sucesión  $D_i(t)$ , para  $i = \overline{1,76}$  y  $t \in [0,T]$ . Como el número de puntos obtenidos depende del número de vectores iniciales  $c^T$ . De forma numérica, se hacen los cálculos de la frontera del

conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  como el periódo de oscilación se divide en 76 puntos, se consideran 500 vectores iniciales c para cada punto. Entonces se tienen dos casos:

- 1. Si  $0 \le t < 13$ , entonces la sucesión de conjuntos de accesibilidad  $D_i(t)$ ,  $i = \overline{1,25}$  no interseca la región de atracción  $B_{E_K}$ .
- 2. Si  $13 \le t \le T$ , entonces la sucesión de conjuntos  $D_i(t)$ ,  $i = \overline{26,76}$  interseca la región de atracción  $B_{E_K}$ .

Así que se concluye, que para el segundo caso, es posible hacer una transición de la región de atracción del atractor periódico  $B_c$  (coexistencia) a la región de atracción del nodo estable  $B_{E_K}$  (extinción de hemiparásitos) como puede verse en la Figura 3.4.

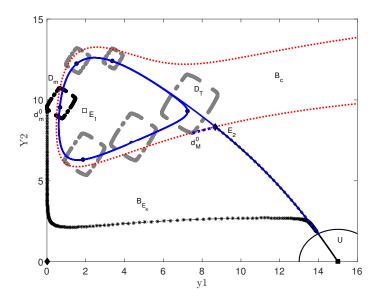


**Figura 3.4.** Conjunto de accesibilidad para  $0 \le t \le T$ . Se ilustran solo 7 conjuntos para mayor claridad en la imágen y no los 76 puntos.

A continuación, se selecciona el punto  $d_i^0$ , que es la desviación máxima en dos coordenadas, que pertenece a la frontera del conjunto de accesibilidad  $\partial D_i(t)$  y satisface la condición  $d_i^0 \in \partial D_i \cap B_{E_K}$  para todo  $i = \overline{27,76}$ . Cada punto  $d_i^0$  se alcanza en el tiempo  $t_d$ , que es el tiempo de movimiento desde un punto perteneciente al ciclo límite  $y^0(t)$  al punto  $d_i^0$ . Este movimiento es impulsado por el control  $v^0(t)$ , que demuestra los períodos de tiempo en los que se requiere hacer el deshierbe manual. En [50], se comprueba que el deshierbe manual o control químico se aplica después

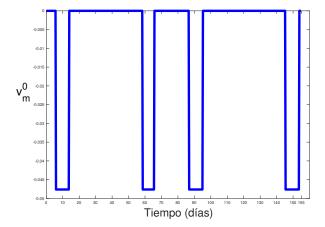
de la emergencia del cultivo y se reaplica en intervalos de 2 semanas, así evitaron la infestación de Orobanchaceae.

También se calcula numéricamente el tiempo aproximado de extinción de los hemiparásitos  $t_w$ , integrando el sistema sin control (3.4), eligiendo las condiciones iniciales para los puntos  $d_i^0$ ,  $i=\overline{26,76}$  hasta llegar a la bola  $W=\overline{U}(E_K,r_K)$  con radio  $r_K=2$ . Por lo tanto, el tiempo total  $t_f^i$  para llegar a la bola W se calcula como la suma de  $t_f^i=t_d^i+t_w^i$ , por  $i=\overline{26,76}$ . Entre todos los tiempos  $t_f^i$ , existe el mínimo  $t_f^m$  y el máximo  $t_f^M$ .



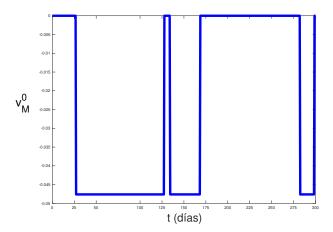
**Figura 3.5.** En el espacio de fase, el conjunto de accesibilidad óptimo  $D_m$  se muestra en negro, el conjunto  $D_T$  se muestra en gris. La trayectoria óptima desde el punto de inicio  $d_m^0$  a W está indicada por asteriscos. Por otro lado, la trayectoria máxima desde el punto de inicio  $d_M$  a W se indica mediante la línea de puntos grises. La bola cerrada de W se indica por una línea negra continua.

En la Figura 3.5, se muestran los conjuntos de accesibilidad para los tiempos mínimo y máximo. El tiempo mínimo  $t_f^m$  se calcula en la primera etapa como el tiempo de movimiento  $t_d^m = 19.5$  (aproximádamente 5.2 meses) desde el punto que se encuentra en la órbita del ciclo límite  $y^0(t)$  al punto  $d_m^0 = (0.004, 9.403)$  con control  $v_m^0$ . El deshierbe manual  $v_m^0$  se aplica 4 veces con un intervalo de 8 días después de cada una. Ver Figura 3.6.



**Figura 3.6.** Control óptimo  $v_m^0$  para alcanzar al punto  $d_m^0 \in \partial D_m \cap B_{E_K}$ , que muestra los períodos de tiempo en los que se requiere hacer el deshierbe manual para, así lograr alcanzar la región de extinción del hemiparásito.

En la segunda etapa, el tiempo  $t_w^m=300.67$  (aproximádamente 9.5 meses) se calcula a partir de la condición inicial  $d_m^0$  del sistema (3.4) hasta alcanzar W. Por lo tanto, el tiempo mínimo es  $t_f^m\approx 1.2$  años. El tiempo máximo  $t_f^M$  se calcula en la primera etapa como  $t_d^M\approx 37.8$  (aproximádamente 10 meses) hasta el punto  $d_M^0=(7.52,7.96)$  con control  $v_M^0$  como puede verse en la Figura 3.7). En la segunda etapa,  $t_w^M\approx 2.9$  años y va desde el punto  $d_M^0$  a W. Entonces  $t_f^M\approx 3.74$  años.



**Figura 3.7.** Control máximo  $v_M^0$  para llegar al punto  $d_M^0 \in \partial D_M(t) \cap B_{E_K}$ . Tenga en cuenta que para este control, dado que la infestación es más severa, se debe aplicar el deshierbe manual durante períodos de tiempo más largos.

Se ha demostrado la posibilidad de hacer una transición de la región de atracción de un atractor periódico (coexistencia de hemiparásitos y huéspedes) a la región de atracción de un nodo estable  $E_K$  (extinción de hemiparásitos). Esta transición es posible bajo el control  $v^0$ , lo que nos permite desarrollar estrategias para encontrar los períodos en los que es necesario aplicar el deshierbe manual para lograr la extinción de hemiparásitos que infectan a miles de cultivos.

4 | Construcción, análisis y solución del problema de transición de la dinámica entre árboles, muérdagos y aves

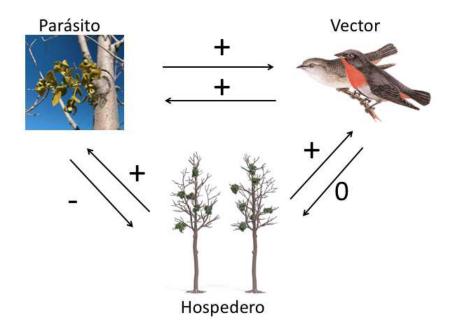
### 4.1 Construcción del modelo

Las interacciones interespecíficas afectan los procesos biológicos cuando las acciones, los rasgos o la densidad de los individuos de una población cambian algún atributo (por ejemplo, densidad, tamaño, abundancia, tasa demográfica, aptitud, valores de los rasgos) de la población de otra especie [54]. Generalmente, se asume que las interacciones tipo Consumidor-Recurso (C-R) son idénticas a los resultados (+ -) de las relaciones depredador-presa o parásito-huésped, las interacciones C-R también son fundamentales para la competitividad y las interacciones mutualistas [53]. El mutualismo ahora se reconoce como una interacción Consumidor-Recurso, que ayuda a su inclusión en las redes tróficas junto con la depredación y la competencia [54, 55].

El sistema planta-polinizador-ladrón de néctar es un ejemplo de una clase general de mutualismo-parasitismo similar a la competencia explotadora en el que dos consumidores (N2, N3) explotan un recurso (N1) [56]. Los módulos de la red alimentaria de mutualismo-parasitismo son comunes en la naturaleza [45, 46], por lo que es importante comprender los mecanismos que favorecen su persistencia. Un

ejemplo de este tipo de interacción es la relación entre el muérdago, aves y árboles.

Aukema y Del Río [11], propusieron un diagrama de las interacciones que hay entre árboles, muérdagos y aves que se ilustra en la Figura 4.1. Liu [75] investigó la relación mutualista entre aves y muerdagos, pero no incorporó a la población de árboles. Mougi A. y Kondoh M. [80], propusieron un modelo de tres especies: recurso, explotador y mutualista, donde el explotador puede ser un depredador, parásito o herbívoro. Mientras que Holland J. N. y DeAngelis D. L.[56] examinaron la dinámica entre el mutualismo-parasitismo, que se ejemplifican con las interacciones entre plantas (N1), polinizadores (N2) y ladrones de néctar (N3).



**Figura 4.1.** Las relaciones entre muérdagos (parásitos), sus hospederos (árboles) y las aves (vectores) que dispersan las semillas de muérdago. Las flechas indican la interacción entre dos participantes del sistema, y los signos indican si la interacción es benéfica (+), perjudicial (-) o no tiene efecto (0).

Se formuló el siguiente modelo, que es similar al modelo depredador presa para la interacción entre el árbol y muérdago (X - Y), mientras que, las interacciones mutualistas entre muérdago y aves (Y - Z), son representados por el modelo coope-

rativo de Liu [75]:

$$\dot{X} = g_1(X) - bYX,$$

$$\varepsilon \dot{Y} = gbXY + \alpha f(Y)Z - dY,$$

$$\dot{Z} = g_2(Z) + cf(Y)Z + wXZ.$$
(4.1)

Donde X es la densidad de árboles sanos, Y densidad de muérdago y Z densidad de aves.

Los sistemas biológicos tienen generalmente una gran complejidad en cuanto al orden necesario del modelo de ecuaciones diferenciales [81]. Usualmente es útil reducir el orden del sistema, por ejemplo, las muy conocidas ecuaciones de Hudgkin-Huxley [59]. Por ello se considerará el parámetro  $\varepsilon$ , que puede reducir el sistema (4.1) a orden dos resultando así, un sistema algebraíco diferencial [44]. Para ello se tomarán dos casos, cuando  $0 < \varepsilon \ll 1$  y  $\varepsilon = 1$ . Se estudiará el modelo con  $\varepsilon = 1$ . Los demás elementos del sistema (4.1) se describen a continuación:

- $g_1(X)$ : La población de árboles tiene una tasa de crecimiento logístico. El crecimiento de los árboles adultos consta de dos partes, una parte es el crecimiento propio, lo que significa que después de que las plántulas se convierten en árboles adultos, continuan creciendo y saturando a un cierto nivel debido al efecto de hacinamiento [106].
- bYX: La relación que hay entre árboles sanos y el muérdago, donde b es la tasa de captura, definida como la tasa per cápita en el que una semilla de muérdago germina con éxito en un árbol.
- $\blacksquare$  gbXY: La población de muérdagos que interactuaron con árboles sanos.
- $\bullet$   $\alpha f(Y)Z$ : Tasa de crecimiento de nuevas plántulas de muérdago.
- d: Tasa de mortalidad del muérdago.
- $q_2(Z)$ : La población de aves tienen una tasa de crecimiento logístico.
- cf(Y)Z: Debido a la adicional fuente de alimento dada por los frutos de muérdago, la población de aves obtiene un mayor incremento.
- wXZ: Interacción y fuente de alimento de los árboles permite que las aves tengan un mayor incremento.

En [75, 74] se asume que f(Y) es un funcional tipo Holling II, dada de la siguiente manera:

 $f(Y) = \frac{a\sigma sY}{1 + ha\sigma sY}.$ 

Las poblaciones de árboles y aves satisfacen un crecimiento logístico con tasas de crecimiento intrínseco para los árboles  $r_X$  y para las aves  $r_Z$ . Las densidades de árboles y aves son limitadas por una capacidad de carga ( $K_X$  y  $K_Z$ , repectivamente) en la ausencia del muérdago. Todos los parámetros son estrictamente positivos, a excepción del parámetro c que puede ser igual a cero, como ya se mencionó en el capítulo 2. El modelo que considera las hipótesis anteriores con  $\varepsilon = 1$  es:

$$\frac{dX}{dT} = r_X X \left( 1 - \frac{X}{K_X} \right) - bY X,$$

$$\frac{dY}{dT} = gbXY + \frac{\alpha a\sigma sYZ}{1 + ha\sigma sY} - pY,$$

$$\frac{dZ}{dT} = r_Z Z \left( 1 - \frac{Z}{K_Z} \right) + \frac{ca\sigma sYZ}{1 + ha\sigma sY} + wXZ.$$
(4.2)

Por lo tanto, la formulación del modelo de (4.2) permite examinar el papel del mutualismo entre aves y muérdagos, pero también permite conocer la relación parasitaria que hay entre árboles y muérdago. Como es usual primero se probará que el primer octante es invariante.

**Afirmación 4.1.1** El octante positivo de X, Y, Z es un conjunto invariante del sistema (4.2) para todo  $t \ge 0$ .

**Demostración 4.1.1** Se comprueban las condiciones del corolario (1.4.3) (sección (1.4)).

$$F_{1}(X,Y,Z) = X\left(r_{x}\left(1 - \frac{X}{r_{X}}\right) - bY\right),$$

$$F_{2}(X,Y,Z) = Y\left(gbX + \frac{\alpha a\sigma sZ}{1 + ha\sigma sY} - p\right),$$

$$F_{3}(X,Y,Z) = Z\left(r_{z}\left(1 - \frac{Z}{K_{Z}}\right) + \frac{ca\sigma sY}{1 + ha\sigma sY} + wX\right).$$

De hecho, las funciones  $F_i$ , i = 1, 2, 3 son cuasipositivas pues cada una de las funciones  $F_i$  desaparece tan pronto como la variable correspondiente x, y y z se anulan. Por lo tanto, para cualquier condición inicial no negativa, la solución del sistema (4.2)

será no negativa. Además, cada función  $F_i$ , i=1,2,3 se anula, cuando su variable correspondiente es cero, es decir,  $F_1(0,Y,Z)=0$ ,  $F_2(X,0,Z)=0$  y  $F_2(X,Y,0)=0$ , por el corolario (1.4.1, sección (1.4)) se obtiene que las coordenadas cero como condición inicial corresponden a la solución con componentes cero para todo  $t>t_0$ . También, para cualquier condición inicial no negativa  $X(t_0)>0$ ,  $Y(t_0)>0$  y  $Z(t_0)>0$  por el corolario (1.4.2, (sección 1.4)), se obtiene que X(t)>0, Y(t)>0 y Z(t)>0, para todo  $t>t_0$ . Por lo tanto, las trayectorias del plano de fase del sistema (4.2) que comienzan en el octante positivo  $\overline{R}_+^3=\{(X,Y,Z)\in R^3: X\geq 0, Y\geq 0, Z\geq 0\}$  nunca lo abandonan.

Esto supone un elemento de coherencia en el modelo, las soluciones con condiciones iniciales no negativas tomará siempre en sus tres componentes valores no negativos, que de acuerdo con la naturaleza de las densidades que representan X, Y y Z como es frecuente en aplicaciones a la biología, son no negativas.

Para ayudar a organizar los resultados, un paso vital es transformar el modelo a una forma adimensional para reducir el número de parámetros, esto es:  $X^* = K_X$ ,  $T^* = r_Z^{-1}$ ,  $Y^* = \frac{1}{a\sigma s}$ ,  $Z^* = K_Z$ . Al quitar dimensiones generalmente se reagrupan los nuevos parámetros:  $r = \frac{r_X}{r_Z}$ ,  $h = \frac{b}{a\sigma s}$ ,  $c = \frac{gbK_X}{r_Z}$ ,  $m_2 = \frac{\alpha a\sigma sK_Z}{r_Z h}$ ,  $m_3 = \frac{cK_Z}{r_Z h}$ ,  $K = \frac{1}{h}$ ,  $d = \frac{p}{r_Z}$ ,  $m_4 = wK_X$ . Resultando así el siguiente:

$$\frac{dx}{dt} = rx(1-x) - hyx,$$

$$\frac{dy}{dt} = cxy + \frac{m_2yz}{v+y} - dy,$$

$$\frac{dz}{dt} = z(1-z) + \frac{m_3yz}{v+y} + m_4xz.$$
(4.3)

La dinámica del mutualismo y parasitismo se examina a través del análisis de plano de fase, así como las pruebas analíticas y simulaciones del sistema (4.3). Primero, se revisa la dinámica poblacional de los puntos críticos de la frontera del sistema. Luego, se examina la dinámica de las tres poblaciones, mostrando de forma numérica sobre la estabilización y convivencia de las tres especies cuando se tienen estos tres tipos de interacciones.

## 4.1.1 Puntos de equilibrios de la frontera de $\overline{R}_{+}^{3}$

El sistema (4.3) tiene siete posibles puntos críticos en la frontera, es decir, con al menos una componente cero, los cuales son:

- $\bullet$   $E_0 = (0, 0, 0),$
- $E_1 = (1, 0, 0),$
- $E_2 = (0, 0, 1),$
- $E_3 = (\frac{d}{c}, \frac{(c-d)r}{ch}, 0)$  existe si y sólo si c > d.
- $\bullet$   $E_4 = (1, 0, m_4 + 1),$
- $\bullet$   $E_5 = (0, y_+, z_+),$

■ 
$$E_6 = (0, y_-, z_-)$$
 donde  $y_{\pm} = \frac{m_3 + 1 \pm \sqrt{(m_3 + 1)^2 - 4\xi m_3 v}}{2\xi} - v \text{ y } z_{\pm} = \frac{m_3 y_{\pm}}{v + y_{\pm}} + 1 \text{ con } \xi = dm_2^{-1}.$ 

Los puntos de frontera  $E_0$ ,  $E_1$  y  $E_4$ , tienen exactamente las mismas propiedades del modelo clásico de interacción Lotka-Volterra con saturación de la presa, su análisis cualitativo detallado se encuentra en [49]. Por otro lado, los equilibrios de frontera  $E_2$ ,  $E_5$  y  $E_6$  tienen las propiedades del modelo mutualista de Liu [75].

# **4.1.2** Estabilidad de los puntos de equilibrio de la frontera de $\overline{R}_+^3$ Estabilidad de los puntos $E_0$ , $E_1$ , $E_2$ , $E_3$ y $E_4$

Para analizar al sistema (4.3), como  $\overline{R}_{+}^{3}$  es un conjunto invariante, entonces por la proposición (1.5.1), (ver Sección (1.5), Capítulo 1), el campo vectorial de (4.3) es esencialmente no negativo. La matriz jacobiana resultante es

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} r - 2rx^* - hy^* & -hx^* & 0\\ cy^* & -d + cx^* + \frac{vm_2z^*}{(v+y^*)^2} & \frac{m_2y^*}{v+y^*}\\ m_4z^* & \frac{vm_3z^*}{(v+y^*)^2} & 1 + m_4x^* + \frac{m_3y^*}{v+y^*} - 2z^* \end{pmatrix}. \quad (4.4)$$

Luego, por el teorema (1.5.1) (ver Sección (1.5), Capítulo 1), a continuación se obtendrán las estabilidades de los puntos críticos para el sistema dinámico no lineal (4.3).

Para el primer equilibrio  $E_0$ , se tiene que:

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r & 0 & 0 \\ 0 & -d & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \tag{4.5}$$

tiene los eigenvalores r, -d y 1, por lo tanto,  $E_0$  es inestable. El segundo punto de equilibrio  $E_1$  en (4.4):

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -r & -h & 0\\ 0 & -d+c & 0\\ 0 & 0 & 1+m_4 \end{pmatrix}, \tag{4.6}$$

tiene el polinomio característico:  $p(\lambda) = (-r - \lambda)(-d + c - \lambda)(1 + m_4 - \lambda)$ . El punto  $E_1$  es inestable, porque tiene a  $\lambda_1 = -r$ ,  $\lambda_2 = c - d$  y  $\lambda_3 = 1 + m_4$  como eigenvalores.

Para el tercer punto crítico  $E_2$ , se tiene que:

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -r & 0 & 0\\ 0 & -d + \frac{m_2}{v} & 0\\ m_4 & \frac{m_3}{v} & -1 \end{pmatrix}, \tag{4.7}$$

donde  $p(\lambda) = (-r - \lambda)(-d + \frac{m_2}{v} - \lambda)(-1 - \lambda)$ , el punto  $E_2$  es inestable, si  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v} > d$  y localmente asintóticamente estable si  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v} < d$ .

Si c > d, entonces  $E_3$  se sabe que existe y se tiene que:

$$J(E_3) = \begin{pmatrix} -\frac{dr}{c} & -\frac{hd}{c} & 0\\ \frac{(c-d)r}{h} & 0 & \frac{m_2(c-d)r}{vch+(c-d)r}\\ m_4 & \frac{m_3}{v} & -1 \end{pmatrix}, \tag{4.8}$$

con polinomio característico para  $E_3$  dado por:  $p(\lambda) = (1 + \frac{m_4 d}{c} + \frac{m_2 r(c-d)}{vch + (c-p)r} - \lambda)q(\lambda)$ , donde  $q(\lambda) = \lambda^2 + \frac{dr}{c}\lambda + \frac{dr}{c}(c-d)$  es localmente asintóticamente estable.

Luego, para la estabilidad alrededor de  $E_4$ , primero se define:

$$\hat{d} := c + \frac{m_2}{v} (1 + m_4), \tag{4.9}$$

У

$$J(E_4) = \begin{pmatrix} -r & -h & 0\\ 0 & -d + c + \frac{m_2}{v}(1 + m_4) & 0\\ m_4(1 + m_4) & \frac{m_3}{v}(1 + m_4) & -1 - m_4 \end{pmatrix}, \tag{4.10}$$

 $p(\lambda) = (-1 - m_4 - \lambda)(-r - \lambda)(-d + c + \frac{m_2}{v}(1 + m_4) - \lambda)$  el cual es localmente asintóticamente estable, si y sólo si  $\hat{d} < d$ , en otro caso, es inestable. Del análisis realizado anteriormente se tiene lo siguiente:

**Teorema 4.1** Los puntos críticos  $E_0$ ,  $E_1$ ,  $E_2$ ,  $E_3$  y  $E_4$  satisfacen lo siguiente:

- a)  $E_0$  y  $E_1$  son inestables.
- b)  $E_2$  es inestable si  $\tilde{d} > d$  con  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v}$ , de lo contrario es localmente asintóticamente estable.
- c) Si c > d, el punto crítico  $E_3$  existe y es localmente asintóticamente estable.
- d) Si  $\hat{d} < d$  con  $\hat{d} := c + \frac{m_2}{v}(1 + m_4)$ , entonces  $E_4$  es localmente asintóticamente estable, en caso contrario,  $E_4$  es inestable.

Si la condiciones  $\tilde{d} < d$  y  $\hat{d}$  se cumplen, se tendrán dos puntos críticos de equilibrio estables localmente:  $E_2$  y  $E_4$ . Para el caso de  $E_2$  se tiene únicamente la presencia de las aves, que tienen un crecimiento logístico porque no necesita del muérdago para sobrevivir. Mientras que,  $E_4$  es la coexistencia entre los árboles sanos y las aves.

### Estabilidad de los puntos $E_5$ y $E_6$

Se obtendrán las condiciones para las cuales  $E_5$  y  $E_6$  existen. Primero, se igualan a cero las dos últimas ecuaciones de (4.3):

$$z = \frac{d(v+y)}{m_2} = \xi(v+y) \quad \text{con } \xi = dm_2^{-1}, \tag{4.11}$$

У

$$z = \frac{m_3 y}{v + y} + 1. (4.12)$$

Igualando (4.11) y (4.12), se obtiene que:

$$\xi(v+y) = \frac{m_3 y}{v+y} + 1. \tag{4.13}$$

Se define s = v + y, entonces se tiene:

$$\xi s^2 - (m_3 + 1)s + m_3 v = 0. (4.14)$$

Luego, el discriminante del polinomio cuadrático es:

$$\Delta := (m_3 + 1)^2 - 4\xi m_3 v \ge 0,$$

el cual debe ser mayor o igual a cero, si se toma a d como parámetro de bifurcación se tiene que:

$$d \le \frac{m_2(m_3+1)^2}{4m_3v} := d^*. \tag{4.15}$$

Si se cumple (4.15) se tienen dos raíces reales. Se denotan sus soluciones de (4.14) como:

$$s_{\pm} = \frac{m_3 + 1 \pm \sqrt{\Delta}}{2\xi},\tag{4.16}$$

Si d satisface (4.15), el modelo tiene dos puntos críticos  $E_5 = (0, y_+, z_+)$  y  $E_6 = (0, y_-, z_-)$ , con  $y_{\pm} = s_{\pm} - v$  y  $z_{\pm} = \frac{m_3 y_{\pm}}{v + y_{\pm} + 1}$ , pero estos dos puntos críticos no son positivos necesariamente. Note que (4.13) puede ser escrito como:

$$d = \frac{m_3 y}{(v+y)^2 m_2^{-1}} + \frac{1}{(v+y)m_2^{-1}}$$

$$= \frac{m_3 y + v + y}{(v+y)^2 m_2^{-1}}$$

$$= \frac{m_2 (m_3 y + y + v)}{(v+y)^2}$$

$$= : h_1(y)$$
(4.17)

Así que se obtienen dos valores para d:

$$d^* = \frac{m_2(m_3+1)^2}{4m_3v}$$
 y  $h_1(0) = \frac{m_2}{v} := \tilde{d}$ .

Además,  $h'_1(0) = \frac{m_2(m_3-1)}{v^2} > 0$ , si  $m_3$  y  $h_1(y)$  tiene al menos un punto crítico en  $\widehat{y} = \frac{v(m_3-1)}{m_3+1}$ , si  $m_3 > 1$ .

Por lo tanto se tiene:

$$y_{\pm} = \frac{m_3 + 1 \pm \sqrt{(m_3 + 1)^2 - 4\xi m_3 v}}{2\xi} - v,$$
  $z_{\pm} = \frac{m_3 y_{\pm}}{v + y_{\pm}} + 1.$ 

De lo anterior se tiene la siguiente afirmación:

**Afirmación 4.1.2** Para  $0 \le m_3 \le 1$  y  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v}$ . Se tienen los dos casos siguientes:

- 1. Si  $d > \tilde{d}$  no hay puntos críticos positivos.
- 2. Si  $d \in (0, \tilde{d}]$  hay un único punto crítico dado por  $E_5 = (0, y_+, z_+)$ .

Para  $m_3 > 1$ ,  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v}$  y  $d^* = \frac{m_2(m_3+1)^2}{4m_3v}$ . Se tienen los tres casos siguientes:

- 1. Si  $d > d^*$  no hay puntos críticos de la forma  $E_{5,6} = (0, y_{\pm}, z_{\pm})$ .
- 2. Si  $d \in (\tilde{d}, d^*)$  hay dos puntos críticos  $E_{5,6} = (0, y_{\pm}, z_{\pm})$ .
- 3. Si  $d \in (0, \tilde{d}]$  hay un punto crítico  $E_5 = (0, y_+, z_+)$ .

### Análisis de estabilidad de $E_+$

La matriz jacobiana en  $E_{5,6}$  es:

$$J(E_{5,6}) = J(0, y_{\pm}, z_{\pm}) = \begin{pmatrix} r - hy_{\pm} & 0 & 0\\ cy_{\pm} & -d + \frac{km_2 z_{\pm}}{(v + y_{\pm})^2} & \frac{m_2 y_{\pm}}{v + y_{\pm}}\\ m_4 z_{\pm} & \frac{v m_3 z_{\pm}}{(v + y_{\pm})^2} & 1 + \frac{m_3 y_{\pm}}{v + y_{\pm}} - 2z_{\pm} \end{pmatrix}, \quad (4.18)$$

De (4.11) y (4.12), la matriz (4.18) se puede reescribir como:

$$J(E_{5,6}) = \begin{pmatrix} a_{11} & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}, \tag{4.19}$$

con  $a_{11} = r - hy_{\pm}$ ,  $a_{21} = cy_{\pm}$ ,  $a_{22} = \frac{-dy_{\pm}}{v + y_{\pm}}$ ,  $a_{23} = \frac{m_2 y_{\pm}}{v + y_{\pm}}$ ,  $a_{31} = m_4 z_{\pm}$ ,  $a_{32} = \frac{v m_3 z_{\pm}}{(v + y_{\pm})^2}$  y  $a_{33} = -z_{\pm}$ .

La matriz (4.19) tiene el polinomio característico  $p(\lambda) = (a_{11} - \lambda)q(\lambda)$  donde  $q(\lambda) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{33})\lambda + a_{22}a_{33} - a_{32}a_{23}$ . Así que  $E_5$  es LAE (localmente asintóticamente estable) si se cumplen las siguientes condiciones:  $T = a_{22} + a_{33} < 0$ ,  $D = a_{22}a_{33} - a_{32}a_{23}$  y  $a_{11} < 0$ . Es claro que T < 0.

Para determinar el signo de  $a_{11}$ , se considera  $a_{11} = a_{11}(y_{\pm})$  como función de  $y_{\pm}$ . Nótese que,  $a_{11}(0) = r > 0$  y que  $a_{11}(y_{\pm}) = 0$  en  $y_{\pm} = \frac{r}{h}$ . Además,  $y'_{\pm}(d) = -\left(v + \frac{m_3 v}{d\sqrt{\Delta}} + \frac{m_2(1+m_3+\sqrt{\Delta})}{2d^2}\right) < 0$ ,  $y_{\pm}(d) = \frac{r}{h}$  en  $\bar{d} := \frac{hm_2(hv+r+m_3r)}{h^2v^2+2hvr+r^2}$  y  $y_{\pm}(d) = 0$  en  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v}$ .

De lo anterior, se concluye que: si  $\bar{d} > d$ , entonces  $a_{11}(y_{\pm}) > 0$ , mientras que, si  $\bar{d} < d$ , entonces  $a_{11}(y_{\pm}) < 0$ .

Por otro lado, para determinar las condiciones para D > 0, es de forma similar a la sección 2.3. Por lo tanto se ha probado el siguiente teorema:

**Teorema 4.1.1** Sean  $\tilde{d} = \frac{m_2}{v}$ ,  $d^* = \frac{m_2(m_3+1)^2}{4m_3v}$  y  $\bar{d} = \frac{hm_2(hv+r+m_3r)}{h^2v^2+2hvr+r^2}$ . Los puntos críticos  $E_5$  y  $E_6$ , cumplen lo siguiente:

- 1. Si  $0 \le m_3 \ge 1$ ,  $d \in (0, \tilde{d})$  y  $\bar{d} < d$ , entonces  $E_5$  localmente asintóticamente estable (LAE).
- 2. Si  $m_3 > 1$ ,  $d \in (\tilde{d}, d^*)$  y  $\tilde{d} < d$ , entonces  $E_5$  es localmente asintóticamente estable y  $E_6$  es inestable, mientras que si  $d \in (0, \tilde{d})$ , entonces el único punto crítico  $E_5$  es LAE.

Cuando se cumplen las condiciones del teorema anterior, se tiene la presencia del punto crítico  $E_5$  que es localmente estable, lo que significa que no hay árboles sanos, pero si hay muérdagos y pájaros que coexisten en forma de un punto de equilibrio.

# 4.2 Existencia de puntos críticos y un ciclo límite en el interior de $\overline{R}^3_+$

Aunque se puede realizar un análisis de estabilidad local de los equilibrios de este modelo, el comportamiento importante e interesante está lejos de estudiar puntos críticos, por lo general, las soluciones numéricas son la única forma de estudiar los aspectos ecológicamente importantes del modelo. Es muy difícil obtener una expresión analítica para el equilibrio interior  $E^*$ , debido a la alta no linealidad de las ecuaciones. Sin embargo, se han derivado ecuaciones que permiten dar condiciones para  $E^*$ .

Se iguala el lado derecho de (4.3) a cero y se elimina la variable  $x^*$  obteniendo las siguientes ecuaciones para  $y^*$ :

$$g_1(y) := z = m_2^{-1} \left(\frac{ch}{r}y + d - c\right)(v + y),$$
 (4.20)

У

$$g_2(y) := z = \frac{m_3 y}{v + y} - \frac{m_4 h y}{r} + m_4 + 1.$$
 (4.21)

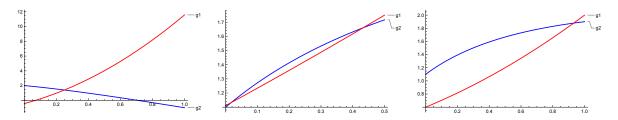
Se definen las curvas en el plano (y, z), y las intersecciones de las curvas en el equilibrio interior. Se realizan los cálculos necesarios y se obtiene que  $g_1(y)$  cumple que:

- a) Sus intersecciones con y son:  $y_{g1}^1 = -v$  y  $y_{g1}^2 = \frac{r(c-d)}{ch}$ .
- b)  $g_1(0) = \frac{v}{m_2}(d-c)$ .
- c) Se tiene un punto crítico  $\bar{y} = \frac{r(c-d) chv}{2ch}$ , que es un mínimo.

Mientras que  $g_2$  cumple:

- d)  $g_2$  tiene al menos dos raíces  $y_{g2}^1$  y  $y_{g2}^2$ , donde  $y_{g2}^2 \in \mathbb{R}^2_+$ .
- e)  $g_2(0) = m_4 + 1$ .
- f) Tiene dos puntos críticos  $\bar{y}_1$  y  $\bar{y}_2$ , donde  $\bar{y}_2 \in \mathbb{R}^2_+$ .

En la Tabla 4.1, se muestran las intersecciones de  $g_1$  y  $g_2$  para los equilibrios interiores.



**Tabla 4.1.** Gráfica de  $g_1$  y  $g_2$  en rojo y azúl, respectivamente.

De lo anterior se tiene la siguiente afirmación:

Afirmación 4.2.1 Para  $g_1$ ,  $g_2$  y  $\hat{d}$ , se tienen 4 casos:

- 1. Si c>d y  $y_{g1}^2< y_{g2}^2$ , entonces existe un punto crítico en el primer octante  $E_8$ .
- 2. Si c > d y  $y_{g1}^2 > y_{g2}^2$ , no existen intersecciones en el interior del primer octante.
- 3. Si c < d y  $g_2(0) > g_1(0)$ , es decir,  $\hat{d} < d$ , se tienen dos puntos críticos en el interior del primer octante  $E_7$  y  $E_8$ .
- 4. Si c < d y  $g_2(0) < g_1(0)$ , es decir,  $\hat{d} > d$  existe una intersección en el interior del primer cuadrante.

#### Simulaciones numéricas

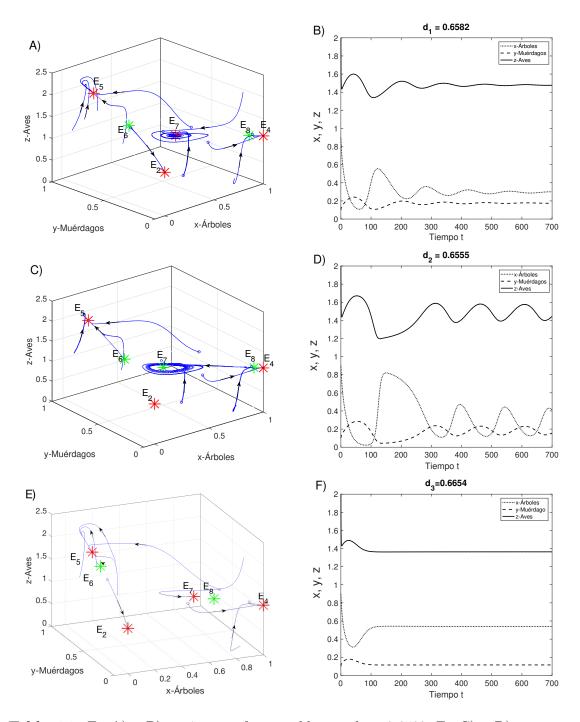
Muchos sistemas biológicos tienen la capacidad de operar en dos modos distintos, de una manera estable. En fenómenos ecológicos se observa que algunos modelos presentan simultáneamente para un determinado parámetro dos o más atractores, a este fenómeno se le llama biestabilidad o multiestabilidad [97, 61, 40, 73]. Siempre que sea posible, se proporcionan condiciones sobre los parámetros del modelo que dan lugar a una dinámica particular [56]. Los cambios en los parámetros pueden alterar la ubicación de un solo punto de equilibrio, o pueden resultar en su desestabilización, permitiendo que la comunidad llegue a un punto de equilibrio alternativo, localmente estable, que puede o no haber existido antes del cambio del parámetro [15].

En esta sección, se muestran bifurcaciones a través de simulaciones numéricas. Se fija el valor de todos los parámetros con excepción de d. Esto es, se elige a d (tasa

de mortalidad del muérdago) para que sea el parámetro de bifurcación, se examina la existencia y estabilidad de los puntos críticos en el ineterior de  $\overline{\mathbb{R}}^3_+$  al cambiar d.

A través de simulaciones numéricas y con el valor de los parámetros dado por:  $r=0.25, h=1, c=0.1, m_2=0.5, v=1, m_3=3$  y  $m_4=0.1$ , los cuales se toman con el único fin de mostrar los diferentes casos que a continuación se muestran de multiestabilidad. De los parámetros anteriores, se obtienen los valores críticos para d que se obtuvieron en la sección anterior, los cuales para estos parámetros son:  $\tilde{d}=0.5, d^*=0.666667, \bar{d}=0.64$  y  $\hat{d}=0.65$ . Por el teorema (4.1) inciso B) y D) se tiene que los puntos críticos  $E_2$  y  $E_4$  son estables si  $\tilde{d}< d$  y  $\hat{d}< d$ . Más aún, por el teorema (4.1.1) inciso 2), se tiene que  $E_5$  y  $E_6$  existen, con  $E_5$  un nodo estable y  $E_6$  inestable. Por lo tanto, se tienen tres atractores puntuales:  $E_2$ ,  $E_4$  y  $E_5$  para  $d \in (\hat{d}, d^*)$ .

Por lo que, para obtener el mayor número de puntos críticos se va a variar d entre  $\widehat{d}$  y  $d^*$ , de esta manera se examina de forma numérica la posibilidad de encontrar atractores en el interior de  $\overline{\mathbb{R}}^3_+$ . De este análisis, se obtuvo que cuando  $\widehat{d} < d < d_H \approx 0.6560196$  se tienen dos puntos críticos  $E_7$  y  $E_8$ , donde  $E_7$  es un punto foco-silla del que emerge un ciclo límite y  $E_8$  es un punto de silla, esto significa, que las tres especies coexisten en forma de un ciclo límite. (Ver Tabla 4.2, parte A) y B)). Luego, cuando  $d_H < d < d_c$ , el punto crítico  $E_7$  da lugar a un foco estable, ahora las tres especies conviven en forma de un equilibrio localmente asintóticamente estable. (Ver Tabla 4.2, parte C) y D)). Luego, para  $0.6648 \approx d_c < d < d_{LP} \approx 0.66579069$ , el punto crítico  $E_7$  cambia de ser un foco estable a un nodo estable. (Ver Tabla 4.2, parte E) y F)). Finalmente, cuando  $d_{LP} < d < d^*$  no existen puntos críticos en el interior del primer octante. Por lo tanto, cuando la tasa de mortalidad de muérdago es más grande, no hay forma de que las especies coexistan, al menos una de las especies se extinguirá. El número de puntos de equilibrio interior y el análisis lineal se resume en la Tabla 4.3.



**Tabla 4.2.** En A) y B) se tiene un foco estable con  $d_1 = 0.6582$ . En C) y D) se genera un ciclo límite con  $d_2 = 0.6555$ . Por último, para E) y F) se tiene un nodo estable con  $d_3 = 0.6654$ . En B), D) y F) se muestran las gráficas de tiempo que muestran el cambio que sufre  $E_7$  cuando  $d \in (\widehat{d}, d_{LP})$ . Los puntos críticos estables se muestran con asteríscos rojos y los inestables con asteríscos verdes.

d	$E_7$ : $\lambda_1$ , $\lambda_2$ y $\lambda_3$	$E_8$ : $\lambda_1$ , $\lambda_2$ y $\lambda_3$	Tipo	
$d \in (\widehat{d}, d_H)$	$\lambda_1$ real negativo, $\lambda_2$ , $\lambda_3$ complejos con parte real positivo	$\lambda_1, \lambda_2$ reales negativos, $\lambda_3$ real positivo	$E_7$ silla-foco, $E_8$ silla	
$d \in (d_H, d_c)$	$\lambda_1$ real negativo, $\lambda_2$ , $\lambda_3$ complejos con parte real negativa	$\lambda_1,  \lambda_2  \text{reales}$ negativos, $\lambda_3  \text{real}$ positivo	$E_7$ foco estable, $E_8$ silla	
$d \in (d_c, d_{LP})$	$\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ reales negativos	$\lambda_1, \lambda_2$ reales negativos, $\lambda_3$ real positivo	$E_7$ nodo estable, $E_8$ silla	
$d \in (d_{LP}, d^*)$	No existen $E_7$ y $E_8$ .			

**Tabla 4.3.** Análisis lineal de los puntos de equilibrio en el interior de  $\overline{R}^3_+$  cuando  $d \in (\widehat{d}, d^*)$ .

De la naturaleza y cambios de estabilidades como se puede ver en la Tabla (4.3), se sugiere que este cambio se debe a una bifurcación silla-nodo (dos puntos de equilibrio, uno estable y el otro inestable, luego desaparecen) puede ocurrir. Haciendo uso del paquete MATCONT para MATLAB, se obtiene que para  $d_{LP}\approx 0.66579069$  ocurre una bifurcació silla-nodo en  $(x,y,z)\approx (0.6078,0.098,1.328)$  con eigenvalores:  $\lambda_1=-1.43,\,\lambda_2=-0.097$  y  $\lambda_3=0$ .

## Bifurcación de Andronov-Hopf

De las simulaciones anteriores, se puede congeturar que el cambio de estabilidad de un foco estable a un ciclo límite es por la presencia de una bifurcación de Andronov-Hopf, en la cual un ciclo límite estable aparece y el punto crítico  $E_7$  pierde su estabilidad. Se mostrará que el sistema cumple con las condiciones de la bifurcación de Andronov-Hopf.

El valor crítico cuando se tienen valores complejos con parte real cero es  $d_H = 0.65602$  y el punto de equilibrio correspondiente es  $E_7 = (x^*, y^*, z^*) = (0.249, 0.187, 1.498)$  que tiene valores propios  $\lambda_1 = -1.66085$  y  $\lambda_{2,3} = \pm 0.0464514i$  siendo  $\lambda_{2,3}$  complejos con parte real cero.

Dada la complejidad de las funciones involucradas, se obtuvieron numéricamente algunos valores de la parte real de los valores propios en una pequeña vecindad de  $d_H$ . Se utilizó el método de mínimos cuadrados para obtener una aproximación

de la función de la parte real de los valores propios. De esta forma, se tiene que  $Re(\lambda(d)) = -3.3881d + 2.2061$  y  $(Re\lambda(d_H))' \neq 0$ , por lo tanto, se cumple la condición de transversalidad. (Ver Figura 4.2). Esto quiere decir que el par de eigenvalores complejos conjugados cruzan el eje imaginario con velocidad diferente de cero [39].

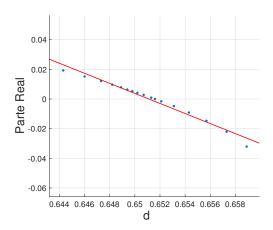


Figura 4.2. Ajuste e la parte real de los valores propios

Para calcular al primer valor de Lyapunov  $L_1$  en el caso de dimensión  $n \geq 3$ , primero se debe derivar el sistema (4.3) sobre la variedad central con una precisión de hasta términos de tercer orden. En los casos en que  $L_1$  desaparece, el cálculo del segundo valor de Lyapunov  $L_2$  requiere la reconstrucción de la variedad central con una precisión hasta los siguientes términos subsiguientes de orden impar, es decir, de quinto orden, etc. [96]. Para calcular  $L_1$  se realiza un cambio de coordenadas para trasladar el origen al punto crítico  $E_7 = (x^*, y^*, z^*)$  por la transformación  $n_1 = x - x^*$ ,  $n_2 = y - y^*$ ,  $n_3 = z - z^*$  obtiener el sistema en desviaciones no lineal.

En términos de las nuevas variables, las ecuaciones dinámicas (4.3) se pueden escribir en forma de matriz como:

$$\dot{N} = AN + G(N) \equiv f(N) \tag{4.22}$$

donde AN es la parte lineal del sistema y G(N) es una función vectorial suave cuyos elementos tienen desarrollos de Taylor en N,

$$N = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} r - 2rx^* - hy^* & -hx^* & 0 \\ cy^* & -d + cx^* + \frac{vm_2z^*}{(v+y^*)^2} & \frac{m_2y^*}{v+y^*} \\ m_4z^* & \frac{vm_3z^*}{(v+y^*)^2} & 1 + m_4x^* + \frac{m_3y^*}{v+y^*} - 2z^* \end{pmatrix}$$

у

$$G(N) = \begin{pmatrix} -rn_1^2 - hn_1n_2 \\ cn_2n_1 + \left(\frac{m_2y^*z^*}{(v+y^*)^3} - \frac{m_2z^*}{(v+y^*)^2}\right)n_2^2 + \left(\frac{m_2}{(v+y^*)} - \frac{m_2y^*}{(v+y^*)^2}\right)n_2n_3 \\ m_4n_3n_1 + \left(\frac{m_2y^*z^*}{(v+y_0)^3} - \frac{m_2z^*}{(v+y^*)^2}\right)n_2^2 + \left(\frac{m_3}{v+y_*} - \frac{m_3y^*}{(v+y^*)^2}\right)n_3n_2 - n_3^2 \end{pmatrix}.$$

A continuación, por medio del teorema de la bifurcación de Andronov-Hopf y el teorema de la variedad central que permite reducir significativamente la dimensión del problema; es decir, en lugar de estudiar el sistema 3 dimensional original, sólo se necesita explorar las propiedades del sistema 2-dimensional [96].

**Teorema 4.2.1** Sea  $f \in C^r(E)$ , donde  $E \subset \mathbb{R}^3$  que contiene al origen  $y \ r \ge 1$ . Se supone que  $f(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$  y que  $Df(\mathbf{0})$  tiene dos eigenvalores con parte real cero y un eigenvalor con parte real negativa. El sistema (4.24), entonces puede ser escrito como un sistema en desviaciones no lineal especial con parte lineal de Jordan:

$$\dot{x}_1 = -\omega x_2 + F_1(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_2 = \omega x_1 + F_2(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_3 = -1.66085x_3 + F_3(x_1, x_2, x_3),$$
(4.23)

con  $\omega = 0.04645$  donde las  $F_i$ , i = 1, 2, 3 se definen como:

$$F_1(x_1, x_2, x_3) = -0.00003x_1^2 - 0.155x_1x_2 - 0.00018x_2^2 + 0.057x_1x_3 - 0.0024x_2x_3 - 0.0096x_3^2,$$

$$F_2(x_1, x_2, x_3) = -0.0623x_1^2 - 0.2088x_1x_2 + 0.037x_2^2 - 0.2744x_1x_3 + 0.2261x_2x_3 - 0.4503x_3^2,$$

$$F_3(x_1, x_2, x_3) = -0.0031x_1^2 + 0.037x_1x_2 - 0.01897x_2^2 + 0.5188x_1x_3 - 0.4069x_2x_3 - 0.968x_3^2,$$

 $y F_1(\mathbf{0}) = F_2(\mathbf{0}) = F_3(\mathbf{0}) = \mathbf{0}, DF_1(\mathbf{0}) = DF_2(\mathbf{0}) = DF_3(\mathbf{0}) = \mathbf{0}; m\'{a}s a\'{u}n,$  existe una función  $\psi \in C^r$  en una vecindad V del punto crítico  $\mathbf{0}$  con  $\psi(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$  y  $D\psi(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$  que define a la variedad central invariante en una vecindad del centro en  $\mathbb{R}^3$ :

$$W^{c}(\mathbf{0}) = \left\{ (x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} \mid x_3 = \psi(x_1, x_2) = 1/2(-0.00523x_1^2 + 0.0456x_1x_2 - 0.0216x_2^2) \right\}.$$

Además, se define el sistema dinámico de orden dos sobre la variedad central  $W^c$ :

$$\dot{x}_1 = -\omega x_2 + \tilde{F}_1(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)), 
\dot{x}_2 = \omega x_1 + \tilde{F}_2(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)),$$
(4.24)

donde

$$\tilde{F}_1(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)) = -0.00003x_1^2 - 0.155x_1x_2 - 0.00018x_2^2 + (0.057x_1 - 0.0024x_2 - 0.0096x_3)\psi(x_1, x_2) + O(x^4)$$

y

$$\tilde{F}_2(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)) = 0.0623x_1^2 - 0.2088x_1x_2 + 0.037x_2^2 - (0.2744x_1 + 0.2261x_2 - 0.4503x_3)\psi(x_1, x_2 + O(x^4),$$

para todo  $(x_1, x_2) \in \mathbb{R}^2$ .

Por último, el sistema (4.24) tiene su coeficiente de Lyapunov  $L_1$  negativo, por lo que la bifucación de Andronov-Hopf es supercrítica.

**Demostración 4.2.1** La esencia de la prueba es la reducción del problema del sistema en dos dimensiones por una aplicación del teorema de la variedad central.

La matriz jacobiana del sistema (4.24) en  $\mathbf{0}$  tiene un eigenvalor real  $\lambda_1 = -1.66085$  y un par de raíces imaginarias conjugadas  $\lambda_{2,3} = \pm \omega i$ . Los eigenvectores correspondientes son  $s^1 = col[-0.007882; -0.050414; 0.998697]$  y  $s^2 = col[0.833453; -0.208369; -0.369784] + icol[0; 0.154925; 0.318115]$ , respectivamente. Introduciendo  $s^1$  y las partes reales e imaginarias de  $s^2$  como una nueva base, se considera la transformación de coordenas siguiente:  $col[n_1, n_2, n_3] = Tcol[x_1, x_2, x_3]$ , donde la matriz de transformación de coordenadas es:

$$T = \begin{pmatrix} 0.833453 & 0 & -0.007882 \\ -0.208369 & 0.154925 & -0.050414 \\ -0.369784 & 0.318115 & 0.998697 \end{pmatrix}.$$

En las nuevas coordenadas, se tiene el nuevo sistema no lineal especial con parte lineal de Jordan:

$$\dot{x}_1 = -\omega x_2 + F_1(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_2 = \omega x_1 + F_2(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_3 = -1.66085x_3 + F_3(x_1, x_2, x_3).$$
(4.25)

Donde:

Ahora por el teorema de la variedad central existe una vecindad V del estado de equilibrio  $\mathbf{0}$  y una función  $\psi \in C^r$  que define la variedad central local invariante  $W^c$ . Para determinar la variedad,  $W^c$  que se caracteriza por las condiciones de que es tangente al plano  $x_1$  y  $x_2$  en el origen (el eigenespacio correspondiente a los eigenvalores  $\pm i\omega$ ) y es localmente invariante con respecto al flujo del sistema (4.25).

#### Cálculo de la variedad central

Para calcular la variedad central del sistema (4.25) se propone la expresión [39].

$$\psi(x_1, x_2) = \frac{1}{2}(\psi_{11}x_1^2 + 2\psi_{12}x_1x_2 + \psi_{22}x_2^2) + O(x^3).$$

que cumple con las condiciones  $\psi(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$  y  $\psi'_{x_i}(0,0) = \mathbf{0}$ , (i = 1,2),  $\psi \in C^r$ , para un entero positivo fijo r que se supone no más grande que 3. Además,  $\psi'_{x_i}(x_1, x_2) = \psi_{i1}x_1 + \psi_{i2}x_2 + O(x^2)$ , con i = 1, 2. El cálculo de los coeficientes  $\psi_{11}$ ,  $\psi_{12}$  y  $\psi_{22}$  se obtiene a continuación.

Como la variedad central es invariante bajo el flujo del sistema, si  $(x_1(s), x_2(s), x_3(s))$  es solución de (4.25) cerca del origen con un valor sobre  $W^c$ , entonces permanece localmente en  $W^c$ , es decir,

$$x_3(s) \equiv \psi(x_1(s), x_2(s)).$$

Luego, de aplicar la regla de cadena se obtiene:

$$\dot{x}_3(s) - h'_{x_1}(x_1(s), x_2(s))\dot{x}_1(s) - \psi'_{x_2}(x_1(s), x_2(s))\dot{x}_2(s) \equiv 0.$$
 (4.26)

Sustituyendo (4.25) en (4.26) se obtiene:

$$-1.66085\psi(x_1, x_2) + F_3(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)) - (\psi_{11}x_1 + \psi_{12}x_2 + O(x^2))(-\omega x_2 + O(x^2)) - (\psi_{21}x_1 + \psi_{22}x_2 + O(x^2))(\omega x_1 + O(x^2)) \equiv 0.$$

Omitiendo los términos de orden tres,

- $-\quad 0.00328042x_1^2 0.830427\psi_{11}x_1^2 0.0464514\psi_{12}x_1^2$
- $+ \quad 0.0371023x_1x_2 + 0.0464514\psi_{11}x_1x_2 1.66085\psi_{12}x_1x_2$
- $\quad 0.0464514\psi_{22}x_1x_2 0.0189713x_2^2 + 0.0464514\psi_{12}x_2^2$
- $0.830427\psi_{22}x_2^2 \equiv 0.$

Igualando los coeficientes a cero,

$$\begin{array}{rcl} -0.830427452\psi_{11} - 0.046451371\psi_{12} &=& 0.0032804229, \\ 0.0464513\psi_{11} - 1.6608549\psi_{12} - 0.04645137\psi_{22} &=& -0.037102269, \\ 0.04645137175\psi_{12} - 0.83042745\psi_{22} &=& 0.01897126. \end{array}$$

Este sistema se resuelve únicamente para  $\psi_{ik}$ . Se obtiene:

$$\psi_{11} = -0.00522544,$$
 $\psi_{12} = 0.0227964,$ 
 $\psi_{22} = -0.02157$ 

Se obtiene la gráfica de la Figura 4.3, donde está representada la variedad obtenida que es tangente al subespacio central  $\epsilon^c$  en 0.

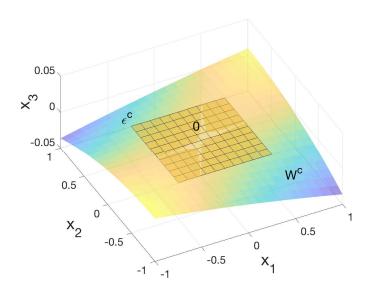


Figura 4.3. Variedad central  $W^c$ 

Por lo tanto, la dinámica en la variedad central está definido por el sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\dot{x}_1 = -\omega x_2 + \tilde{F}_1(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)), 
\dot{x}_2 = \omega x_1 + \tilde{F}_2(x_1, x_2, \psi(x_1, x_2)),$$
(4.27)

$$con \ \tilde{F}_1(\mathbf{0}) = \tilde{F}_2(\mathbf{0}) = \mathbf{0}, \ D\tilde{F}_1(\mathbf{0}) = D\tilde{F}_2(\mathbf{0}) = \mathbf{0} \ y$$

$$\tilde{F}_{1}(x_{1}, x_{2}, \psi(x_{1}, x_{2})) = -0.00002527309x_{1}^{2} - 0.15457412228x_{1}x_{2} - 0.00017941201x_{2}^{2} 
+ (0.057291309x_{1} - 0.002383544x_{2})\psi(x_{1}, x_{2}) + O(x^{4}), 
\tilde{F}_{2}(x_{1}, x_{2}, \psi(x_{1}, x_{2})) = -0.062264308689x_{1}^{2} - 0.20880733639x_{1}x_{2} + 0.037050299x_{2}^{2} 
- (0.274426116x_{1} + 0.226084094x_{2})\psi(x_{1}, x_{2}) + O(x^{4}).$$

### Cálculo de primer coeficiente de Lyapunov

La fórmula para el primer valor de Lyapunov, está expresada en términos de los coeficientes de un sistema de orden dos y la obtuvo por primera vez Bautin [96]. Para calcular  $L_1$  en el caso de más altas dimensiones, primero se debe derivar el sistema en la variedad central  $W^c$  con ayuda del sistema (4.27) y por medio de la fórmula que puede encontrarse en [96, 18]. Se obtiene que el primer coeficiente de Lyapunnov para el sistema (4.27) es:

$$L_1 = -0.01909523 < 0,$$

puesto que éste es negativo, como consecuencia del Teorema de Andronov-Hopf, cuando  $d \geq d_H$ , entonces todas las trayectorias tienden al estado de equilibrio estable. Mientras que, cuando  $d < d_H$  el estado de equilibrio es silla-foco, de este caso se genera un ciclo límite estable.

A continuación se hace uso de la teoría de Floquet que es una herramienta versátil para estudiar la ecología y la evolución de los sistemas periódicos. La teoría de Floquet define la aptitud en entornos periódicos, puede calcular criterios de invasión para especies competidoras y puede usarse para probar la estabilidad de soluciones con ciclos límite [63].

**Afirmación 4.2.2** El sistema (4.3) con parámetros r = 0.25, h = 1, c = 0.1,  $m_2 = 0.5$ , v = 1, d = 0.6555,  $m_3 = 3$ ,  $m_4 = 0.1$  y período de T = 152.8 (18.2 años) con solución periódica  $p^0(t) = (x^0(t), y^0(t), z^0(t))$  tiene su solución  $p^0$  asintóticamente orbitalmente estable.

**Demostración 4.2.2** Este resultado sólo se puede obtener numéricamente como la matriz de los puntos  $p^0(t_i) = (x^0(t_i), y^0(t_i), z^0(t_i))$ , i = 1, ..., 1000. Luego, se calcula el Jacobiano del sistema (4.3) y se sustituye el arreglo de puntos  $p^0(t_i)$ . La matriz Jacobiana A(t) se aproxima mediante splines cúbicos [91]. Se encuentra la

matriz fundamental normalizada de soluciones X(T) integrando el sistema  $\dot{X}(t) = A(t)X(t)$  con las condiciones iniciales  $X(0) = I_2$ , la cual está dada por:

$$X_f(T) = \begin{pmatrix} 0.960580659592522 & 0.001763157940090 & 0.079106864015214 \\ 4.934773534534425 & 0.375996369417395 & 1.258985415332113 \\ 0.195874313833619 & 0.014038136221521 & 0.047913466765547 \end{pmatrix}$$
(4.28)

La matriz de monodromía (4.28) tiene los módulos de los multiplicadores Floquet  $|\rho_1| = 1.001855002634805$ ,  $|\rho_2| = 0.382635493140657 < 1$  y  $|\rho_3| = 1.23 \cdot 10^{-16} < 1$ , debido a los errores numéricos podemos considerar que  $|\rho_1| = 1$ . Según el teorema de Demidovich y Andronov-Witt [32, 39], la solución periódica y<sup>0</sup>(t) del sistema (4.28) es asintóticamente estable orbitalmente. El algoritmo puede verse en el Apéndice (A.1).

Una forma alternativa de calcular exponentes y multiplicadores de Floquet es utilizar el software AUTO [34] o MATCONT [33]. Estos programas proporcionan entornos potentes para analizar el comportamiento de sistemas dinámicos no lineales. Además, los multiplicadores que se calcularon con el programa que se construyó coinciden con el programa MATCONT.

Por último, para  $d \in (\widehat{d}, d_h)$ , por ejemplo  $d_H = 0.6555$ . Para este caso especial se tienen cuatro atractores:  $E_2$ ,  $E_4$ ,  $E_5$  y un ciclo límite. Estos atractores están divididos por las separatrices de los puntos de silla  $E_6$  y  $E_8$ . Para obtener una aproximación lineal de las separatrices, se calcula el sistema en variaciones para  $E_6$ , dado por:

$$J(E_6) = \begin{pmatrix} -0.07 & 0 & 0\\ 0.0324 & -0.1605 & 0.1225\\ 0.1735 & 2.9665 & -1.7354 \end{pmatrix}, \tag{4.29}$$

donde  $\lambda_1 = -1.93979$  con  $v_{\lambda_1} = (0, 0.068, -0.997)^T$ ,  $\lambda_2 = -0.07475$  con  $v_{\lambda_2} = (0.8547, -0.29, -0.43)^T$  y  $\lambda_3 = 0.0438$  con  $v_{\lambda_3} = (0, -0.5143, -0.857)^T$ . Así que,  $\varepsilon^s = \{\alpha v_{\lambda_1} + \beta v_{\lambda_1} | \alpha, \beta \in \mathbb{R}\}$  es el plano en  $\mathbb{R}^3_+$  generado por  $v_{\lambda_1}$ ,  $v_{\lambda_1}$  en una vecindad de  $E_6$  y el espacio generado por  $v_{\lambda_3}$  es la recta:  $\varepsilon^u = \{\gamma v_{\lambda_3} | \gamma \in \mathbb{R}\}$ .

Mientras que, para  $E_8$  se tiene que:

$$J(E_8) = \begin{pmatrix} -0.234139 & -0.936555 & 0\\ 0.00158612 & -0.008764 & 0.007806\\ 0.11405 & 3.31548 & -1.1405 \end{pmatrix}, \tag{4.30}$$

donde  $\lambda_1 = -1.16365$  con  $v_{\lambda_1} = (0.0068, 0.0067, -0.99)^T$ ,  $\lambda_2 = -0.224313$  con  $v_{\lambda_2} = (-0.996, 0.0104, -0.086)^T$  y  $\lambda_3 = 0.0045$  con  $v_{\lambda_3} = (0.824, -0.21, -0.526)^T$ . De igual

manera que para  $E_6$  se construyen las aproximaciones de los espacios generados por los vectores propios correspondientes. Ver Figura 4.4.

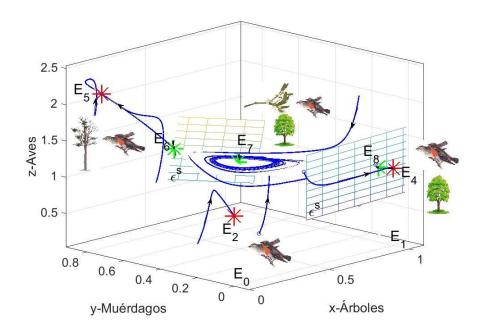


Figura 4.4. Plano de fase del sistema (4.3) con parámetros  $r=0.25,\ h=1,\ c=0.1,\ m_2=0.5,\ k=1,\ d=0.6555,\ m_3=3,\ m_4=0.1,\ generan un sistema multiestable. Se tiene la presencia de cuatro atractores: el punto de equilibrio <math>E_2$ , que es la supervivencia de las aves y esto debido a que no necesitan del muérdago para sobrevivir, pueden alimentarse de otros recursos, es decir, la relación entre estas dos especies es obligada para el muérdago y facultativa para las aves. Por otro lado, se tiene el punto crítico  $E_4$ , que es la extinción de los muérdagos y únicamente coexisten aves y árboles sanos. El punto crítico  $E_5$ , es la coexistencia de muérdagos y aves, esta situación es la menos favorable para los árboles. Y finalmente, el atractor periódico se genera en el interior del primer octante que es la coexistencia de las tres especies . Los cuatro atractores son separados por las separatrices de los puntos de silla  $E_6$  y  $E_8$ , dada la dificultad para construir estas separatrices se realizó una aproximación de estas por medio de los planos y rectas denotados por  $\varepsilon^s$  y  $\varepsilon^u$ . Los asteriscos rojos denotan los puntos críticos estables. Los asteriscos verdes denotan los puntos críticos inestables. En azul se ven las diferentes trayectorias del sistema con diferentes condiciones iniciales.

Por lo tanto, se ha construído un modelo simple, del que se examinó su comportamiento dinámico determinista. Se mostró que a pesar de su simplicidad, el modelo exhibe un comportamiento matemáticamente rico que incluye ciclos límite estables y sus bifurcaciones. Los ciclos y los sistemas con múltiples puntos críticos son muy comunes dentro de la ecología [51]. Aunque se puede realizar un análisis de estabilidad local de los equilibrios de este modelo, el comportamiento importante e interesante está lejos de estudiar puntos críticos, por lo general, las soluciones numéricas son la única forma de estudiar los aspectos ecológicamente importantes del modelo. En [80], se muestra que cuando existen interacciones con tres poblaciones mutualistas y antagonístas se tiene la presencia de un ciclo límite.

### 4.3 Problemas de transición

Se han formulado y resuelto diferentes problemas de transición en problemas aplicados y teóricos para sistemas de ecuaciones diferenciales biestables [97, 64, 6]. Es posible resolver problemas de transición con ayuda de un control o perturbación  $v_1$ , debido a que el sistema (4.3) es multiestable, como ya se mostró en la sección anterior. Cuando los parámetros toman los siguientes valores: r = 0.25, h = 1, c = 0.1,  $m_2 = 0.5$ , v = 1, d = 0.6555,  $m_3 = 3$ ,  $m_4 = 0.1$ , se hará un estudio de dos transiciones, primero del nodo  $E_4$  al atractor periódico por medio de una perturbación y segundo, del ciclo límite al nodo estable  $E_4$ .

## 4.3.1 Transición del nodo $E_4$ al ciclo límite por medio de una perturbación

Existen problemas ecológicos que involucran una relación entre las especies, para las cuales se ha probado que con una pequeña perturbación es posible llevar a una población de la extinción a su coexistencia [15]. Es por ello, que se pretende hacer una transición de la región de atracción del nodo estable  $E_4 = (1, 0, 1.1)$  (extinción del muérdago) a la región del atractor periódico (coexistencia de las tres especies). Para esto, se considera una perturbación  $v_1$ :

$$\begin{cases}
\dot{X} = r_x X \left( 1 - \frac{X}{K_x} \right) - bYX, \\
\dot{Y} = gbXY + \frac{\alpha a\sigma sYZ}{1 + ha\sigma sY} - pY + v_1(t), \\
\dot{Z} = r_z Z \left( 1 - \frac{Z}{K_z} \right) + \frac{ca\sigma sYZ}{1 + ha\sigma sY} + wXZ, \\
v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le \nu < 1\}.
\end{cases}$$
(4.31)

Al quitar dimensiones y con  $\alpha = a\sigma s/r_z$ , se obtiene que:

$$\begin{cases} \dot{x} = rx(1-x) - hxy, \\ \dot{y} = cxy + \frac{m_2yz}{v+y} - dy + \alpha v_1(t), \\ \dot{z} = z(1-z) + \frac{m_3yz}{v+y} + m_4xz, \\ v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le \nu < 1\}. \end{cases}$$
(4.32)

Si se reescriben las variables como  $x = y_1$ ,  $y = y_2$  y  $z = y_3$ , de forma vectorial (4.32) está dado por:

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y, v_1(t)) = \phi^0(y) + bv_1(t), \\ v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le \nu\}. \end{cases}$$
(4.33)

donde  $b = (0, 1, 0)^T$ ,  $\phi^0 \in C^1$ . Se estudia el sistema en desviaciones siguiente en una vecindad de  $E_4$ :

$$\begin{cases} \dot{x} = Ax + bv_1(t), \\ v_1(\cdot) \in V = \{v_1(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le \alpha \nu\}. \end{cases}$$

$$con: A = \frac{\partial \phi^0(E_4)}{\partial y} = \begin{pmatrix} -0.25 & -1 & 0 \\ 0 & -0.005 & 0 \\ 0.11 & 3.3 & -1.1 \end{pmatrix} y b = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

$$(4.34)$$

Luego, la solución completa de la ecuación (4.34) es:

$$x(t_1) = e^{At_1}x(0) + \int_0^{t_1} e^{A(t_1 - s)}bv_1(s)ds,$$
(4.35)

la matriz  $e^{tA}$  está dada por:

$$e^{tA} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & 0\\ 0 & F_5 & 0\\ F_7 & F_8 & F_9 \end{pmatrix},$$

donde:

$$F_{1} = e^{-t/4},$$

$$F_{2} = 4.08163e^{-t/4} - 4.0816e^{-t/200},$$

$$F_{5} = 0.999996e^{-t/200},$$

$$F_{7} = 0.129012e^{-t/4} - 0.128412e^{-11t/10},$$

$$F_{8} = -3.13188e^{-11t/10} + 0.528211e^{-t/4} + 2.60366e^{-t/200},$$

$$F_{9} = e^{-t/4}.$$

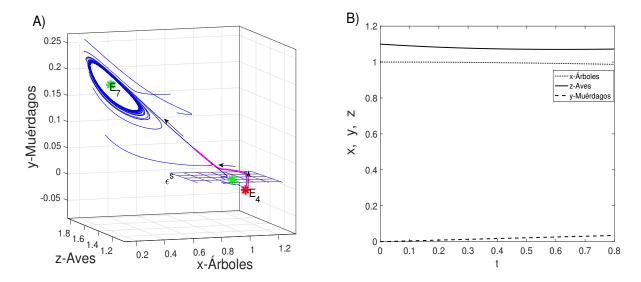
Si x(0) = 0, entonces se tiene que la peor perturbación en la coordenda  $x_2$  está dada por:

$$v_1^0(s) = sign(0.999996e^{-(t_1-s)/200}).$$
 (4.36)

Pero (4.36) es siempre positivo, por lo que si  $\alpha = 0.435$  y  $\nu = 0.1$ , se tiene que  $v_1^0 = 0.0435$ . Después, se integra el sistema no lineal (4.32) con la perturbación encontrada  $v_1^0$ , condiciones iniciales  $y^0 = E_4$  y  $t_1 = 0.8$ . Finalmente, se logra una transición, esto es, se alcanza a un punto  $\varphi_0$  que pertenece a la región de atracción del atractor periódico. Una vez alcanzado  $\varphi_0$ , la perturbación  $v_1^0$  se anula. Es decir,

$$v_1(\cdot) \in V = \{v(\cdot) \in KC | |v_1(t)| \le \nu < 1 \text{ para } t \in (0, t_1 < \infty), \ v_1 \equiv 0 \text{ para } t > t_1 \}.$$

Es importante notar que esta transición no sale del primer octante positivo (ver Tabla 4.4), esto es, para  $v_1^0$  y  $y(0) \ge 0$  implica que  $y(t) \ge 0$  para todo  $0 \le t \le t_1$ . En la Tabla (4.4, B), puede observarse como x, y y z son densidades no negativas, en especial la densidad del muérdago es creciente.



**Tabla 4.4.** A) La trayectoria verde se obtiene con el control  $v_1^0 = 0.0435$  con condiciones iniciales en  $E_4$ . B) Integración numérica del sistema (4.32) dependiente del tiempo.

### 4.3.2 Transición del ciclo límite al nodo $E_4$ por medio de un control

Konovalenko [64], demostró que es posible hacer una transición de un atractor periódico a un atractor puntual, pero para un sistema de ecuaciones diferenciales de orden dos. A continuación se desglosa un algoritmo para resolver el problema de transición del atractor periódico al atractor puntual  $E_4$ , pero de un sistema de

ecuaciones de orden tres (4.3).

## Paso 1. Obtención de la dinámica de un sistema de tercer orden a uno de segundo orden.

Para cualquier otro valor que pertenezca a una vecindad del parámetro de bifurcación d, es posible calcular el sistema restringido a la variedad central [96, 39, 67, 48]. Para  $d_H = 0.65602$  se obtuvieron eigenvalores con parte real cero, pero para una pequeña vecindad de  $d_H$  si se toma a d como d = 0.6555, se obtienen valores propios complejos de la forma  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\omega$ , que tienen parte real positiva. Esto permite estudiar el sistema original de terecer orden, a solo explorar las propiedades del sistema 2-dimensional que es más fácil de estudiar que en dimensión tres.

Primero, se procede a transladar el origen al punto crítico  $E_7 = (x^*, y^*, z^*)$  por la traslación  $x = q_1 - x^*$ ,  $y = q_2 - y^*$  y  $z = q_3 - z^*$ . Después se escribe en la forma  $\dot{q} = J(0)q + R(q;0)$  donde J es la matriz jacobiana evaluada en el punto  $\mathbf{0}$  y R es una función vectorial suave cuyas componentes tienen desarrollos de Taylor de segundo grado en q. Se hace el cambio de variables q = Tx.

Los eigenvectores correpondientes a los valores  $\lambda_1 = -1.667$  y  $\lambda_{2,3} = 0.0123 \pm 0.04629i$  son  $s^1 = col[-0.00759117, -0.0508458, 0.998678]$  y  $s^1 = col[0.826874, -0.210931, -0.373886] + col[0, -0.159629, -0.326366]i$ , respectivamente. Así, introduciendo  $s^1$  y la parte real e imaginaria de  $s^2$  como una nueva base, se realiza el cambio de variables  $col[q_1, q_2, q_3] = Tcol[x_1, x_2, x_3]$ , donde la matriz de transformación de coordenadas es:

$$T = \begin{pmatrix} 0.826874 & 0 & -0.00759117 \\ -0.210931 & -0.159629 & -0.0508458 \\ -0.373886 & -0.326366 & 0.998678 \end{pmatrix},$$

con T no degenerada que transforma al sistema no lineal  $\dot{q} = J(0)q + R(q;0)$  al sistema equivalente:

$$\dot{x} = Bx + Q(x),\tag{4.37}$$

donde  $B = T^{-1}J(0)T$ ,  $Q(x) = T^{-1}R(Tx)$ . Es decir,

$$\dot{x}_1 = 0.0012219x_1 + 0.0462986x_2 + F_1(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_2 = -0.0462986x_1 + 0.0012219x_2 + F_2(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_3 = -1.667x_3 + F_3(x_1, x_2, x_3).$$
(4.38)

La dinámica restringida a la variedad invariante  $W^c$  está dada por:

$$\dot{x}_1 = 0.0012219x_1 + 0.0462986x_2 + \bar{F}_1(x_1, x_2, x_3), 
\dot{x}_2 = -0.0462986x_1 + 0.0012219x_2 + \bar{F}_2(x_1, x_2, x_3), 
(4.39)$$

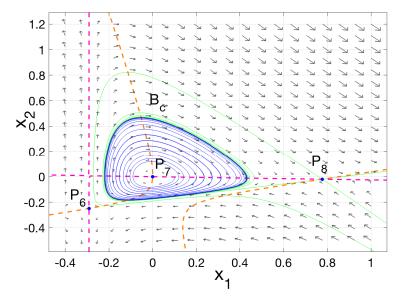
con:

$$\bar{F}_1(x_1, x_2) = 0.0041756x_1^2 + 0.159276x_1x_2 - 0.00018218x_2^2 + 0.028754x_1(-0.005225x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2) + 0.00118x_2(-0.005225x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2) - 0.00234278(-0.005225x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2)^2$$

V

$$\bar{F}_2(x_1, x_2) = 0.054885x_1^2 - 0.21169x_1x_2 - 0.03748177x_2^2 + 0.13322x_1(-0.0052x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2) + 0.112257x_2(-0.005225x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2) + 0.110002(-0.005225x_1^2 + 0.04559x_1x_2 - 0.02157x_2^2)^2,$$

donde las funciones  $\bar{F}_{1,2}$  son  $\mathbb{C}^r$  suaves en x y satisfacen  $\bar{F}_i(0,0) \equiv 0$ ,  $\bar{F}'_{i_{x_k}}(0,0) \equiv 0$   $(i=1,2,\,k=1,2)$ . La dinámica restringida a la variedad invariante  $W^c$  se muestra en la Figura 4.5.



**Figura 4.5.** Dinámica aproximada en la variedad central, dada por el sistema (4.39). Las líneas verdes son las separatrices de los puntos de silla  $P_6$  y  $P_8$ .

En la Figura 4.5 se puede notar la existencia de un ciclo límite que es generado por el foco inestable  $P_7$  y dos puntos críticos  $P_6$  y  $P_8$  que son de silla . Las líneas verdes corresponden a las separatrices de los puntos de silla  $P_6$  y  $P_8$ , que dividen a la región de atracción del ciclo límite. Estos puntos críticos corresponden a una aproximación de los puntos de silla  $E_6$  y  $E_8$ , lo cual se comprueba después de hacer la transformación  $col[q_1, q_2, q_3] = Tcol[x_1, x_2, x_3]$  con  $x_3 = \psi(x_1, x_2)$  y la traslación  $x = q_1 + x^*$ ,  $y = q_2 + y^*$  y  $z = q_3 + z^*$ .

### Paso 2. Construcción de un conjunto de accesibilidad del ciclo límite.

Por el método propuesto por Konovalenko [64], se construye un conjunto de accesibilidad del ciclo límite por medio de un control. Para ello, se considera el sistema no lineal (4.39), con una inclusión funcional:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = 0.0012219x_1 + 0.0462986x_2 + F_1(x_1, x_2) + u_1(t), \\ \dot{x}_2 = -0.0462986x_1 + 0.0012219x_2 + F_2(x_1, x_2), \\ u_1(\cdot) \in U = \{u_1(\cdot) \in KC | \delta \le u_1(t) \le 0\}. \end{cases}$$

$$(4.40)$$

La solución períodica  $P^0(t)=(x_1^0(t),x_2^0(t))$  se obtiene de la integración del sistema (4.39) con condiciones iniciales  $(x_1^0,x_2^0)=(0.0896,0.4137)$ , el período de oscilación es T=171 y  $\delta=0.029$ . El período de oscilación se calcula por medio del toolbox pplane8.

En una vecindad de la solución períodica  $P^0(t)$  se construye el sistema en variaciones. Luego, el sistema de coordenadas se moverá a lo largo del ciclo límite como sigue:

$$\dot{y} = A(t)y + bu_1(t), \tag{4.41}$$

$$b = (1,0)^T \ y \ A(t) = \frac{\partial f(P^0(t))}{\partial x} \ \text{con } A(t+T) = A(t).$$

Como se ha trabajado en capítulos y secciones anteriores, el ciclo límite  $P^0(t)$  se obtiene de integrar numéricamente al intervalo [0,T] del sistema no lineal (4.40) obteniendo la matriz de puntos  $P^0(t_i) = (x_1^0(t_i), x_2^0(t_i)), i = 1, ..., 500$ . Mientras que, A(t) se construye por medio de splines cúbicos. Luego, se calcula la matriz de monodromía que tiene los multiplicadores de Floquet  $|\rho_1| = 1$  y  $|\rho_2| = 0.42 < 1$ , con sus correspondientes eigenvectores:  $s^1 = col(0.67662, -0.73634)$  y  $s^2 = col(-0.3988, 0.9172)$ .

De acuerdo a Konovalenko [64], se construye una matriz fundamental normalizada especial  $Y_s(t) = Y_f(t)S$ , tal que S cumple que  $S^{-1}Y_f(T)S = diag(1, Exp(1/T \ln(\rho_2)t))$ , por lo que toma a  $S = (s^1, s^2)$ , con S no degenerada. De esta forma, la matriz fundamental especial  $Y_s(t)$  puede ser expresada como  $\Phi_s(t) = Y(t)Sdiag(1, exp(-1/T \ln(\rho_2)t))$ . Finalmente, la solución de (4.42) con condiciones iniciales cero es la función vectorial:

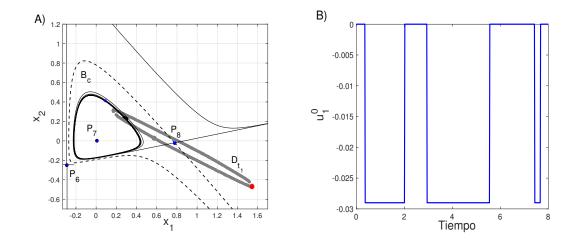
$$y_j^N(t_1) = \int_0^{t_1} e_j^T G(t_1, \tau) b u_1(\tau) d\tau \quad j = 1, 2,$$

donde  $e_1 = (1,0)^T$ ,  $e_2 = (0,1)^T$  y  $G(t_1,\tau) = \Phi(t_1)\operatorname{diag}(0, e^{\frac{1}{T}\ln|\rho_2|(t_1-\tau)})\Phi^{-1}(\tau)$ ,  $0 \le \tau \le t_1$ .

Para construir el conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$ , es necesario encontrar las desviaciones máximas y mínimas de las coordenadas  $y_1^s$  y  $y_2^s$ , después se aplica el método del gradiente condicionado [1], para poder construir la frontera del conjunto  $D_{t_1}$ . Nótese que todos los puntos de frontera de  $D_{t_1}$  se calculan en las coordenadas  $y_1^s$  y  $y_2^s$ , por lo que al hacer la transformación  $(y_1, y_2) = (y_1^s, y_2^s)S^{-1}$ . Luego, se aplica la translación  $x_1 = y_1 + x_1^0$  y  $x_2 = y_2 + x_2^0$ .

El período de oscilación T del sistema se divide por cierto número de puntos, para este caso de i = 1, ..., 13 y en cada uno de ellos se construye un conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  del sistema lineal (4.42).

Una vez, que se calcula una sucesión de conjuntos de accesibilidad, se obtiene el conjunto de accesibilidad que cruza el  $P_8$  y por ende sale de la región de atracción del ciclo límite. El control  $u_1^0$  que permite hacer esto posible se calcula numéricamente. (Ver Tabla 4.5).



**Tabla 4.5.** La Figura A) muestra el conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$ . En líneas punteadas, la región de atracción del ciclo límite. La Figura B) muestra el control que generó al punto rojo, con  $\delta = 0.029$  y  $t_1 = 8$ .

## Paso 3. Transición al nodo $E_4$ por medio del control $u_1^0$ .

Por último, para pasar de la región de atracción del atractor periódico a la región de atracción del nodo estable  $E_4 = (1, 0, 1.1)$ , se toma el control  $u_1^0$  que se encontró para el sistema (4.40) y se aplica al sistema no lineal de orden tres siguiente:

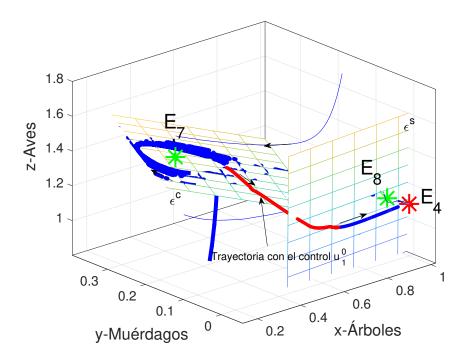
$$\begin{cases}
\dot{X} = r_x X \left( 1 - \frac{X}{K_x} \right) - bYX, \\
\dot{Y} = gbXY + \frac{\alpha a \sigma s Y Z}{1 + ha \sigma s Y} - pY + u_1^0(t), \\
\dot{Z} = r_z Z \left( 1 - \frac{Z}{K_z} \right) + \frac{ca \sigma s Y Z}{1 + ha \sigma s Y} + wXZ, \\
u_1(\cdot) \in U = \{u_1(\cdot) \in KC | \delta \le u_1(t) \le 0\}.
\end{cases}$$
(4.42)

Al quitar dimensiones y con  $\alpha = a\sigma s/r_z$ , se obtiene que:

$$\begin{cases} \dot{y}_{1} = ry_{1}(1 - y_{1}) - hy_{1}y_{2}, \\ \dot{y}_{2} = cy_{1}y_{2} + \frac{m_{2}y_{2}y_{3}}{v + y_{2}} - dy_{2} + \alpha u_{1}^{0}(t), \\ \dot{y}_{3} = y_{3}(1 - y_{3}) + \frac{m_{3}y_{2}y_{3}}{v + y_{2}} + m_{4}y_{1}y_{3} \\ u_{1}(\cdot) \in U = \{u_{1}(\cdot) \in KC | \delta \leq u_{1}(t) \leq 0\}. \end{cases}$$

$$(4.43)$$

Se integra el sistema (4.43) y se obtiene la trayectoria que permite pasar de la región de atracción del atractor periódico a la región del atractor puntual  $E_4$ , la cual se puede verse en color rojo. (Ver Figura 4.6).



**Figura 4.6.** Transición del ciclo límite al nodo estable  $E_4$  con el control  $v_1$  con condición inicial  $(x^0, y^0, z^0) = (0.4055, 0.1433, 1.416)$  que pertenece al ciclo límite.

Es importante focalizar que las soluciones del (4.43) de tercer orden sin control permanecen en el primer octante, como se probó en la afirmación (4.1.1). Al integrar

el sistema (4.43) con  $t_1 = 8$  no necesariamente cumple con esta condición. Diversos artículos como [13, 35, 94, 20] prueban condiciones necesarias y suficientes para poder garantizar que un sistema bilineal es controlable en el primer octante, pero para el caso particular del sistema (4.43), al ser integrado numéricamente con  $u_1^0$  y condición inicial  $(x^0, y^0, z^0) = (0.4055, 0.1433, 1.416)$  que pertenece al atractor periódico se demuestra que x(t) > 0, y(t) > 0 y z(t) > 0 para  $0 \le t \le 8$ . (Ver Figura 4.7). Esto es, la trayectoria con el control  $u_1^0$  no sale del octante positivo  $\overline{\mathbb{R}}_+^3 = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^3 \mid x, y, z \ge 0\}$ .

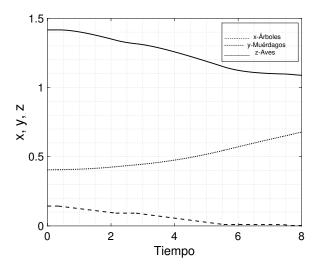


Figura 4.7. Solución óptima con el control  $u_1^0$ .

Como puede visualizarse, al agregar el control  $u_1^0$ , al sistema no lineal, la población de muérdagos comienza a decrecer. Más aún, cuando se alcanza la región de atracción de  $E_4$ ,  $u_1^0 \equiv 0$  para  $t > t_1$ , así para cuando el tiempo aumente la población de muérdagos se extinguirá. Numéricamente fue posible hallar el control  $u_1^0$ , que permitió encontrar una solución a (4.43) de tal forma que la condición inicial  $(x^0, y^0, z^0)$  que pertenece al ciclo límite y su solución con condición final:  $(x(t_1), y(t_1), z(t_1)) = (x_1, y_1, z_1)$  pertenece a la región de atracción de  $E_4$  que no sale del primer octante[35].

## Conclusiones

La autora de esta tesis obtuvo los siguientes resultados:

### Capítulo dos

1. Según el análisis del modelo de Liu, se modelan las interacciones entre muérdagos y aves, lo que permite obtener biestabilidad entre dos atractores puntuales  $E_1$  (extinción del muérdago) y  $E_+$  (coexistencia de ambas especies). Por ello, se planteó un problema de transición de  $E_+$  a  $E_1$ , logrando que por medio del control  $v_1$  (que cumple las condiciones necesarias del Principio del Máximo de Pontryagin), se alcance a la región de atracción  $B_{E_1}$ .

Capítulo tres. En el presente trabajo, no sólo contempla la dinámica de la planta hemiparásita del muérdago y sus interacciones entre árboles y aves, sino que también se aborda el modelo propuesto por Fibich sobre las plantas hemiparásitas de raíz, del cual se planteo y resolvió el problema de transición, se obtuvo lo siguiente:

- 2. Estabilidad orbital asintótica del atractor periódico del modelo del Fibich para ciertas condiciones en los parámetros.
- 3. Se demostró la posibilidad de hacer una transición de la región de atracción del atractor periódico (coexistencia de hemiparásitos y huéspedes) a la región de atracción del nodo estable  $E_K$  (extinción de hemiparásitos). Esta transición es posible bajo el control  $v^0$ , que permitió construir un conjunto de accesibilidad del atractor periódico. Esto permite desarrollar estrategias para encontrar los períodos en los que es necesario aplicar el deshierbe manual, para lograr la extinción de hemiparásitos que infectan a miles de cultivos.

## Capítulo cuatro

4. Se pudo realizar la construcción y análisis del modelo general de orden tres con un parámetro estructural  $\varepsilon$  ( $0 \le \varepsilon \le 1$ ), el cual es una modificación del modelo mutualista entre muérdagos y aves propuesto por Liu y el modelo de maestría, dónde ahora se toma en cuenta a la población de árboles sanos.

Los siguientes resultados se obtuvieron para  $\varepsilon = 1$ .

- 5. El sistema (4.3) tiene siete posibles puntos críticos en la frontera, donde los puntos  $E_0$ ,  $E_1$  y  $E_4$ , tienen exactamente las mismas propiedades del modelo clásico de interacción Lotka-Volterra con saturación de la presa. Mientras que, los equilibrios de frontera  $E_2$ ,  $E_5$  y  $E_6$  tienen las propiedades del modelo mutualista de Liu. Para estos puntos se obtuvieron condiciones de estabilidad, tomando al parámetro d cómo parámetro de bifurcación. Se obtuvieron los puntos de bifurcación: silla-nodo y Andronov-Hopf supercrítica.
- 6. En la naturaleza, es casi imposible que exista algún área sin ninguna plaga, es por ello que se planteó la posiblidad de hacer una transición de la región de atracción del nodo estable  $E_4$  (libre del muérdago), a la región de atracción del atractor periódico (coexistencia de las tres especies) por medio de una perturbación.
- 7. Se resolvió el problema de transición del ciclo límite al nodo  $E_4$ , por medio de un control. Por lo que, se realizó una reducción del sistema de orden tres a uno de orden dos en una vecindad del punto  $E_7$  que genera al ciclo límite. De esta manera se obtiene un sistema no lineal de orden dos en la variedad central, al cual se le agrega un control  $u_1$ , que permite construir un conjunto de accesibilidad  $D_{t_1}$  en la vecindad de la solución periódica del sistema no lineal reducido.
- 8. El control  $u_1^0$  se añade a la ecuación del muérdago del sistema no lineal de orden tres. Al integrar el sistema no lineal con el control y  $t_1$  se obtiene una solución que alcanza a la región de atracción de extinción del muérdago, que además no sale de  $\overline{R}_+^3$ , lo que tiene sentido biológico.

Los puntos 6, 7 y 8 están estrechamente relacionados. Los puntos 6 y 7 planean problemas de transición, el primero por medio de una perturbación y el segundo con un control, ambos tienen una relación desde un punto de vista ecológico. Mientras que, los puntos 7 y 8 dan solución a un problema de transición según la aproximación no lineal en la variedad central en dos dimensiones que es más simple que en tres. Simultáneamente se tiene un resultado aplicado, que tiene un sentído positivo para la población de árboles.

# ${f A}$ Apéndice

Los algoritmos que a continuación se presentan se utilizan para encontrar la matriz de monodromía y sus multiplicadores de Floquet, este algoritmo se aplica en el capítulo 3 y 4. Se puede aplicar a sistemas de orden n.

## A.1 Algoritmo de construcción de una matriz de monodromía

Entrada  $\dot{\mathbf{y}} = f(\mathbf{y})$ , condición inicial  $\mathbf{y}^0$  que pertenece al ciclo límite, parámetros del modelo, período T, matriz identidad I.

Pasos:

1. Para 
$$i = 1, ..., n \text{ y } t_i = \left(\frac{i}{n}\right) T$$

Se resuelve el problema de valor inicial

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{y}} = f(\mathbf{y}), \\ \mathbf{y}^0 = \mathbf{y}(0) \end{cases}$$

Se obtiene una matriz de puntos  $(t_i, \mathbf{y}^0(t_i))$ .

- 2. En una vecindad de la solución períodica  $\mathbf{x}(t_i) = \mathbf{y} \mathbf{y}^0(t_i)$ , el sistema de variaciones se construye como:  $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$  con  $A = Df(\mathbf{y})$ , por lo que se calcula  $A(t) = Df(\mathbf{y}(t))$ .
- 3. Se sustituye el arreglo de puntos  $\mathbf{y}^0(t_i)$ :  $Df(\mathbf{y}^0(t_i))$  y se aproxima por splines cúbicos, a traves de los puntos  $(t_i, Df(\mathbf{y}^0(t_i)))$ .

4. Se resuelve el problema de valor inicial

$$\begin{cases} \dot{X} = Df(\mathbf{y}^0(t_i))X, \\ X^0(t_0) = I \end{cases}$$

**Salida:**  $X(T) := X^n(t_n)$  y  $det(\rho I - X(T)) = 0$  tiene como solución  $\rho_1$ ,  $\rho_2$  multiplicador de Floquet.

# A.2 Algoritmo de construcción de un conjunto de accesibilidad $D_{t_1}$ de un atractor periódico para un sistema de orden dos

El algoritmo que se presenta a continuación se aplica en el Capítulo 3 y 4. Únicamente funciona para sistemas de orden dos. Es por ello que al sistema de orden tres del Capítulo 4 no se aplica, si no a la reducción del sistema a orden dos. **Entrada:** Sistema de orden dos

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{y}} = f(\mathbf{y}, u(t)), \\ u(\cdot) \in U = \{u_1(\cdot) \in KC | \delta \le u(t) \le 0\}. \end{cases}$$
(A.1)

Parámetros del modelo, período T, condición inicial  $\mathbf{y}^0$ ,  $b^T=(0,1)$ , tolerancia TOL.

#### Pasos:

- 1. Para i = 1, ..., n y  $t_i = \left(\frac{i}{n}\right) T$ . Se hacen los pasos 1-4 del algoritmo anterior con  $u_1(t_i) \equiv 0$ .

  Para el sistema no lineal (A.3) se construye el sistema lineal, que en términos de nuevas coordenadas  $x(t_i) = y y^0(t_i)$  y el control u(t) en una vecindad de
- 2. Salida X(T),  $det(\rho I X(T)) = 0$  tiene como solución  $\rho_1$ ,  $\rho_2$  multiplicador de Floquet.

la solución períodica se reescribe como:  $\dot{x} = A(t)x + bu(t)$ , A(t) = Df(y(t)).

- 3. Si  $|\rho_1| = 1$ ,  $|\rho_2| < 1$ ,  $\mathbf{y}^0(t)$  es orbitalmente asintóticamente estable y se continua con los pasos siguientes, si no, pare.
- 4. Se calcula la matriz M tal que  $M^{-1}X(T)M = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho_2 \end{pmatrix}$ .
- 5. Se hace una transición a la matriz especial  $X^N(t_i) = X(t_i)M$ , por la teoría de Floquet se tiene:  $X^N = \Phi(t_i) \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & Exp\left(\frac{1}{T}\ln(\rho_2)\right) \end{pmatrix}$ .

6. Se encuentra la solución del sistema:  $\dot{x} = A(t)x + bu(t)$ , que tiene por solución:

$$x_1^N(t_i) = \int_0^{t_i} e_1^T G(t_i, s) bu(s_i) ds \text{ y } x_2^N(t_i) = \int_0^{t_i} e_2^T G(t_i, s) bu(s) ds \text{ con } s < t_i$$

$$\text{con } G(t_i, s) = \Phi(t_i) \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & Exp\left(\frac{1}{T}\ln(\rho_2)(t_i - s)\right) \end{pmatrix} \Phi^{-1}(s).$$

- 7. Método del gradiente condicional para un vector inicial  $c^T = (c_1, c_2)$ , para obtener todos los puntos de la frontera de cada conjunto de accesibilidad  $D_{t_i}$  se debe variar al vector c, por lo que se varía entre -1 y 1, tanto  $c_1$  como  $c_2$ , obteniéndose así una combinación de vectores iniciales c.
  - 8. Para un vector inicial  $c^T = (c_1, c_2)$   $\varphi_0^1 = c_1 x_1^N(t_i, u^1) + c_2 x_2^N(t_i, u^1),$   $\operatorname{con} u^1(s) = -\frac{\delta}{2} + \frac{\delta}{2} \operatorname{sign}(c_1^T G(t_i, s) b).$

9. 
$$\varphi_0^2 = x_1^N(t_i, u^1) x_1^N(t_i, u^2) + x_2^N(t_i, u^1) x_2^N(t_i, u^2),$$
$$\operatorname{con} u^2(s) = -\frac{\delta}{2} + \frac{\delta}{2} \operatorname{sign}((x_1^N(t_i, u^1), x_2^N(t_i, u^1))^T G(t_i, s) b).$$

10. Todos los m pasos posteriores tendrán la forma:

$$\begin{split} \varphi_0^{m+1} &= x_1^N(t_i, u^m) x_1^N(t_i, u^{m+1}) + x_2^N(t_i, u^m) x_2^N(t_i, u^{m+1}), \\ \text{con } u^{m+1}(s) &= -\frac{\delta}{2} + \frac{\delta}{2} \text{sign}((x_1^N(T, u^m), x_2^N(T, u^m))^T G(T, s)b). \end{split}$$

Cuando la igualdad:

$$\max_{v \in V} \left[ x_1^N(t_k, u^0) x_1^N(t_k, u) + x_2^N(t_k, u^0) x_2^N(t_k, u) \right] = (x_1^N)^2(t_k, u^0) + (x_2^N)^2(t_k, u^0)$$

se satisface, entonces el punto  $(x_1^N)(t_i,u^0)+(x_2^N)(t_i,u^0)$  es el punto de desviación máxima en dos coordenadas  $x_1^N$  y  $x_2^N$ , los demás muntos previos pertenecen a la frontera de  $D_{t_i}$ . Si  $\varphi_0^j-\varphi_0^{j+1}\leq TOL$ .

**Salida:** Control  $u^0$  que permite alcanzar la desviación máxima en dos coordenadas, desviaciones máximas en dos coordenadas  $d_i$ ,  $D_{t_i}$ .

# A.3 Algoritmo para obtener el mejor tiempo para alcanzar una vecindad del punto $E_K$

Este algoritmo únicamente se aplica al sistema del capítulo 3. Sirve para calcular el mejor y peor tiempo, desde un punto en el ciclo límite hasta une vecindad del atractor puntual  $E_K$ .

Entrada: Sistema de dos ecuaciones  $\dot{\mathbf{y}} = f(\mathbf{y})$ , el punto crítico  $E_K$ , radio r, desviaciones máximas en dos coordenadas  $d_i$  de los conjuntos de accesibilidad  $D_i$ , como i es el tiempo con el que se construye cada conjunto de accesibilidad, entonces se renombra como  $t_d^i = i$ .

### Pasos:

1. Para i = 1, ..., n.

Se toman como condiciones iniciales las desviaciones máximas y se resuelven los problemas de valor inicial:

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{y}} = f(\mathbf{y}), \\ y^0 = d_i. \end{cases}$$

Se obtiene y(t).

- 2. Si la  $|y(t) E_K| < r$ : el tiempo para alcanzar a un punto cercano de  $E_K$  es:  $t_w^i = t$ .
- 3. Tiempo total:  $t_{total}^i = t_w^i + t_d^i$ .
- 4. Se eligen el tiempo  $t_{total}^i$  más grande y el más pequeño.

Salida: Tiempo más pequeño  $t_{final}^{min}$  y tiempo más grande  $t_{final}^{Max}$ 

## Bibliografía

- [1] Alexandrov V. V., Boltyansky V. G., Lemak S. S., Parusnikov N. A., Tikhomirov V. M., (2005) *Optimal motion control*. M.: FIZMATLIT. [Texto original en ruso].
- [2] Alexandrov V. V., Bolotin V. Yu, et al. (2009) Introduction to control of dynamic systems. Primera edición, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla.
- [3] Alexandrov V. V., Bolotin V. Yu, et al. (2009). Introducción a la modelación matemática de sistemas dinámicos controlables. Primera edición, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla.
- [4] Alexandrov V. V., Sánchez F. L. y Temoltzi A. R. (2015). Una nota sobre la estabilidad robusta en sistemas de ecuaciones diferenciales oscilatorias con perturbaciones externas. PADI. Boletín Científico de Ciencias Básicas e Ingeniería de ICBI, 3(5): 1-11.
- [5] Alexandrov V. V., Alexandrova T. B., Konovalenko I. S. y Tikhonova K. V. (2016). Perturbed stable systems on the plane, Part 1. Moscow State University Machanics Bulletin, 1: 53-37.
- [6] Alexandrov V. V., Alexandrova T. B., Konovalenko I. S. y Tikhonova K. V. (2017). *Perturbed stable systems on the plane*, *Part 2*. Moscow State University Machanics Bulletin, 1: 53-37.
- [7] Alexandrov V. V., Lemak S. S., Veleros N. A. (2020). *Técnicas sobre la me-cánica de sistema controlados*. Universidad Estatal de Moscú. [Texto original en ruso].
- [8] Aleksandrov, V.V., Aleksandrova, T.B., Cruzado, L.L. and Escamilla, R. J. A. (2021) Controlled Transition in a Model of Biomass Dynamics of Root Hemiparasitic Plants. Moscow Univ. Mech. Bull. 76, 111–117.

- [9] Althoff M. (2015) An introduction to CORA 2015. EPiC Series in Computer Science, 34:120-151.
- [10] Anderson R. M. (1991) Infectious Diseases of Humans. Oxford University Press, Oxford.
- [11] Aukema J. E. y Martínez Del R. C. (2002) Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics. Ecography, 25:139-144.
- [12] Aukema J. E. (2003) Vectors, viscin and viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists and resorces. Front. Ecol. Environ., I(3): 212-219.
- [13] Bacciotti A. (1983) On the positive orthant controllability of two-dimensional bilinear systems. Systems y Control Letters 3:53-55.
- [14] Barlow BA. (1983) Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. Calder y Bernhardt, 19-46.
- [15] Beisner B. E., Haydon D. T. and Cuddington K. (2003) Alternative stable states in ecology. Frontiers in Ecology and the Environment 1(7): 376–382.
- [16] D.S. Bernstein D. S. y Bhat S. P. (1999) Nonnegativity, reducibilty and semistability of mass action kinetics. in: Proc. IEEE Conf. Dec. Contr., Phoenix, AZ, pp. 2206–2211.
- [17] Blagodatskikh V. I. (2001) Introduction to optimal control (linear theory). A textbook for universities Moscow. [Texto original en ruso]
- [18] Bolotov M.I., Gonchenko S.V., Gonchenko A.S., Grines E.A., Kazakov A.O., Levanova T.A., Lukyanov V. I. (2017) Bifurcación de Andronov-Hopf para flujos y mapeos. Universidad Estatal de Nizhny Novgorod. [Texto original en ruso].
- [19] Boltyanski V. y Poznyak A. (2012) The robust maximum principle: theory and applications. Birhäuser, New York.
- [20] Boothby W. (1982) Some comments on positive orthant controllability of bilinear systems. SIAM J. Control and Optimization, Vol. 20, No. 5.
- [21] Brauer F., Driessche P. y Wu J. (2008) Mathematical epidemiology. Springer, Berlin.

- [22] Brauer F. y Castillo C. (2010) Mathematical models in population biology and epidemiology. Springer, New York.
- [23] Brauer F., Chávez C. et al. (2014) Modelos De La Propagacioón De Enfermedades Infecciosas. Universidad Autónoma de Occidente, 16:141-140, Cali .
- [24] Burkhardt F, Smith S. et al. (1990) The Correspondence of Charles Darwin. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 773 pp.
- [25] Cameron D. D., Hwangbo J. K., Keith A. M., Geniez J. M., Kraushaar D., Rowntree J. and Seel W. E. (2005) Interactions between the hemiparasitic angiosperm Rhinanthus minor and its hosts: from the cell to the ecosystem. Folia Geobot, 40:217–229.
- [26] Chazaro, B., Huerta M. et al. (1991) Dendroptthora costaricensis (Lorant-haceae), un nuevo regisro para la flora de México. Acta Botánica Mexicana, 13:31-38.
- [27] Chazaro, B., Huerta M. et al. (1992) Los muérdagos (Loranthaceae) de Jalisco, parásitas poco conocidas. Ciencia y Desarrollo, 17(102): 70-86.
- [28] Comisión Nacional Forestal CONAFOR. (2005) Logros de sanidad forestal. Laboratory manual of general ecology, 2da Edition. William C, Brown Company Publishers.
- [29] Comisión Nacional Forestal CONAFOR. (2007) Manual de Tratamientos Fitosanitarios. Coordinación General de Conservación y Restauración, Gerencia de Sanidad Forestal. 40-41.
- [30] Coria A., Vázquez C., Muñoz F. y Villa C. (2008) Utilización de algas (diatomeas) en la supresión del muérdago enano Arceuthobium globosum en Pinus pseudostrobus y muérdago verdadero Psittacanthus calyculatus en Quercus sp. Memoria del XV simposio Nacional de Parasitología Forestal, 180-183.
- [31] Cruzado L., López E. y Escamilla R. (2015) Epidemiología matemática para la prevención de muérdago. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- [32] Demidovich B. P. (1998) Lectures on the Mathematical Theory of Stability. Mosk. Gos. Univ., Moscú. [Texto original en ruso].

- [33] Dhooge A, Govaerts W, Kuznetsov YuA. (2003) MatCont: a MATLAB package for numerical bifurcation analysis of ODEs. ACM Trans Math Softw 29:141–164.
- [34] Doedel EJ, Paffenroth RC, Champneys AR, Fairgrieve TF, Kuznetsov YuA, Oldeman BE, Sandstede B, Wang X. J. (2001) AUTO2000: continuation and bifurcation software for ordinary differential equations.
- [35] Elliott L. D. (2009) Bilinear Control Systems. Matrices in Action. Springer, Dordrecht.
- [36] Esteva L. y Vargas C. (1998) Analysis of a dengue disease transmission model. Mathematical Biosciences, 150:131-151.
- [37] FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2008) Progress on farmer training in parasitic weed management.
- [38] Fariña M. J., Castilla C. J. y Camus P. A. (1997) Los conceptos de equibrio y no-equilibrio en ecología de comunidades, Revista Chilena de Historia Natural, 70:321-339.
- [39] Farkas M. (1994) Periodic motions. Springer-Verlag.
- [40] Fibich P., Leps J. y Berec L. (2010) Modelling the Population Dynamics of Root Hemiparasitic Plants Along a Productivity Gradient. Folia Geobot, 45:425–442.
- [41] FitzHughR (1960) Thresholds and plateaus in the Hodgkin–Huxley nerve equations. J Gen Physiol 43:867–896.
- [42] Gayek J. (1984) Approximating reachable sets for a class of linear systems subject to bounded control. The University of Arizona.
- [43] Gayek J. (1986) Approximating reachable sets for a class of linear control systems. International Journal of Control, 43: 2, 441-453.
- [44] Geertje H. (2010) Geometric singular perturbation theory in biological practice. J. Math. Biol. 60:347–386.
- [45] Genini J, Morellato LPC, Guimaraes PR Jr, Olesen J. M. (2010) Cheaters in mutualism networks. Biol. Lett. 6:494–497.
- [46] Georgelin E. y Loeuille N. (2014) Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactuons and their implications for ecosystem management. Journal of Theorical Biology.

- [47] Glatzel y Geils B. (2008) Mistletoe acophysiology: host-parasite interactions. Botany, 87:10-15.
- [48] Guckenheimer J. and Holmes P. (1983) Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields. Springer-Verlag.
- [49] Gutiérrez S. J. y Sánchez G. F. (1998) Matemáticas para las ciencias naturales. Aportaciones Matemáticas, SMM.
- [50] Habimana S., Nduwumuremyi A. and Chinama R. (2014) Management of oro-banche in field crops. Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 14(1), 43-62.
- [51] Hastings, A. (2001). Transient dynamics and persistence of ecological systems. Ecology Letters, 4(3), 215–220.
- [52] Hatcher, M. J., Dick, J. T., y Dunn, A. M. (2012). Diverse effects of parasites in ecosystems: Linking interdependent processes. Frontiers in Ecology and the Environment, 10, 186–194.
- [53] Holland, J.N., Ness, J.H., Boyle, A.L. y Bronstein, J.L. (2005). *Mutualisms as consumer-resource interactions*. In: Ecology of Predator-Prey Interactions (eds Barbosa, P. y Castellanos, I.). Oxford University Press, New York, pp. 17–33.
- [54] Holland y DeAngelis D. L. (2009) Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecific interactions. Ecology Letters, 12: 1357–1366.
- [55] Holland J. N. y DeAngelis D. L. (2010) A consumer–resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism. Ecology 91:1286–1295.
- [56] Holland J.N., Wang, Y., Sun, S. y DeAngelis D. L., (2013) Consumer-resource dynamics of indirect interactions in a mutualism-parasitism food web module. Theor. Ecol. 6:475–493.
- [57] Holling C.S., (1959a) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation on the European sawfly. Can. Ent., 91, 293–320.
- [58] Holling C.S. (1959b) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Ent., 91, 385–398.
- [59] Hodgkin AL, Huxley A F (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. J. Physiol (Lond), 117:500–544.

- [60] INECOL (Instituto de Ecología) (2020). Sistema de Centros Públicos de Investigación CONACYT: Controlar las plagas sin dañar el medio ambiente. https://centrosconacyt.mx/objeto/controlar-las-plagas-sin-danar-el-medio-ambiente/
- [61] Jiang J., Liang X. y Zhao X. (2004) Saddle-point behavior for monotone semiflows and reaction-diffusion models. J. Differential Equations, 203:313-330.
- [62] Kelly D. Ladley J.J. y Robertson A. W. (2007) Is the pollen-limited mistletoe Peraxilla tetrapetala (Loranthaceae) also seed limited? Austral Ecology, 32:850-857.
- [63] Klausmeier C.A. (2008) Floquet theory: a useful tool for understanding none-quilibrium dynamics. Theor. Ecol. 1:153–161.
- [64] Konovalenko I. S. (2020) On the construction of the reachable set in a neighborhood of a periodic attractor. Moscow State University Mechanics Bulletin. 3:67-71.
- [65] Konovalenko I. S. y Alexandrov V. (2020) The problems of construction of the reachable sets for stable oscillatory systems and its applications. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- [66] Kurzhanskiy A. A. y Varaiya P. (2006) Ellipsoidal Toolbox. Electrical Engineering and Computer Sciences, University of California at Berkeley. Technical Report.
- [67] Kuznetsov Y. (2004) Elements of Applied Bifurcation Theory. Segunda edición, Springer-Verlag, New York.
- [68] Kuzenkov O. A., Ryabova E. A. y Krupoderova K. R. (2010) Tutorial: Modelos Matemáticos de Procesos de Selección. Universidad Estatal de Nizhny Novgorod. N.I. Lobachevsky. [Texto original en ruso].
- [69] Langtangen H. y Pedersen G. (2016) Scaling of Differential Equations. Springer, Oslo.
- [70] Lavorel S. Smith S, y Reid N. (1999) Spread of mstletoes (Amyema Preissii) in fragmented Australian Woodlands: a simulation study. Landscape Ecology, 14:147-160.
- [71] Leigh J. R. (1980) Functional analysis and linear control theory. Academic Press, London.

- [72] Li Y., Feng Z., Swihart R., Byant J, and Huntley H. (2006) *Modeling* plant toxicity on plantherbivore dynamics. J. Dynam. Differential Equations, 18:1021–1024.
- [73] Liu R., Feng Z. Zhu H y DeAngelis D. (2007) Bifurcation analysis of a plant-herbivore model with toxin-determined functional response. J. Differential Equations, 445:442-467.
- [74] Liu R., Martínez R. y Wu. J. (2011) Spatiotemporal variation of mistletoes: a dynamic modeling approach. Math. Biol., 73:1794-1811.
- [75] Liu R., Wang C. Shi J. y Martínez del Rio C. (2015) Spatiotemporal mutualistic model of mistletoes and birds. Mathematical Biology. 68: 1479-1520.
- [76] Marchal V. (2009) El muérdago en la ciudad de México. Albolama, 2, 10-30.
- [77] Martínez del Río, C., Silva, A. Medel, R. y Hourdequin M. (1996) Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. Ecology 77: 912-921.
- [78] Matthies D. (2003) Positive and negative interactions among individuals of a root hemiparasite. Plant Biology, 5:79–84.
- [79] Mellado A. y Zamora R. (2017) Parasites structuring ecological communities: The mistletoe footprint in Mediterranean pine forests. Functional Ecology. 31:2167–2176.
- [80] Mougi A. y Kondoh M. (2014) Instability of a hybrid module of antagonistic and mutualistic interactions. Population Ecology.
- [81] Murray J. D. (2008) Mathematical biology I: An Introduction. Tercera edición. Springer, Berlin.
- [82] Novozhilov I. (1997) Fractional Analysis: Methods of motion decomsition. Birkäuser, Boston.
- [83] Nickrent, D. L., Duff, R. J., Colwell, A. E., Wolfe, A. D., Young, N. D., y Steiner, K. E. (1998). Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. Molecular systematics of plants II DNA sequencing (pp. 211–241). Boston, MA: Kluwer Academic.
- [84] Novikova A. O. (2016) Construction of reachable sets of two-dimensional non-linear controlled system by the pixel method. Computational Mathematics and Modeling, 50:62-82.

- [85] Paine R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. AmNat 100: 65–75.
- [86] Parker C. (2009) Observations on the current status of Orobanche and Striga problems worldwide. Pest Manage Sci., 65:453–459.
- [87] Pérez O, Ceja R. y Vela R. (2006) Árboles y muérdagos: una relación que mata. Departamento de Biología, UAM-I, 28-34.
- [88] Pontryagin L.S, Boltyanskii V.G, Gamkrelidze R. V, Mishchenko E. F, (1962). The Mathematical Theory of Optimal. Processes (Russian), English translation.
- [89] Press M. C. (1989) Autotrophy and heterotrophy in root hemiparasites. Trends Ecol Evol, 4:258–263.
- [90] Press M. C. and Phoenix G. K. (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. New Phytol, 166:737–751.
- [91] Reithmeier E. (1991) Periodic Solution of Nonlinear Dynamical Systems: Numerical Computation. Stability, Bifurcation and Transition to Chaos, Springer-Verlag.
- [92] Rosenzweig M. L. and MacArthur R. H. (1963) Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. The American Naturalist, 97: 209-223.
- [93] Rödl T. y Ward D. (2002) Host recognition in a desert mistletoe: early stages of development are influenced by sustrate and host origin. Func. Ecol. 16, 128-134).
- [94] Sachkov Y. (1995) Positive Orthant Scalar Controllability of Bilinear Systems. Mathematical Notes, Vol. 58, No. 3.
- [95] Sessions A. L. y Kelly D. (2001) Heterogeity in vertebrate and invertebrate herbivory and its consequences for New Zealend mistletoes. Austral Ecology, 26, 571-581.
- [96] Shilnikov L. P., Shilnikov A., Turaev D. and Chua L. (2001) Methods of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics. Part I, Part II World Scientic, Singapore, 942.

- [97] Simiu E. (2002) Chaotic transitions in deterministic and stochastic dynamical systems. Princeton University Press. U. S. A.
- [98] Smith H. y Waltman P. (1995) The theory of the chemostat Dynamics of microbial competition. Cambridge University Press.
- [99] Smith H. (1995) Monotone dynamical systems. An introduction to the theory of competitive and cooperative systems. Mathematical surveys and monographs: 41. American Mathematical Society, Providence, RI.
- [100] Solís G. V. y Suzán A. H. (2014) Análisis de la distribución espacial del muérdago (Phoradendron californicum) en el sur del Desierto Sonorense. Cactáceas y suculentas mexicanas, 59:11-28.
- [101] Vázquez C. I., Villa R. A. y Madrigal H. S. (2006) Los muérdagos (Loranthaceae). Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Libro Técnico Núm. 2.
- [102] Ward J. M. y Paton C. D. (2007) Predicting mistletoe seed shadow and patterns of seed rain from movements of the mistletoebird, Dicaeum hirundinaceum. Austral Ecology, 32:113-121.
- [103] Wassim M. y VijaySekhar C. (2005) Stability and dissipativity theory for non-negative dynamical systems: a unified analysis framework for biological and physiological systems. Nonlinear Analysis: RealWorld Applications, 6:35 65.
- [104] Watson M. (2001) Mistletoe- A keystone resource in forests and woodlands worldwide. Ecol. Syst., 32: 219-49.
- [105] Kelsey Y. (2018) Mistletoe-Vector-Host Interactions: From Within-Host Processes to Population Genetic Structure. University of Arizona PhD Thesis.
- [106] Zheng, Y. y Feng Z. (2013). A model of plant-herbivore interaction with size structure in plants using toxin-determined functional response.