



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO



Y
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

INSTITUTO DE FÍSICO MATEMÁTICAS

POSGRADO CONJUNTO EN CIENCIAS
MATEMÁTICAS UMSNH–UNAM

**Interacción presa-depredador en sistemas de
reacción-difusión**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Matemáticas

Presenta:

SHADAY GUERRERO FLORES

Director: Dr. Víctor Francisco Breña Medina

MORELIA, MICHOACÁN - AGOSTO DEL 2017.

Índice general

Resumen	3
Abstract	4
1. Introducción	5
1.1. Difusión	5
1.1.1. Ley de Fick	6
1.2. La ecuación de Reacción-Difusión	7
2. Inestabilidad de Turing	11
2.1. Estabilidad lineal sin difusión	12
2.2. Inestabilidad lineal con difusión	13
2.3. Reacción de Schnakenberg	17
2.4. Sistema presa-depredador	20
2.4.1. Puntos de Equilibrio	23
2.4.2. ¿Patrones de Turing?	26
3. Ondas Viajeras	29
3.1. Soluciones tipo onda viajera	29
3.2. Puntos de equilibrio	30
3.2.1. Análisis de bifurcación	35
3.3. Simulaciones numéricas	38
Conclusiones	40

Resumen

En el presente trabajo se aborda un modelo presa-depredador con efecto Allee en la presa; se considera un funcional de respuesta de tipo Holling II, el cual ha sido estudiado por Aguirre y colaboradores en [1]. Con la finalidad de realizar un estudio más amplio, se considera la difusión con el propósito de investigar la presencia de inestabilidades que dan origen a estructuras coherentes como los patrones de Turing o soluciones de tipo onda viajera. Finalmente, proveemos exploraciones numéricas donde se evidencian dichas estructuras.

Palabras clave: Ecuaciones reacción-difusión · Patrones de Turing · Soluciones tipo onda viajera · Sistema presa-depredador · Análisis de bifurcación.

Abstract

This work addresses a predator-prey model with Allee effect on the prey; in addition, a functional response type Holling II is considered, which has been studied by Aguirre et al. in [1]. In order to carry out a broader study, we study the diffusion with the purpose of investigating the presence of instabilities, that generate coherent structures such as Turing patterns or traveling wave type solutions. Finally, we provide numerical explorations where these structures are evidenced.

Capítulo 1

Introducción

La formación de patrones espacio-temporales es una de las características dinámicas más importantes de los sistemas biológicos. Esto se debe a que pueden ser determinantes, tanto en el desarrollo y la función del organismo, como en su supervivencia y adaptación al medio ambiente. En particular, una de las manifestaciones de gran interés consiste en que la formación de estas estructuras supone que una distribución inicial de alguna sustancia bioquímica es responsable de que las células se diferencien siguiendo rutas metabólicas específicas. Rutas como estas conducen, como consecuencia, a la emergencia de mecanismos dinámicos que dan lugar a una amplia diversidad de patrones; por ejemplo, el pelaje de algunos mamíferos (ver figura 1.1). Desde la perspectiva de los sistemas dinámicos, estas suposiciones pueden entenderse rigurosamente en términos de sistemas de ecuaciones diferenciales parciales conocidas como ecuaciones de reacción-difusión. Estas ecuaciones contemplan la interacción de transporte conocido como difusión y de reacciones químicas, las cuales son de utilidad para dar una explicación cualitativa de algunas observaciones experimentales. Algunos de los patrones que reproducen son conocidos como estructuras de Turing y han sido observadas en trabajos experimentales recientemente [12, 14, 15, 19, 20, 24, 27, 32].

1.1. Difusión

La difusión es el proceso de transporte mediante el cual la población de moléculas de una sustancia en una región de alta densidad de la misma, se transporta a una región de menor densidad. Dicho proceso lo podemos encontrar en técnicas de dibujo como: dibujando con



Figura 1.1: Leopardo (*Panthera uncia*) en el parque Hemis de Ladkh , India. Tomado de [34].

agua y difusión en tinta.

1.1.1. Ley de Fick

La ley de Fick, establece que el flujo de la concentración de una sustancia va de las regiones de alta concentración a las regiones de baja concentración. De esta manera, la magnitud del flujo es proporcional al gradiente de la concentración de una sustancia y su dirección es en sentido contrario al gradiente; en otras palabras, el flujo toma la forma:

$$\mathbf{J} = -D\nabla w, \quad (1.1)$$

donde (i) \mathbf{J} es el vector de flujo fickiano, (ii) D es conocido como el coeficiente de difusión y es una constante de proporcionalidad entre el flujo Fickiano y (iii) la densidad de la sustancia es denotada por w .

Por lo general, la difusión se mide en pares, es decir, depende de como una sustancia se difunde en otra sustancia específica; además, en sustancias ideales, el coeficiente D es proporcional al promedio del cuadrado de la velocidad con que las partículas se difunden, esto es descrito por la Ley de Graham [35].

Consideremos Ω una región acotada en el espacio con frontera Γ , y $w : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}$. La ecuación de conservación de masa indica que la tasa de cambio de cierto material en Ω es igual a la velocidad del flujo a través de Γ , por lo que se obtiene que

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} w(\mathbf{x}, t) d\Omega = - \int_{\Gamma} \mathbf{J} \cdot \hat{\mathbf{n}} d\Gamma, \quad \mathbf{x} \in \Omega. \quad (1.2)$$

Sustituyendo la ecuación (1.1) en el término de la derecha, suponiendo además que el dominio Ω es constante respecto al tiempo y como consecuencia del teorema de la divergencia, se obtiene:

$$\int_{\Omega} \frac{\partial w}{\partial t} d\Omega = \int_{\Omega} \nabla \cdot (D\nabla w) d\Omega. \quad (1.3)$$

Como esta relación se satisface para cualquier región Ω y suponemos continuas las derivadas de w , entonces se puede obtener la forma diferencial de esta ecuación como:

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \left[\frac{\partial w}{\partial t} - \nabla \cdot (D\nabla w) \right] d\Omega &= 0, \\ \Rightarrow \frac{\partial w}{\partial t} &= \nabla \cdot (D\nabla w), \quad w \in C^2(\Omega) \times C^1(\mathbb{R}^+), \end{aligned} \quad (1.4)$$

donde D puede ser una función $D = D(\mathbf{x}, t, w)$. Esta ecuación es de tipo parabólica, y modela los procesos de difusión de calor, entre otros fenómenos como el movimiento de una densidad de población de una familia de proteínas.

1.2. La ecuación de Reacción-Difusión

Desde el punto de vista de la interacción de sustancias bioquímicas, la ecuación (1.2) captura puramente el proceso de difusión. Sin embargo, en el caso de la existencia de reacciones internas, es necesario añadir a la ecuación de balance de masas (1.2) un término que describa este proceso, es decir

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} w d\Omega = \int_{\Omega} R d\Omega - \int_{\Gamma} \mathbf{J} \cdot \vec{\mathbf{n}} d\Gamma, \quad (1.5)$$

donde $R(\mathbf{x}, t, w)$ es una función que expresa cómo se desarrolla la cinética química de la sustancia en función de la posición, el tiempo y la concentración. De ahora en adelante, denotaremos $R(\mathbf{x}, t, w) = R(w)$ para facilitar la notación. Usando un argumento equivalente para deducir la ecuación (1.4), se puede obtener una ecuación diferencial para un proceso de reacción-difusión:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = R(w) + \nabla \cdot (D\nabla w). \quad (1.6)$$

Esta ecuación puede generalizarse para el caso en que existan diversos especímenes interactuando, como pueden ser concentraciones químicas, densidades de población de individuos, entre otros. Si $w_i(\mathbf{x}, t)$ es la concentración de la i -ésima especie (con $i = 1, 2, \dots, m$), cada uno difundiéndose con su propio coeficiente de difusión D_{ii} e interactuando de acuerdo con el término vectorial R , entonces la ecuación de reacción-difusión que resulta es:

$$\frac{\partial \mathbf{w}}{\partial t} = R(\mathbf{w}) + \nabla \cdot (D \nabla \mathbf{w}), \quad (1.7)$$

donde ahora D es una matriz de difusividades. Los términos D_{ij} , con $i \neq j$, indican los coeficientes de difusión cruzada. Suponiendo que esta matriz es constante, la ecuación de reacción-difusión es simplemente:

$$\frac{\partial \mathbf{w}}{\partial t} = R(\mathbf{w}) + D \Delta \mathbf{w}. \quad (1.8)$$

En [31], Alan M. Turing propone que bajo ciertas condiciones, las sustancias bioquímicas al reaccionar y difundirse dan lugar a la formación de patrones espaciales. En este sentido, las ideas de Turing pueden formularse en términos de la ecuación (1.8).

Nos concentraremos en modelos para dos especímenes, es decir $m = 2$, por ejemplo consideremos las variables de estado $A(x, t)$ y $B(x, t)$ que representa la densidad de población de las sustancias en la posición $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n$ y en el tiempo t . Además, no consideramos la difusión cruzada, esto es, la matriz D en (1.7) es diagonal. Vale la pena mencionar, que hay evidencia donde la difusión cruzada puede dar pie a la formación de patrones; véase, por ejemplo, [6]. De esta manera, el sistema de ecuaciones reacción-difusión toma la forma

$$\begin{aligned} \frac{\partial A}{\partial t} &= F(A, B) + d_A \Delta A, \\ \frac{\partial B}{\partial t} &= G(A, B) + d_B \Delta B, \end{aligned} \quad (1.9)$$

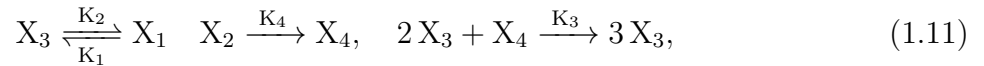
donde F y G representa la cinética entre las sustancias. Además, algunos sistemas de la forma (1.9) pueden ser llevados mediante una transformación a un sistema adimensionalizado

$$\begin{aligned} u_t &= \gamma f(u, v) + \Delta u, \\ v_t &= \gamma g(u, v) + d \Delta v, \end{aligned} \quad (1.10)$$

donde d es el cociente de los coeficientes de difusión y γ puede tener varias interpretaciones:

1. $\gamma^{1/2}$ es proporcional al tamaño del dominio espacial en una dimensión (como puede verse en el ejemplo más adelante en (1.17)) y en dos dimensiones es proporcional al área.
2. γ representa la intensidad en los términos de la reacción, ver [22] para más detalles.
3. Un aumento en γ se puede considerar como un decrecimiento en los coeficientes de difusión, véase [22].

Para ejemplificar cómo un sistema de reacción-difusión puede ser llevado a una forma adimensional, consideremos la reacción de Schnakenberg. Quién desarrolló un modelo de reacción-difusión que exhibiera soluciones periódicas temporales, y que fuera minimal en el sentido de que involucrara un número mínimo de reacciones y reactivos, véase [28]. Este modelo involucra cuatro sustancias, X_1 , X_2 , X_3 , X_4 y tres reacciones, una de ellas autocatalítica, dadas por



cuyas concentraciones son denotadas por como sigue

$$x_1 = [X_1], \quad x_2 = [X_2], \quad A = [X_3], \quad B = [X_4]. \quad (1.12)$$

A modo de simplificar, podemos considerar que las reacciones ocurren en abundancia de las sustancias X_1 y X_2 , es decir, son de concentración constante. A partir de la ecuación química (1.11), por medio de la Ley de acción de masas se deduce el siguiente sistema de ecuaciones ordinarias que describe la evolución temporal de las concentraciones de los reactivos:

$$\begin{aligned} \frac{dA}{dt} &= K_1 x_1 - K_2 A + K_3 A^2 B, \\ \frac{dB}{dt} &= K_4 x_2 - K_3 A^2 B, \end{aligned} \quad (1.13)$$

donde K_1 , K_2 , K_3 y K_4 son las velocidades de las reacciones. Ahora, definimos los nuevos parámetros de la siguiente manera:

$$k_1 = K_1 x_1, \quad k_2 = K_2, \quad k_3 = K_3, \quad k_4 = K_4 x_2. \quad (1.14)$$

Luego, al incluir un proceso de difusión, obtenemos el sistema de reacción-difusión siguiente

$$\begin{aligned}\frac{\partial A}{\partial t} &= k_1 - k_2 A + k_3 A^2 B + d_A \frac{\partial^2 A}{\partial x^2}, & x \in [0, L] \\ \frac{\partial B}{\partial t} &= k_4 - k_3 A^2 B + d_B \frac{\partial^2 B}{\partial x^2},\end{aligned}\tag{1.15}$$

donde d_A y d_B son los coeficientes de difusión de las sustancias respectivamente.

El sistema puede ser adimensionalizado mediante la siguiente transformación

$$t^* = \frac{d_A t}{L^2}, \quad x^* = \frac{x}{L}, \quad u = A \left(\frac{k_3}{k_2} \right)^{1/2}, \quad v = B \left(\frac{k_3}{k_2} \right)^{1/2},\tag{1.16}$$

donde L es la longitud del dominio unidimensional. En dimensiones superiores esto puede cambiar. Además, definimos las constantes d , γ , a y b de la siguiente manera:

$$d = \frac{d_A}{d_B}, \quad \gamma = \frac{L^2}{d_A} k_2, \quad a = \frac{k_1}{k_2} \left(\frac{k_3}{k_4} \right)^{1/2}, \quad b = \frac{k_4}{k_2} \left(\frac{k_3}{k_4} \right)^{1/2}.\tag{1.17}$$

De esta manera, obtenemos el sistema sin dimensiones, el cual es más sencillo de estudiar, ya que el número de parámetros disminuye, facilitando los cálculos y las simulaciones que se llevarán a cabo. El sistema adimensionalizado que resulta para la reacción de Schnakenberg se puede escribir de la siguiente forma:

$$\begin{aligned}u_t &= \gamma(a - u + u^2 v) + u_x = \gamma f(u, v) + u_{xx}, & x \in [0, 1], \\ v_t &= \gamma(b - u^2 v) + dv_x = \gamma g(u, v) + dv_{xx}, & t > 0, \\ u_x(0, t) &= u_x(1, t) = 0, \\ u(x, 0) &= x_0(x), \quad v(x, 0) = y_0(x).\end{aligned}\tag{1.18}$$

Además, omitiremos los asteriscos por simplicidad de notación. La razón de estas condiciones iniciales las explicaremos en el próximo capítulo.

En este capítulo, discutimos la deducción de la ecuación de reacción-difusión y vimos un ejemplo de un sistema de este tipo para dos especies y su forma adimensionalizada. Esto sera muy útil en el siguiente capítulo debido a que estudiaremos las condiciones necesarias para que los sistemas de reacción-difusión den lugar a los conocidos patrones de Turing.

Capítulo 2

Inestabilidad de Turing

Un sistema de reacción-difusión como (1.8) exhibe una inestabilidad debida a difusión, a veces llamada inestabilidad de Turing. Esta inestabilidad puede entenderse considerando dos ingredientes principales a partir del sistema (1.8): (i) al suponer un punto de equilibrio aislado, en ausencia de la difusión, el cual es estable ante pequeñas perturbaciones, (ii) pero es inestable en el tiempo a pequeñas perturbaciones cuando la difusión está presente. Como resultado, se obtiene que las estructuras de Turing son inhomogeneidades espaciales que aparecen en el estado estacionario.

Para formular el problema matemáticamente, requerimos condiciones de contorno e iniciales. Definimos el problema matemático como sigue:

$$\begin{aligned}u_t &= \gamma f(u, v) + \Delta u, & \mathbf{x} \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^n, & \quad t > 0 \\v_t &= \gamma g(u, v) + d\Delta v, \\ \frac{\partial u}{\partial n} &= \frac{\partial v}{\partial n} = 0, & \mathbf{x} \in \partial\Omega \\ u(\mathbf{x}, 0) &= x_0(\mathbf{x}), \\ v(\mathbf{x}, 0) &= y_0(\mathbf{x}),\end{aligned}\tag{2.1}$$

donde $\partial\Omega$ es la frontera cerrada del dominio Ω y \mathbf{n} es el vector unitario normal a $\partial\Omega$. La razón de estas condiciones de cero flujo en la frontera, se debe a que nos interesa la auto-organización del sistema para la formación de patrones y descartar el hecho de que sean generados por factores que no estén incluidos en los términos cinéticos f y g ; en otras palabras, se considera una interacción aislada.

2.1. Estabilidad lineal sin difusión

La primera condición para la aparición de los patrones de Turing, es que en ausencia de difusión, el estado estacionario resulta únicamente de la cinética del sistema; tal estado debe ser estable ante perturbaciones.

Cuando no hay variación espacial en el sistema (2.1), u y v satisfacen

$$u_t = \gamma f(u, v), \quad v_t = \gamma g(u, v). \quad (2.2)$$

Ahora, supongamos que existe un punto de equilibrio (u_0, v_0) que está determinado por la intersección de las ceroclinas del sistema (2.2), las cuales se obtienen a partir de las ecuaciones

$$f(u, v) = 0, \quad g(u, v) = 0. \quad (2.3)$$

Linealizando alrededor del punto (u_0, v_0) y considerando una perturbación de la forma

$$\mathbf{w} = \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix}, \quad (2.4)$$

y suponiendo que el punto (u_0, v_0) es hiperbólico, el teorema de Hartman-Grobman [26] nos garantiza que el sistema (2.2) en una vecindad de (u_0, v_0) es

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w}, \quad A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}. \quad (2.5)$$

Por lo tanto, la solución es de la forma

$$\mathbf{w} = B e^{\lambda t}, \quad (2.6)$$

donde $B \in \mathbb{M}_{2 \times 1}(\mathbb{R})$ y λ es un autovalor de γA .

Calculemos el valor de λ ,

$$|\gamma A - \lambda I| = \begin{vmatrix} \gamma f_u - \lambda & \gamma f_v \\ \gamma g_u & \gamma g_v - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (2.7)$$

o equivalentemente,

$$\lambda^2 - \lambda \operatorname{tr} A + \det A = 0, \quad \text{donde} \quad \operatorname{tr} A = f_u + g_v \quad \text{y} \quad \det A = f_u g_v - f_v g_u, \quad (2.8)$$

de este modo, obtenemos

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2}\gamma \left[(f_u + g_v) \pm \left\{ (f_u + g_v)^2 - 4(f_u g_v - f_v g_u) \right\}^{1/2} \right], \quad (2.9)$$

las cuales son raíces del polinomio característico (2.8). Como el sistema sin difusión tiene que ser linealmente estable en (u_0, v_0) , entonces

$$\text{tr } A = f_u + g_v < 0, \quad \det A = f_u g_v - f_v g_u > 0. \quad (2.10)$$

2.2. Inestabilidad lineal con difusión

Lo siguiente que necesitamos para la aparición de los patrones de Turing, es que en presencia de difusión, el sistema linealizado en el punto de equilibrio (u_0, v_0) debe ser inestable y buscamos las condiciones de inestabilidad ante pequeñas perturbaciones espaciales. Este es un análisis lineal, lo cual impide capturar la amplia gama de inestabilidades que puedan disparar eventos no lineales, por ejemplo: fenómenos de autoreplicación, véase [4, 7, 16, 17].

Ahora, consideremos el sistema de reacción-difusión completo (2.1) y nuevamente linealizando en el estado estacionario (u_0, v_0) , y usando (2.4), tenemos

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w} + D \Delta \mathbf{w}, \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}. \quad (2.11)$$

Proponemos una solución para (2.11) de la siguiente forma:

$$\mathbf{w}(\mathbf{x}, t) = \mathbf{W}(\mathbf{x})T(t), \quad (2.12)$$

donde $T : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}$ y $\mathbf{W} : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^2$. Al sustituir (2.12) en (2.11) se obtiene

$$\mathbf{W}(\mathbf{x})T_t(t) = \gamma A \mathbf{W}(\mathbf{x})T(t) + DT(t)\Delta \mathbf{W}(\mathbf{x}), \quad (2.13)$$

esta última ecuación diferencial vectorial la podemos escribir en el siguiente sistema de ecuaciones

$$W_1 T_t = \gamma(f_u W_1 + f_v W_2)T(t) + T \Delta W_1, \quad (2.14)$$

$$W_2 T_t = \gamma(g_u W_1 + g_v W_2)T(t) + dT \Delta W_2, \quad (2.15)$$

donde W_1 y W_2 son las funciones componentes de \mathbf{W} . La ecuación (2.14) la dividimos por W_1T , mientras que (2.15) la dividimos por W_2T para obtener

$$\frac{T_t}{T} = \gamma(f_u W_1 + f_v W_2) \frac{1}{W_1} + \frac{\Delta W_1}{W_1}, \quad (2.16)$$

$$\frac{T_t}{T} = \gamma(g_u W_1 + g_v W_2) \frac{1}{W_2} + d \frac{\Delta W_2}{W_2}. \quad (2.17)$$

En ambas ecuaciones (2.16) y (2.17), tenemos dos ecuaciones diferenciales de variables independientes diferentes igualas, por ende ambas son iguales a una constante. De esta manera obtenemos

$$T_t = \lambda T, \quad (2.18)$$

$$\lambda W_1 = \gamma(f_u W_1 + f_v W_2) + \Delta W_1, \quad (2.19)$$

$$\lambda W_2 = \gamma(g_u W_1 + g_v W_2) + d \Delta W_2. \quad (2.20)$$

De (2.18) tenemos

$$T(t) = C e^{\lambda t}, \quad (2.21)$$

mientras que de (2.19) y (2.20) podemos formular la siguiente ecuación diferencial vectorial

$$D \Delta \mathbf{W} + \gamma A \mathbf{W} = \lambda \mathbf{W}. \quad (2.22)$$

Para resolver la ecuación anterior, recordemos que el operador de Laplace satisface el siguiente problema de valores propios, también conocida como la ecuación de Helmholtz [3]

$$\Delta \mathbf{W} + k^2 \mathbf{W} = 0, \quad (\mathbf{n} \cdot \nabla) \mathbf{W} = 0, \quad \mathbf{x} \in \partial \Omega, \quad (2.23)$$

donde k es un modo de onda con una función propia asociada. Además, k toma valores discretos, los cuales se pueden enumerar. La ecuación (2.23) es muy conocida en varias áreas de la física como el electromagnetismo y la elasticidad. Asimismo, dicha ecuación generalmente está asociada a la ecuación de onda.

Denotemos $\mathbf{W}_k(\mathbf{x})$ a la autofunción correspondiente al autovalor k . Cada autofunción \mathbf{W}_k satisface (2.23), por ende cumple las condiciones de cero flujo en la frontera, cabe resaltar que estas autofunciones dependen de la forma del dominio Ω como lo podemos ver en [13].

De modo que, en términos de la perspectiva de Fourier, la solución general de (2.11) es de la forma

$$\mathbf{w}(\mathbf{x}, t) = \sum_{k=0}^{\infty} C_k e^{\lambda t} \mathbf{W}_k(\mathbf{x}), \quad (2.24)$$

donde los C_k son los coeficientes de Fourier, λ es el autovalor que es determinado en la solución de la parte temporal y determina el crecimiento temporal (a diferencia de k^2 , el cual está asociado a la parte espacial), además, λ depende de k como veremos en (2.26). Al sustituir (2.24) en (2.11)

$$D\Delta \mathbf{W}_k + \gamma A \mathbf{W}_k = \lambda \mathbf{W}_k. \quad (2.25)$$

Esto nos asegura que las autofunciones W_k de (2.23), son soluciones de (2.22). Ahora, sustituimos (2.23) en (2.25) tenemos que para cada k obtenemos

$$k^2 D \mathbf{W}_k - \gamma A \mathbf{W}_k = -\lambda \mathbf{W}_k$$

Como nos interesan soluciones de \mathbf{W}_k no triviales, tenemos que λ es determinado por las raíces del siguiente polinomio característico

$$p_k(\lambda) = \det(\lambda I - \gamma A + k^2 D) = 0. \quad (2.26)$$

Al sustituir las expresiones de A y de D dadas en (2.5) y (2.11) respectivamente, tenemos que los autovalores λ son funciones que dependen de k y están determinados por las raíces de

$$\begin{aligned} \lambda^2 + \lambda(k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v)) + h(k^2) &= 0, \\ h(k^2) &= dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det A. \end{aligned} \quad (2.27)$$

Debido al teorema de la función implícita, $\lambda = \lambda(k^2)$ y cuando $k^2 = 0$, el sistema (2.27) toma la forma (2.8); por tanto, cuando esto ocurre las condiciones (2.10) son obtenidas.

Recordemos que el punto de equilibrio tiene que ser inestable en presencia de variación espacial, una manera para que esto ocurra es que $\text{Re}[\lambda(k)] > 0$, para algún $k \neq 0$. Esto puede ocurrir cuando el coeficiente del término lineal en (2.27) es negativo, o si $h(k^2) < 0$ para algún $k \neq 0$. A partir de (2.10), tenemos que $f_u + g_v < 0$ y $k^2(1+d) > 0$ para todo $k \neq 0$, esto implica que el coeficiente del término lineal en λ es positivo. Por lo tanto, la única manera de que $\text{Re}[\lambda(k)] > 0$ es que $h(k^2) < 0$ para algún $k \neq 0$. De la expresión de

$h(k^2)$ dada en (2.27), notamos que para que h sea negativo, debe ocurrir que $df_u + g_v > 0$. Tomando en cuenta este hecho y las condiciones de estabilidad (2.10) tenemos que $d \neq 1$. Luego, obtenemos una condición necesaria más no suficiente para que $\text{Re}[\lambda(k)] > 0$.

Para que $h(k^2)$ sea negativo para algún valor k^2 , es necesario además que el mínimo de la función h sea negativo. Supongamos que k^2 es un variable continua y derivemos la expresión de $h(k^2)$ con respecto de k^2 para determinar el mínimo de $h(k^2)$

$$h_{\min} := h(k_m^2) = \gamma^2 \left[\det A - \frac{(df_u + g_v)^2}{4d} \right], \quad (2.28)$$

de donde tenemos que $h(k^2) < 0$, para algún k^2 , si

$$\frac{(df_u + g_v)^2}{4d} > \det A. \quad (2.29)$$

Por otro lado, una bifurcación o cambio abrupto en la topología del sistema en un entorno de (u_0, v_0) , ocurre cuando $h_{\min} = 0$, entonces

$$\det A = \frac{(df_u + g_v)^2}{4d};$$

definamos el coeficiente de difusión crítico (d_c), para obtener

$$d_c^2 f_u^2 + 2(2f_v g_u - f_u g_v) d_c + g_v^2 = 0. \quad (2.30)$$

Asimismo, definimos el modo crítico k_c^2 como sigue

$$k_c^2 := \gamma \frac{d_c f_u + g_v}{2d_c} = \gamma \left[\frac{\det A}{d_c} \right]^{1/2}. \quad (2.31)$$

En la figura 2.1 se muestra cómo varía $h(k^2)$ en función de k^2 para varios valores del parámetro d .

Cuando $d > d_c$ tenemos que $h(k^2) < 0$, de esta manera los modos de onda de interés (aquellos que satisfacen $h(k^2) < 0$) son los $k^2 \in (k_1^2, k_2^2)$, donde

$$k_1^2, k_2^2 := \frac{\gamma}{2d} \left[(df_u + g_v) \pm \left((df_u + g_v)^2 - 4d | \det A | \right)^{1/2} \right], \quad (2.32)$$

los cuales se obtienen a partir de $h(k^2) = 0$.

Los modos de onda que inducen la emergencia de inhomogeneidades espaciales, son los que están entre k_1^2 y k_2^2 , debido a que en estos modos se tiene que $\text{Re}(\lambda(k^2)) > 0$. Todos

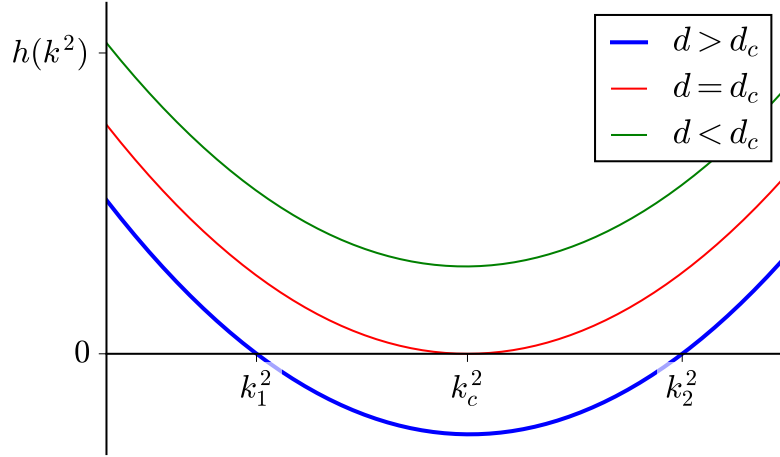


Figura 2.1: Gráfica de $h(k^2)$ definida en (2.27) para la reacción Schnakenberg (1.18), con los siguientes valores $a = 0.2$, $b = 0.5$, $\gamma = 70$ y coeficiente de difusión crítica $d_c = 12.856$.

aquellos modos que no se encuentren en este rango, decaen exponencialmente con el tiempo y se desvanecen. En el límite asintótico, la solución general (2.24) queda de la forma:

$$\mathbf{w}(\mathbf{x}, t) = \sum_{k_1}^{k_2} C_k e^{\lambda(k)t} \mathbf{W}_k(\mathbf{x}). \quad (2.33)$$

Finalmente, las condiciones para asegurar la inestabilidad del punto de equilibrio homogéneo con difusión que necesitamos son

$$d \neq 1, \quad f_u g_v < 0, \quad df_u + g_v > 0, \quad (df_u + g_v)^2 - 4d \det A > 0. \quad (2.34)$$

2.3. Reacción de Schnakenberg

A final del capítulo anterior, mencionamos el modelo de reacción de Schnackenberg y la versión sin dimensión dada en (1.18). Ahora, mostraremos las condiciones para la formación de patrones de Turing.

Consideremos las ceroclinas $f = 0$ y $g = 0$, para obtener el punto de equilibrio del sistema sin difusión, dado por

$$\begin{aligned} u_0 &= a + b, \\ v_0 &= \frac{b}{(a + b)^2}. \end{aligned} \quad (2.35)$$

La matriz jacobiana del sistema sin difusión en el punto de equilibrio (2.35) toma la forma

$$A(u_0, v_0) = \begin{pmatrix} \gamma \frac{b-a}{a+b} & \gamma(a+b)^2 \\ \gamma \frac{-2b}{a+b} & -\gamma(a+b)^2 \end{pmatrix}. \quad (2.36)$$

Las condiciones para la formación de patrones de Turing encontradas anteriormente (2.10) y (2.29), se traducen en

1. $0 < b - a < (a + b)^3$,
2. $(a + b)^2 > 0$,
3. $d(b - a) > (a + b) > 0$,
4. $[d(b - a) - (a + b)^3]^2 > 4d(a + b)^3$.

En el espacio de parámetros (a, b, d) se define una región de valores posibles para la existencia de patrones, dicha región es llamada espacio de Turing (ver Figura 2.2a).

Para ver como se producen las distribuciones espacialmente inhomogéneas, pero estables en el tiempo, consideremos el problema espacial de autovalores (2.23), escogiendo el caso unidimensional en el dominio definido por $x \in [0, p]$,

$$\begin{aligned} W_{xx} + k^2 W &= 0, \\ W_x(0) = W_x(p) &= 0, \end{aligned} \quad (2.37)$$

las soluciones del problema son de la forma

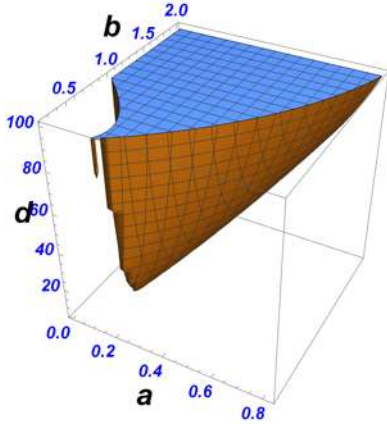
$$W_n(x) = A_n \cos\left(\frac{n\pi x}{p}\right), \quad n \in \mathbb{Z} \quad (2.38)$$

con A_n constantes arbitrarias. Los autovalores son el conjunto discreto de modos de onda dados por:

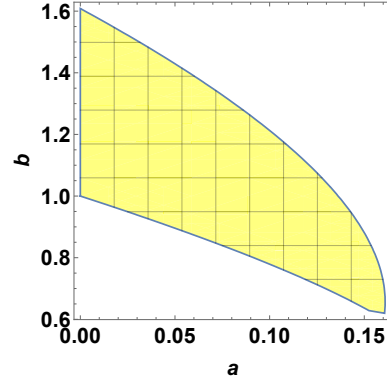
$$k_n = \left(\frac{n\pi}{p}\right). \quad (2.39)$$

Por lo tanto, una vez seleccionados los parámetros a , b , y d , debe elegirse γ de tal manera que el número de onda k se encuentre entre los valores definidos por

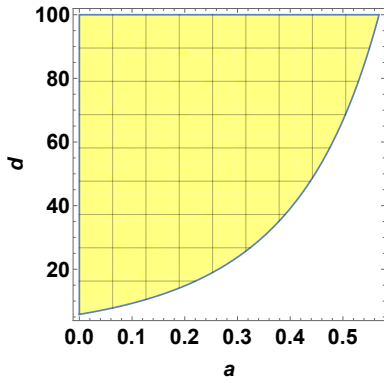
$$\gamma L(a, b, d) = k_1^2 < k_n^2 < k_2^2 = \gamma M(a, b, d), \quad (2.40)$$



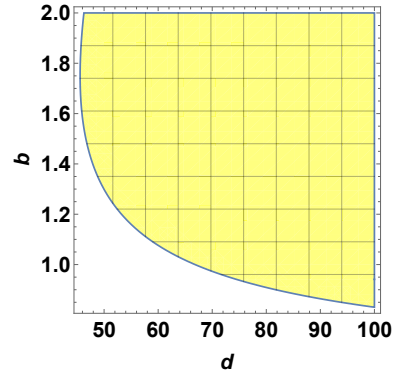
(a) Espacio de parámetros.



(b) Plano $d = 12$.



(c) Plano $b = 1$.



(d) Plano $a = 0.5$.

Figura 2.2: Espacio de Turing de la reacción Schnakenberg y sus proyecciones sobre los planos $d = 12$, $b = 1$ y $a = 0.5$.

con M y L dados por:

$$L = \frac{[d(b-a) - (a+b)^3] - \sqrt{[d(b-a) - (a+b)^3]^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)},$$

$$M = \frac{[d(b-a) - (a+b)^3] + \sqrt{[d(b-a) - (a+b)^3]^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)}.$$
(2.41)

En otras palabras, los modos de la solución se desvanecerán con el tiempo, a menos, que exista al menos un número $n \in \mathbb{Z}$ tal que:

$$\gamma \frac{p^2 L(a, b, d)}{\pi^2} < n^2 < \gamma \frac{p^2 M(a, b, d)}{\pi^2}.$$
(2.42)

Consideremos los siguientes valores de los parámetros

$$a = 0.2, \quad b = 0.5, \quad p = 10, \quad \gamma = 70, \quad d = 100,$$
(2.43)

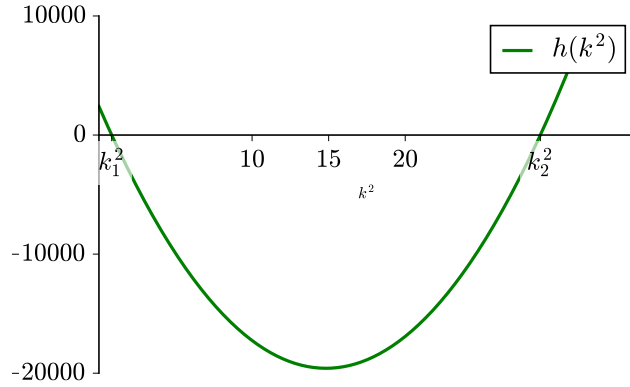


Figura 2.3: Coeficiente independiente $h(k^2)$ del polinomio característico como función de los modos de onda k^2 para el sistema (1.18) con los parámetros (2.43). El mínimo de $h(k^2)$ es muy pequeño por el hecho de elegir $d \gg 1$, y esto indica que la sustancia v se difunde mucho más rápido que la sustancia u .

donde (a, b, d) están en el espacio de Turing.

Para estos valores tenemos que $h(k^2)$ definido en (2.27) toma la forma como la que se ilustra en la figura 2.3, y la solución (u, v) es representada en la figura 2.4. En esta última figura, observamos como se forman patrones para las sustancias representadas por u y v , los cuales persisten en el tiempo.

2.4. Sistema presa-depredador

Consideremos el siguiente modelo presa-depredador con efecto Allee en la presa, y una respuesta funcional tipo Holling II, estudiado en [1], el cual está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

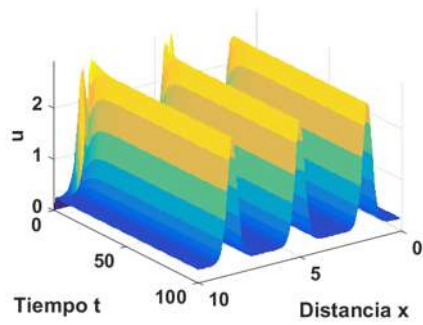
$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{M} - 1\right) - a \frac{NP}{P + ahN}, \\ \frac{dP}{dt} &= e \frac{aNP}{P + ahN} - qP, \end{aligned} \quad (2.44)$$

donde $N(t)$ es la densidad de población de presas al tiempo t , $P(t)$ es la densidad de población de depredadores al tiempo t , e es el coeficiente de conversión y q la tasa de muerte del depredador.

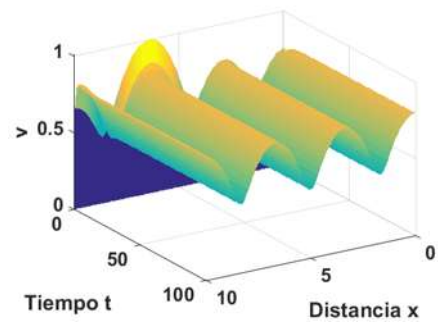
La expresión

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (2.45)$$

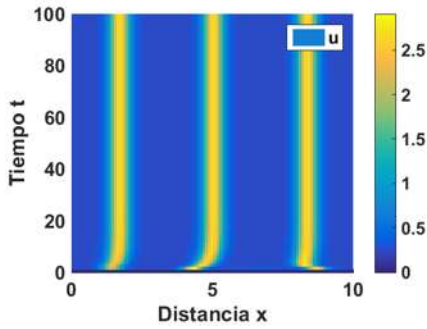
representa la función de crecimiento logístico con tasa de crecimiento r y capacidad de carga



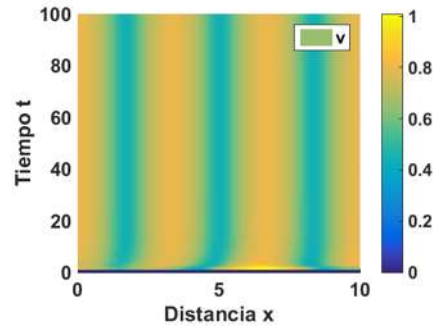
(a) $u(x, t)$



(b) $v(x, t)$



(c) $u(x, t)$



(d) $v(x, t)$

Figura 2.4: $u(t, x)$ y $v(t, x)$ para los parámetros (2.43) y condición inicial $u(0, x) = 0$ y $v(0, x) = 0$.

K ; mientras que el funcional Holling tipo II [9, 11]

$$a \frac{NP}{P + ahN}, \quad (2.46)$$

representa la contribución de la presa consumida por el depredador por unidad de tiempo, con una tasa de ataque total a y tiempo de manipulación h , y será considerada acotada. Finalmente, el parámetro M ($0 < M \ll K$) es el umbral de Allee para la población de las presas en ausencia de depredadores. El efecto Allee, es una característica fenomenológica que puede inducir la extinción de las poblaciones [25, 30]. La propiedad de este fenómeno, es que exista un nivel crítico de la población, tal que la tasa de crecimiento de la población tienda a disminuir dramáticamente si se está por debajo de dicho nivel. Este efecto induce el umbral Allee, que es el que las poblaciones necesitan superar, para sobrevivir y evitar la extinción [5]. De esta manera, el sistema (2.44) es una variación de un modelo propuesto y estudiado en [2, 8, 18, 29]. Es importante destacar, que los parámetros r , a , e , q , h y k son positivos.

El sistema (2.44) puede ser escrito en la forma adimensional y también se puede reducir el número de parámetros mediante la siguiente transformación

$$(U, V, \tau) = \left(\frac{N}{K}, \frac{P}{ahK}, \frac{rK}{M}t \right); \quad (2.47)$$

donde se definen los parámetros

$$(\alpha, \beta, \eta, m) = \left(\frac{aM}{rK}, \frac{eM}{rhK}, \frac{qM}{rk}, \frac{M}{K} \right). \quad (2.48)$$

De esta manera, obtenemos el siguiente sistema dado por

$$\begin{aligned} \frac{dU}{d\tau} &= U(1 - U)(U - m) - \alpha \frac{UV}{U + V}, \\ \frac{dV}{d\tau} &= \beta \frac{UV}{U + V} - \eta V. \end{aligned} \quad (2.49)$$

Nótese que la transformación (2.47), es tal que el determinante de su representación matricial es siempre positiva, por lo tanto, la transformación es biyectiva y preserva orientación. Luego, (2.47) y la reparametrización (2.48) definen un difeomorfismo biunívoco, que preserva orientación entre las órbitas de los sistema (2.44) y las órbitas de (2.49); es decir, los sistemas son topológicamente equivalentes. En particular, el nuevo parámetro $\eta > 0$ está relacionado con la tasa de muerte del nuevo depredador V . El parámetro $\alpha > 0$ jugará el papel de la capacidad de consumo y $\beta > 0$ controla la capacidad del depredador. El parámetro m , con $0 < m \ll 1$, es el umbral de Allee asociado a U en ausencia de depredadores.

El sistema (2.49) está bien definido en el primer cuadrante excepto en el origen. Una interpretación acertada del origen es la ausencia total o la extinción de ambas poblaciones, podemos extender el sistema (2.49) con el origen haciendo un reescalamiento de $t := \tau/(U + V)$, $U + V > 0$. De manera que se obtiene el sistema siguiente

$$\begin{aligned} \frac{dU}{dt} &= U(1 - U)(U - m)(U + V) - \alpha UV, \\ \frac{dV}{dt} &= \beta UV - \eta V(U + V), \end{aligned} \quad (2.50)$$

el cual es topológicamente equivalente al sistema (2.49) y se encuentra definido en $\Omega := \{(U, V) \in \mathbb{R}^2 \mid U \geq 0, V \geq 0\}$.

2.4.1. Puntos de Equilibrio

Ahora, calculemos los puntos de equilibrio para el sistema (2.50), para ello primeramente se definen las funciones

$$\begin{aligned} f(U, V) &:= U(1 - U)(U - m)(U + V) - \alpha UV, \\ g(U, V) &:= \beta UV - \eta V(U + V). \end{aligned} \quad (2.51)$$

Como se mencionó previamente, las ceroquinas determinan los puntos de equilibrio. De esta forma, las raíces de $f(U, V) = 0$ y $g(U, V) = 0$ indican que los puntos de equilibrio son: el origen $P_0 = (0, 0)$, $P_m := (m, 0)$, $P_1 := (1, 0)$ los cuales están sobre el eje horizontal;

$$p_s := \left(\frac{\beta(m+1) - \sqrt{\beta\delta}}{2\beta}, \frac{(\beta - \eta)(\beta(m+1) - \sqrt{\beta\delta})}{2\beta\eta} \right), \quad (2.52)$$

y

$$p := \left(\frac{\beta(m+1) + \sqrt{\beta\delta}}{2\beta}, \frac{(\beta - \eta)(\beta(m+1) + \sqrt{\beta\delta})}{2\beta\eta} \right), \quad (2.53)$$

donde

$$\delta = \delta(m, \beta) := 4\alpha\eta + \beta((m-1)^2 - 4\alpha). \quad (2.54)$$

Observación 1 P_m y P_1 , son puntos de equilibrio en el sistema (2.50) y además se cumplen las siguientes afirmaciones.

1. Si $\beta > \eta$, los puntos P_m y P_1 son inestables.
2. Si $\beta < \eta$, el punto P_1 es inestable y P_m es estable.

En efecto, podemos notar que $f = 0$ y $g = 0$ en p_1 y p_m . Definiendo la matriz jacobiana del sistema (2.50) como

$$A(U, V) = \begin{pmatrix} f_U & f_V \\ g_U & g_V \end{pmatrix}. \quad (2.55)$$

se obtiene,

$$A(1, 0) = \begin{pmatrix} m-1 & -\alpha \\ 0 & \beta - \eta \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad A(m, 0) = \begin{pmatrix} m^2(1-m) & -m\alpha \\ 0 & m(\beta - \eta) \end{pmatrix}.$$

La observación 1, se deriva de aplicar el teorema de Hartman-Grobman, recordando que $0 < m \ll 1$.

Observación 2 Si $\beta > \eta$ y $\delta > 0$, entonces p y p_s son puntos de equilibrio en el primer cuadrante.

Consideremos $0 < m < 1$

$$\begin{aligned} 0 &< \sqrt{\beta}(m+1) - \sqrt{\beta}(1-m), \\ &< \sqrt{\beta}(m+1) - \sqrt{\beta(1-m)^2 - 4\alpha(\beta-\eta)}, \\ &= \sqrt{\beta}(m+1) - \sqrt{\delta}. \end{aligned} \tag{2.56}$$

De esta manera, tenemos el resultado de la observación 2.

Observación 3 Si $\beta > \eta$ y $\delta > 0$, entonces tenemos los siguientes resultados para el sistema (2.50).

1. El punto p_s es una silla.
2. Si $H < 0$ el punto p es estable.
3. Si $H > 0$ el punto p es inestable.

Donde H está definida de la siguiente manera

$$H = H(m, \beta) := \beta\sqrt{\delta} \left((1+m)\sqrt{\beta} - \sqrt{\delta} \right) - 2\eta(b-\eta)(\beta-\alpha). \tag{2.57}$$

Consideremos el determinante de la matriz jacobiana (2.55) en el punto p_s , dado por

$$\det A(p_s) = -\frac{\beta-\eta}{8\beta\eta} \sqrt{\delta} \left[\sqrt{\beta}(m+1) - \sqrt{\delta} \right]^3. \tag{2.58}$$

A partir de (2.56) obtenemos que el $\det A(p_s)$ siempre es negativo, de este modo, se tienen dos autovalores reales de signo distinto de la matriz $A(p_s)$, por tanto p_s es una silla. De igual manera, el determinante de la matriz jacobiana (2.55) en p esta dada por

$$\det A(p) = \frac{\beta-\eta}{8\beta\eta} \sqrt{\delta} \left[\sqrt{\beta}(m+1) + \sqrt{\delta} \right]^3, \tag{2.59}$$

y es claro que siempre es positivo, de tal manera que la estabilidad del punto p dependerá del signo de la traza de la matriz jacobiana

$$\text{tr } A(p) = \frac{\left[\sqrt{\beta}(m+1) - \sqrt{\delta} \right]}{4\beta^{3/2}\eta} H(m, \beta), \tag{2.60}$$

donde $H(m, \beta)$ esta dado por (2.57). De (2.56), tenemos que el signo de la traza depende solamente del signo de H , luego utilizando el Teorema de Hartman-Grobman obtenemos los resultados de la observación 3.

Observación 4 *Note que $P_0 = (0, 0)$ es un punto no hiperbólico estable.*

Para ver este hecho, consideremos la matriz jacobiana en P_0 , es decir

$$A(P_0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.61)$$

lo cual implica que P_0 es no-hiperbólico. Por otro lado, para estudiar la estabilidad de este punto, se utiliza la técnica de blow-up para desingularizar el origen y encontrar la dinámica local a lo largo de curvas invariantes de este punto de equilibrio. Consideremos la siguiente transformación

$$(U, V) = (U_1, U_1 V_2), \quad (2.62)$$

y el reescalamiento del tiempo

$$t \mapsto \frac{t}{U_1}. \quad (2.63)$$

El nuevo campo vectorial está dado de la siguiente manera

$$\begin{aligned} \frac{dU_1}{dt} &= -\alpha U_1 V_2 + U_1(m - U_1)(U_1 - 1)(1 + V_2), \\ \frac{dV_2}{dt} &= V_2(\beta + \alpha V_2 - \eta(1 + V_2) + (U_1 - 1)(U_1 - m)(1 + V_2)). \end{aligned} \quad (2.64)$$

Los puntos de equilibrio del sistema (2.64) son el $(0, 0)$ y $(0, \mu)$ donde

$$\mu = -\frac{\beta + m - \eta}{\alpha + m - \eta} > 0. \quad (2.65)$$

La matriz jacobiana de (2.64) en $(0, 0)$ esta dada por

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} -m & 0 \\ 0 & \beta + m - \eta \end{pmatrix}, \quad (2.66)$$

y en $(0, \mu)$

$$A(0, \mu) = \begin{pmatrix} \frac{\beta(\alpha+m)-\alpha\eta}{\alpha+m-\eta} & 0 \\ -\mu(1+m)(1+\mu) & -(\beta+m-\eta) \end{pmatrix}. \quad (2.67)$$

La condición (2.65), nos proporciona dos casos para la estructura local de los puntos $(0, 0)$ y $(0, \mu)$. Primero, si $\beta + m - \eta > 0$ entonces $\alpha + m - \eta < 0$ (el punto (α, β) está en la región I o II en la figura 2.5) y obtenemos que $(0, 0)$ es una silla y $(0, \mu)$ es un nodo estable de (2.64). Por otro lado, si $\beta + m - \eta < 0$ entonces $\alpha + m - \eta > 0$ (el punto (α, β) está

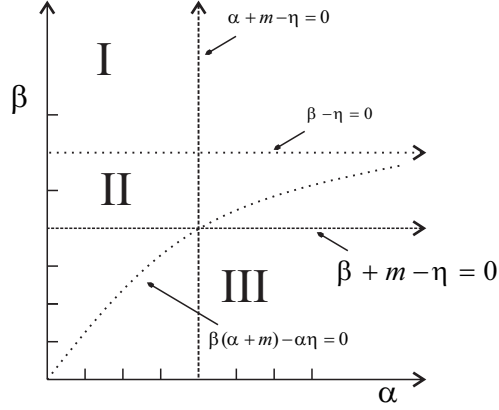


Figura 2.5: Las curvas $\beta(\alpha + m) - \alpha\eta = 0$, $\alpha + m - \eta = 0$, $\beta + m - \eta = 0$ y $\beta - \eta = 0$ en el plano (α, β) .

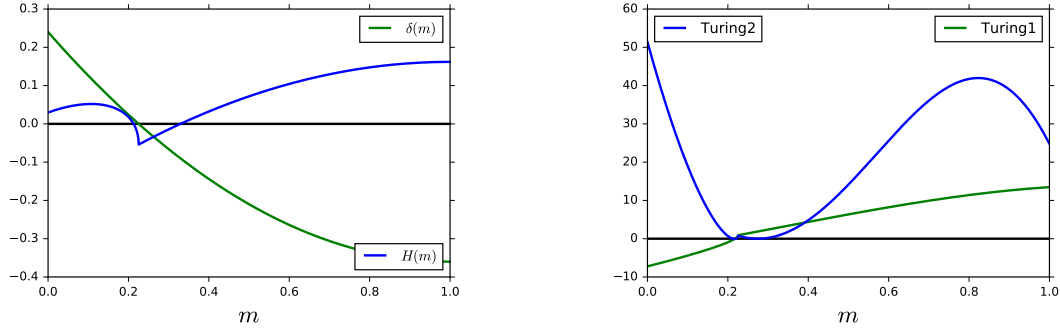
en la región III en la figura 2.5) y obtenemos que $(0, 0)$ es nodo estable y $(0, \mu)$ es una silla de (2.64). En cualquiera de los casos obtenemos una curva atractiva invariante Γ_μ , la cual es tangente al autoespacio asociado al autovalor $\frac{\beta(\alpha+m)-\alpha\eta}{\alpha+m-\eta}$ de $(0, \mu)$. Por lo tanto, volviendo del sistema (2.64) al sistema (2.50), la recta $U_1 = 0$ colapsa en el origen del sistema (2.50), la recta $U_2 = 0$ es transformada a la recta $y = 0$ y la curva Γ_μ es transformada a una curva invariante en el primer cuadrante del sistema (2.50) que pasa a través del origen. La orientación en el primer cuadrante es preservada por las transformaciones (2.62) y (2.63), consecuentemente el origen en (2.50) es localmente estable.

2.4.2. ¿Patrones de Turing?

Para poder realizar la búsqueda de patrones, como los de Turing, necesitamos un sistema reacción-difusión. Por esta razón, consideremos la difusión para el sistema (2.50), y así tenemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial t} &= U(1-U)(U-m)(U+V) - \alpha UV + d \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial V}{\partial t} &= \beta UV - \eta V(U+V) + \frac{\partial^2 V}{\partial x^2}, \end{aligned} \quad (2.68)$$

con $d = d_1/d_2 \ll 1$, d_1 es el coeficiente de difusión de la población U y d_2 el coeficiente de difusión asociada a V . Ahora, $U = U(x, t)$ y $V = V(x, t)$ son densidades de población de presas y depredadores al tiempo t en la posición $x \in [0, L]$.



(a) Funciones $H(m)$ y $\delta(m)$ definidas en (2.57) y (2.54). (b) Condiciones de Turing definidas en (2.70).

Figura 2.6

Debido a la complejidad de las expresiones de los puntos de equilibrio p_s , p y de la forma particular de las funciones f y g definidas en (2.51), se dificulta el cálculo explícito de la región donde los parámetros cumplen las condiciones de Turing (2.34). Por lo tanto, hacer un estudio analítico de este hecho se torna complejo, y por esta razón, realizaremos un estudio numérico a continuación.

Para esto, procedamos a fijar los parámetros

$$\beta = 0.6, \quad \alpha = 0.3, \quad \eta = 0.3, \quad (2.69)$$

y definamos las siguientes funciones provenientes de las condiciones (2.34) evaluadas en el punto p

$$\text{Turing1}(m) := df_u + g_v, \quad (2.70)$$

$$\text{Turing2}(m) := (df_u + g_v)^2 - 4d\det A,$$

las cuales ahora solo dependen del parámetro m . Como vimos en la observación 3, el punto p_s es inestable, por este hecho lo descartamos por no cumplir la primera condición para la aparición de los patrones de Turing.

De las observaciones 2 y 3 tenemos las siguientes condiciones, $\delta(m) > 0$ para tener que p sea un punto de equilibrio en el primer cuadrante y $H(m) < 0$ para que el punto p sea estable. En la figura 2.6a, notamos que estas condiciones no se cumplen.

Podemos hacer un análisis análogo en términos del parámetro β . Tomando el valor del parámetro $m = 0.2$, α , η como antes, y además definiendo las condiciones de Turing como función del parámetro β , podemos realizar la figura 2.7.

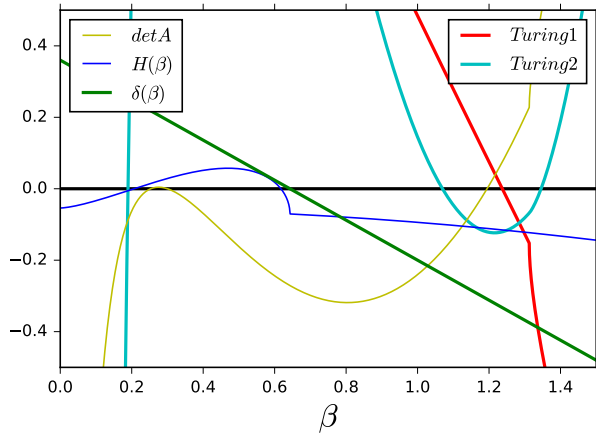


Figura 2.7: Condiciones de Turing en el punto p , $H(\beta)$, $\delta(\beta)$ y $detA$ como funciones del parámetro β .

Esta última figura, muestra que donde las funciones $Turing1(\beta)$, $Turing2(\beta)$ y $\delta(\beta)$ son positivas, $H(\beta)$ también lo es, por lo tanto, p no es un punto estable para el sistema sin difusión (2.50). De esta manera, no se cumplen las condiciones para que ocurran los patrones de Turing.

Estos últimos análisis, no son una prueba concluyente de que el sistema (2.68) no presenta patrones de Turing, pero sí arroja evidencia numéricamente de la ausencia de patrones de Turing en el conjunto de parámetros de interés. Por esta razón, en el siguiente capítulo buscaremos estructuras del tipo onda viajera.

Capítulo 3

Ondas Viajeras

En este capítulo, buscaremos soluciones al sistema (2.68) del tipo onda viajera. Esta solución, desde el punto de vista físico, representa procesos de transición de un punto de equilibrio a otro que se adaptan a las propiedades del medio y una estructura de tipo onda que se desplaza por el espacio, desde las condiciones iniciales, para más detalles ver referencia [10, 33].

3.1. Soluciones tipo onda viajera

Busquemos soluciones del sistema (2.68), del tipo frente de onda viajero de velocidad constante, para ello consideremos

$$U(x, t) = u(\xi), \quad V(x, t) = v(\xi), \quad \xi = x - ct, \quad (3.1)$$

donde c es la velocidad para ambas ondas $u(\xi)$ y $v(\xi)$.

Sustituyendo (3.1) en (2.68), obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\begin{aligned} -cu' &= u(1-u)(u-m)(u+v) - \alpha uv + du'', \\ -cv' &= \beta uv - \eta v(u+v) + v''. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Como $d_1 \ll d_2$, podemos considerar la siguiente aproximación $d = d_1/d_2 = 0$. Esto es equivalente a pensar en un sistema planta-herbívoro donde solo los herbívoros tienen la capacidad de moverse. Debido a esta consideración, podemos escribir (3.2) en un sistema de tres ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{aligned}
u' &= -\frac{u(1-u)(u-m)(u+v) - \alpha uv}{c}, \\
v' &= w, \\
w' &= -cw - \beta uv + \eta v(u+v).
\end{aligned} \tag{3.3}$$

Recordando que los parámetros son como en el capítulo anterior.

3.2. Puntos de equilibrio

Los puntos de equilibrio del sistema (3.3) son $(0, 0, 0)$, $(1, 0, 0)$, $(m, 0, 0)$, $(u_1, v_1, 0)$, $(u_2, v_2, 0)$, donde

$$\begin{aligned}
u_{1,2} &= \frac{1}{2} \left[(m+1) \pm \sqrt{(m-1)^2 - 4\frac{\alpha(\beta-\eta)}{\beta}} \right] \\
v_{1,2} &= u_{1,2} \frac{(\beta-\eta)}{\eta}.
\end{aligned} \tag{3.4}$$

Como u y v representan densidades de población, entonces estas funciones tienen que ser reales y no negativas, de este modo, de (3.4) tenemos las siguientes condiciones

$$\begin{aligned}
\beta &\geq \eta, \\
\beta(m-1)^2 &\geq 4\alpha(\beta-\eta).
\end{aligned} \tag{3.5}$$

Para estudiar los puntos de equilibrio, definimos la matriz jacobiana del sistema (3.3) como sigue

$$J(u, v, w) = \begin{pmatrix} \frac{4u^3+3u^2(v-1)+\alpha v-2uv+m(v-3u^2-2u(v-1))}{c} & \frac{(1-u)u(u-m)-\alpha u}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ -(\beta-\eta)v & -(\beta-\eta)u + 2\eta v & -c \end{pmatrix}. \tag{3.6}$$

Linealizando en una vecindad de $(m, 0, 0)$ tenemos que

$$J(m, 0, 0) = \begin{pmatrix} -\frac{m^2(1-m)}{c} & -\frac{\alpha m}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & -(\beta-\eta)m & -c \end{pmatrix}, \tag{3.7}$$

de donde obtenemos los siguientes autovalores

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -\frac{m^2(1-m)}{c}, \\ \lambda_2 &= \frac{1}{2} \left(-c + \sqrt{c^2 - 4(\beta - \eta)m} \right), \\ \lambda_3 &= \frac{1}{2} \left(-c - \sqrt{c^2 - 4(\beta - \eta)m} \right),\end{aligned}\tag{3.8}$$

asociados a los autovectores

$$\begin{aligned}V_1 &= (1, 0, 0), \\ V_2 &= \left(\frac{-\alpha m}{c\lambda_2 + m^2(1-m)}, 1, \lambda_2 \right), \\ V_3 &= \left(\frac{-\alpha m}{c\lambda_3 + m^2(1-m)}, 1, \lambda_3 \right).\end{aligned}\tag{3.9}$$

Si suponemos que $c^2 - 4(\beta - \eta)m < 0$ tenemos que λ_2 y λ_3 son autovalores complejos, esto implica que en una vecindad de $(m, 0, 0)$ las cantidades v y w están oscilando y toman valores negativos; por lo que tendríamos una contradicción en el sentido de origen biológico que modela el sistema (3.3). De este modo tenemos que

$$c^2 > 4(\beta - \eta)m.\tag{3.10}$$

De esta manera, los autovalores de la matriz jacobiana en $(m, 0, 0)$ son reales y además λ_1 y λ_3 son negativos. Calculemos el signo de λ_2

$$\lambda_2\lambda_3 = 2(\beta - \eta)m > 0,\tag{3.11}$$

entonces, λ_2 también tiene que ser negativo.

Por lo tanto, queda probada la siguiente proposición.

Proposición 1 *El punto $(m, 0, 0)$ es un punto de equilibrio estable.*

La figura 3.1 muestra el retrato fase del sistema (3.3) sobre del el plano $w = 0$ alrededor del punto $(m, 0, 0)$ y observamos que es un nodo estable. Dicha figura se obtiene utilizando el siguiente conjunto de parámetros

$$\alpha = 0.3, \quad \beta = 0.6, \quad \eta = 0.3, \quad c = 0.9, \quad m = 0.2.\tag{3.12}$$

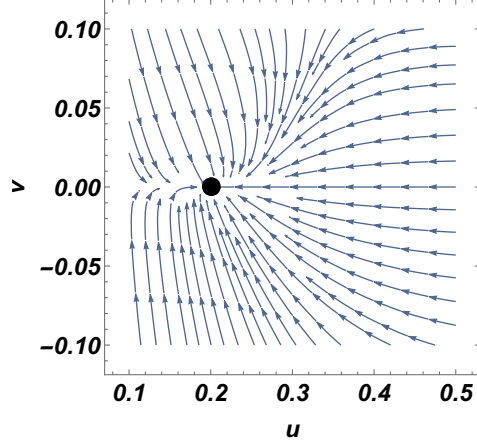


Figura 3.1: Nodo estable en $(m, 0, 0)$ sobre el plano $w = 0$ para los valores de los parámetros (3.12).

De igual manera, considerando la linealización en el punto $(1, 0, 0)$ tenemos la matriz jacobiana

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{(1-m)}{c} & -\frac{\alpha}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & -(\beta - \eta) & -c \end{pmatrix}, \quad (3.13)$$

deduciéndose los siguientes autovalores

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{(1-m)}{c}, \\ \lambda_2 &= \frac{1}{2} \left(-c + \sqrt{c^2 - 4(\beta - \eta)} \right), \\ \lambda_3 &= \frac{1}{2} \left(-c - \sqrt{c^2 - 4(\beta - \eta)} \right), \end{aligned} \quad (3.14)$$

asociados a los autovectores

$$\begin{aligned} V_1 &= (1, 0, 0), \\ V_2 &= \left(\frac{-\alpha}{c\lambda_2 - 1 + m}, 1, \lambda_2 \right), \\ V_3 &= \left(\frac{-\alpha}{c\lambda_3 - 1 + m}, 1, \lambda_3 \right). \end{aligned} \quad (3.15)$$

A partir de la siguiente condición

$$c^2 > 4(\beta - \eta), \quad (3.16)$$

se deduce que los autovalores son reales y además $\lambda_2, \lambda_3 < 0$ y $\lambda_1 > 0$. Como consecuencia de este hecho obtenemos la siguiente proposición

Proposición 2 *El punto de equilibrio $(1, 0, 0)$ es inestable.*

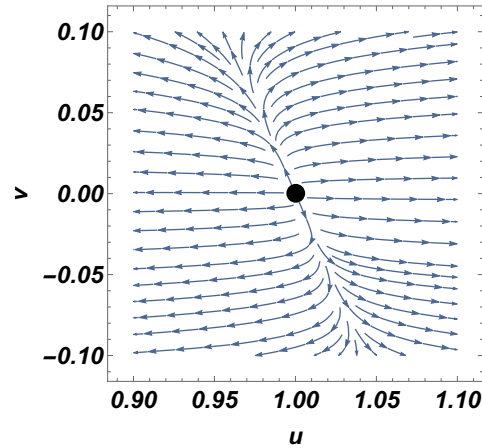


Figura 3.2: Nodo inestable $(1, 0, 0)$ sobre el plano $w = 0$ para los valores de parámetros (3.12).

Teniendo en cuenta que λ_1 es el único autovalor positivo, llegamos al resultado presentado a continuación

Proposición 3 *El autovector V_1 asociado al autovalor λ_1 es el generador del autoespacio inestable en $(1, 0, 0)$.*

Para ilustrar la proposición anterior consideremos los valores de los parámetros (3.12). La figura 3.2 muestra una representación del retrato fase sobre el plano $w = 0$. En dicha figura se observa que el punto $(1, 0, 0)$ es un nodo inestable.

Por otra parte, analicemos el punto de equilibrio $(0, 0, 0)$. Evaluando la matriz jacobiana en este punto, obtenemos

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & -c \end{pmatrix}, \quad (3.17)$$

con lo cual concluimos que el punto de equilibrio es no hiperbólico. De esta forma, necesitamos una estrategia diferente para estudiar este punto. Para ello, basta observar que si $u = 0$ y

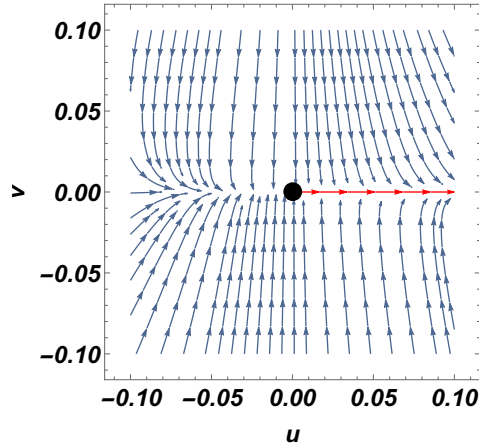


Figura 3.3: Retrato fase en el plano $w = 0$ alrededor de $(0, 0, 0)$ para los valores de los parámetros (3.12). En rojo la variedad inestable sobre el plano $w = 0$.

$w = 0$ el sistema (3.3) se transforma en

$$\begin{aligned} u' &= 0, \\ v' &= 0, \\ w' &= \eta v^2. \end{aligned} \tag{3.18}$$

Esto es, debido a que $\eta > 0$, entonces sobre el eje v tenemos que el campo siempre está apuntando en dirección de $w > 0$. Por lo tanto, queda justificado el siguiente resultado

Proposición 4 *El punto $(0, 0, 0)$ es inestable.*

Con la finalidad de ejemplificar la proposición 4, seleccionamos el conjunto de parámetros dados en (3.12), y construimos la figura 3.3, que muestra el retrato fase alrededor del origen. En dicha figura, la línea roja representa el flujo que sale del origen y por ende se concluye que el origen es inestable.

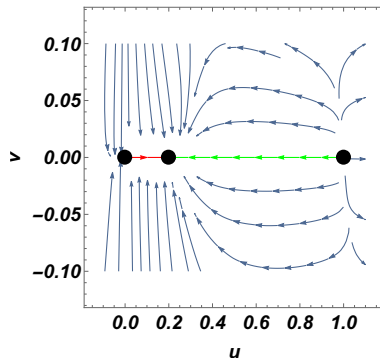


Figura 3.4: Retrato fase en el plano $w = 0$ para los valores de los parámetros (3.12).

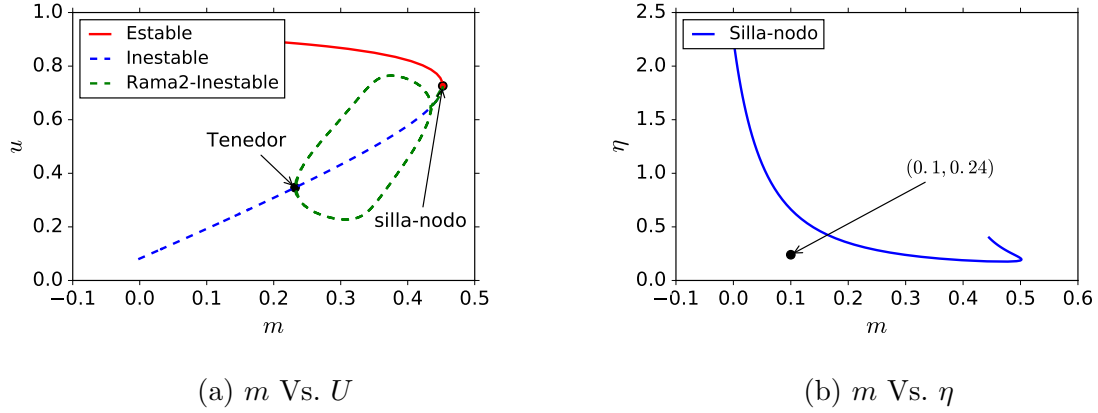


Figura 3.5: Diagramas de bifurcación para los valores de los parámetros (3.19).

Finalmente para cerrar este apartado, mostraremos un panorama más amplio sobre el retrato fase. En la figura 3.4, en rojo tenemos la heteroclina que conecta el punto de equilibrio $(0,0,0)$ con el punto $(m,0,0)$ y en verde la heteroclina que conecta $(1,0,0)$ y el punto $(m,0,0)$, las cuales representan soluciones tipo onda viajera en el sistema (2.68).

Dada, la complejidad de las expresiones para el estudio local del sistema (3.3) en los puntos $(u_1, v_1, 0)$ y $(u_2, v_2, 0)$, haremos algunas exploraciones numéricas.

3.2.1. Análisis de bifurcación

Para el sistema (2.68) consideremos la siguiente elección de parámetros

$$\alpha = 0.1, \quad \beta = 0.4, \quad \eta = 0.1, \quad m = 0.2, \quad d = 0.01. \quad (3.19)$$

Tomando m como el parámetro principal de bifurcación, obtenemos una bifurcación tipo tenedor para $m = 0.2318$ sobre la rama inestable. Mientras que para $m = 0.4523$ el sistema (2.68) presenta una bifurcación tipo silla-nodo, como podemos observar en la figura 3.5a.

En la figura 3.5b, presentamos la continuación numérica sobre el punto silla-nodo, pero variando los parámetros m y η . La curva azul representa una familia de puntos silla-nodo. Dicha curva nos divide el plano de parámetros (m, η) en dos regiones, una que produce puntos de equilibrio estables y la otra inestable. Podemos afirmar que los puntos que están debajo de la curva azul son estables y los que están en la parte superior de la curva son inestables. Para ver esto, consideremos el punto $(0.1, 0.24)$ en la figura 3.5b y los parámetros

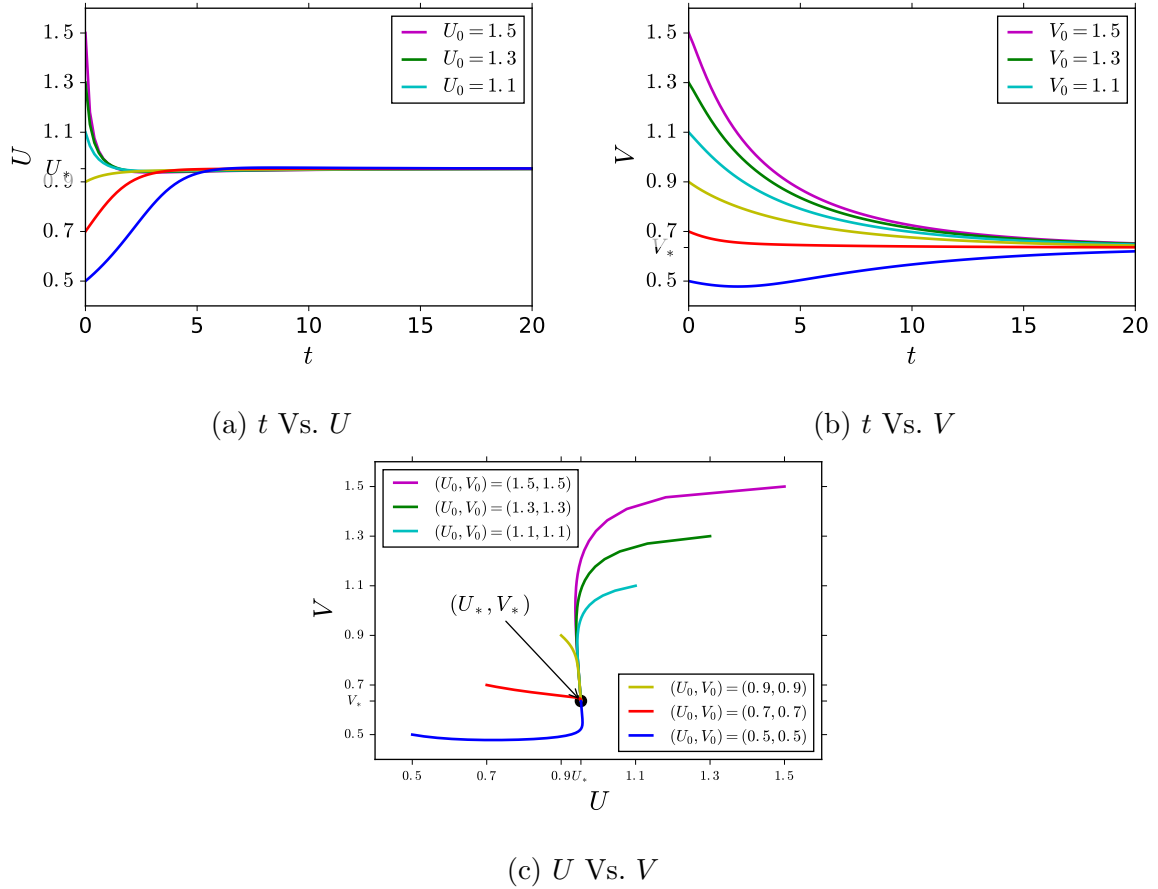


Figura 3.6: Conjunto de soluciones para los parámetros (3.19) y el punto en la figura 3.5b.

(3.19), para obtener el punto de equilibrio del sistema (2.68) siguiente

$$(U_*, V_*) = (0.9531, 0.6354), \quad (3.20)$$

el cual es representado en la figura 3.6. Dicha figura, presenta en diferentes colores, curvas solución del sistema (2.68), para algunas condiciones iniciales. De esta manera, las figuras 3.6a y 3.6b, muestran dichas curvas en las componentes U y V respectivamente, mientras que la figura 3.6c las presenta sobre el plano (U, V) . Notamos que estas curvas convergen al punto (U_*, V_*) definido en (3.20), lo que nos da una evidencia empírica, de que el punto (U_*, V_*) es estable.

Ahora, consideremos a η como parámetro principal de bifurcación para obtener los diagramas de bifurcación de la figura 3.7.

La figura 3.7a, presenta una bifurcación subcrítica tipo tenedor para $m = 0.5565$, mientras que para $m = 2.2630$ y $m = 3.03966$ tenemos bifurcaciones de Hopf, de donde se desprenden

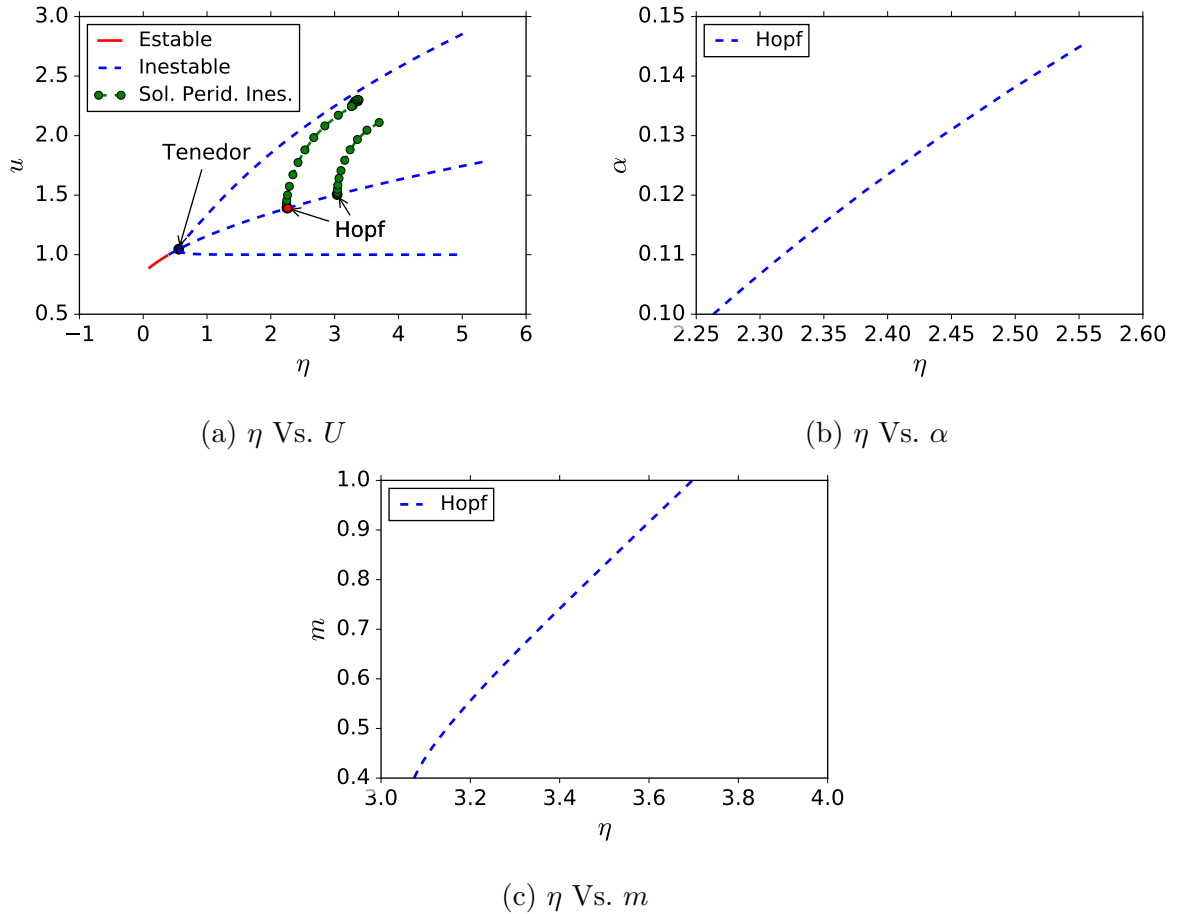
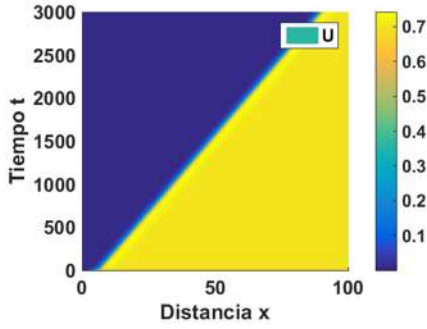
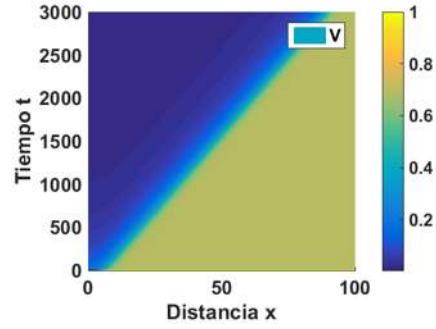


Figura 3.7: Diagramas de bifurcación para los parámetros (3.19), variando η como primer parámetro de bifurcación

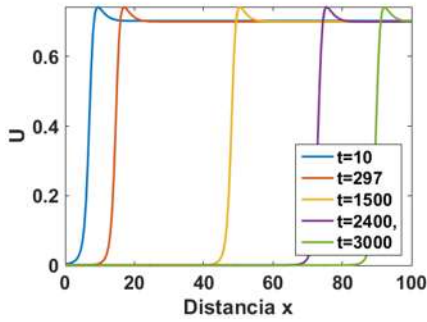
las ramas verdes, que representan soluciones periódicas inestables. Además, las figuras 3.7b y 3.7c, presentan continuación numérica sobre los puntos de bifurcación de Hopf y las curvas azules representan una familia de puntos de bifurcación tipo Hopf variando α y m . Para cada punto en dichas curvas, tendremos una rama de soluciones periódicas inestables. Por otro lado, recordemos que el parámetro η esta relacionado con la tasa de muerte del depredador, y α a la capacidad de consumo del depredador, esto para interpretar la figura 3.7b. En dicha figura, notamos que mientras la tasa de mortalidad de depredador aumenta, la capacidad de consumo debe aumentar para poder mantener el punto de equilibrio. Una interpretación similar se puede hacer a la figura 3.7c, mientras el parámetro m (asociado al umbral allee) aumenta, la tasa de muerte del depredador η debe aumentar para poder mantener el punto de equilibrio.



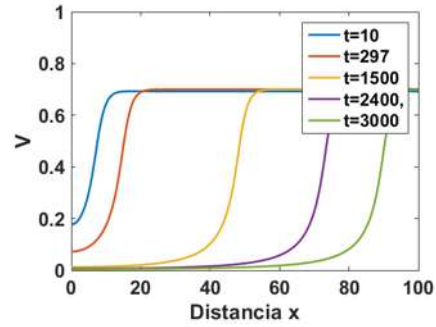
(a) Curvas de nivel espacio-temporales para $U(x, t)$.



(b) Curvas de nivel espacio-temporales para $V(x, t)$.



(c) Perfiles de U para varios valores de t .



(d) Perfiles de V para varios valores de t .

Figura 3.8: $u(t, x)$ y $v(t, x)$ para los parámetros (2.43) y condición inicial (3.21) .

3.3. Simulaciones numéricas

Retomando el conjunto de los valores de los parámetros (3.12), considerando $d = 0.1$ y la condición inicial

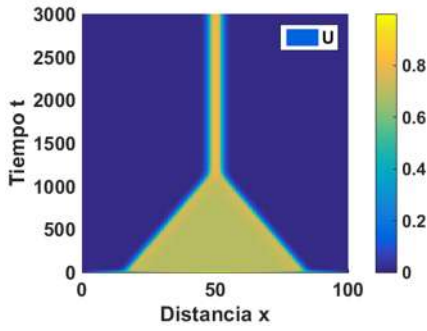
$$u(0, x) = \frac{0.7}{1 + e^{-(x-5)}}, \quad v(0, x) = \frac{1}{1 + e^{-(x-5)}}, \quad (3.21)$$

la solución (U, V) del sistema (2.68) es de la forma frente de onda viajero en ambas componentes. Las figuras 3.8a y 3.8b muestran cómo se mueve dicho frente conforme transcurre el tiempo, mientras que las figuras 3.8c y 3.8d muestran los perfiles de $U(x, t)$ y $V(x, t)$ para varios valores de t .

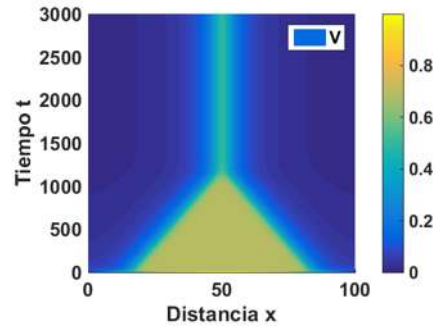
Ahora, con la condición inicial siguiente

$$u(0, x) = \sin\left(\frac{x}{100}\right), \quad v(0, x) = \sin\left(\frac{x}{100}\right). \quad (3.22)$$

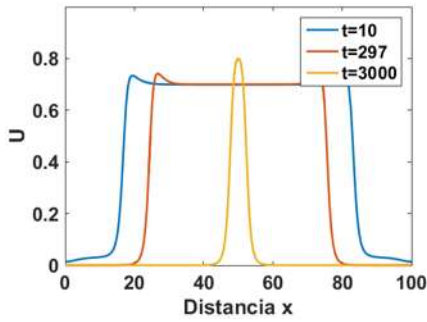
Obtenemos dos frentes que viajan en direcciones opuestas, las cuales colapsan, dando pie a un pulso que persiste en el tiempo, lo que sugiere la existencia de una órbita homoclínica en



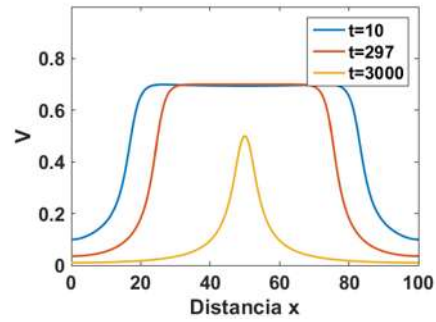
(a) Curvas de nivel espacio-temporales para $U(x, t)$.



(b) Curvas de nivel espacio-temporales para $V(x, t)$.



(c) Perfiles de U para varios valores de t .



(d) Perfiles de V para varios valores de t .

Figura 3.9: Solución $(u(t, x), v(t, x))$ para los parámetros (2.43) y condición inicial (3.22).

el sistema 3.3. En las figuras 3.9a y 3.9b observamos los frentes viajeros para U y V hasta fusionarse y estabilizarse en un pulso en $x = 50$. Mientras que las figuras 3.9c y 3.9d nos muestra como se ve la solución (U, V) para distintos valores de t .

Conclusiones

En este trabajo, se expusieron brevemente las ideas de Turing relacionadas a la emergencia de patrones estacionarios en sistemas de reacción-difusión, asimismo se abordó la reacción de Schnakenberg con el propósito de mostrar la presencia de dichos patrones.

Por otra parte, estudiamos un modelo presa-depredador con efecto Allee en la presa, con respuesta funcional tipo Holling II, en el cual las poblaciones de presas y depredadores se difunden en un espacio unidimensional. Como se analizó en el presente trabajo, la existencia de los puntos de equilibrio es idéntica a la observada con ausencia de difusión en una interacción tipo presa-depredador con un parámetro de control, mejor conocido como parámetro de Allee. Sin embargo, la presencia de los términos difusivos, produjo un cambio drástico en la estabilidad de las soluciones de equilibrio. Dicho de otra forma, en el sistema (2.68), probamos que el origen $(0, 0, 0)$ es inestable, $(m, 0, 0)$ es estable y $(1, 0, 0)$ inestable, mientras que en el sistema sin difusión (2.50) el origen P_0 es estable, P_m inestable y P_1 es estable. Por otro lado, mostramos la existencia de dos órbitas heteroclinas; una de las cuales conectan los puntos $(0, 0, 0)$ y $(m, 0, 0)$, y la otra entre $(m, 0, 0)$ y $(1, 0, 0)$.

La existencia de estas órbitas heteroclinas, induce la existencia de soluciones tipo onda viajera en el sistema (2.68). Estas soluciones se muestran numéricamente. Este tipo de soluciones pueden interpretarse como ondas de persecución y evasión, las mismas ocurren en sistemas donde la presa evade a los depredadores y los depredadores cazan a la presa. De igual manera, como puede verse en el capítulo 3, numéricamente presentamos la dinámica producida por condiciones iniciales que dan lugar a dos soluciones de tipo frente viajero. Estos perfiles tienen la característica de propagarse con la misma rapidez, pero en dirección contraria. Como consecuencia, puede verse en la figura 3.9, se forma una mesa. Esta mesa sugiere la existencia de órbitas cercanas a un ciclo heteroclínico en el sistema (3.3).

Sin embargo, cuando el tiempo es incrementado a órdenes de magnitud de 10^3 , observamos que la mesa colapsa en un pulso que persiste para escalas de tiempo de órdenes superiores. Esto sugiere la existencia de una órbita homoclínica. Para probar que este tipo de soluciones existen, es indispensable probar la existencia de una órbita homoclínica en el sistema (3.3), lo podemos hacer considerando estabilidad local del origen.

Además, como puede observarse en la sección 3.2.1, en los diagramas de bifurcación, observamos la presencia de bifurcaciones de tipo tenedor, silla-nodo y Hopf. La bifurcación tipo silla-nodo dividió el subespacio de parámetros (m, η) en dos regiones; una que produce estados estacionarios estables y otra inestables. Mientras que la bifurcaciones de Hopf, dieron lugar a ramas de soluciones periódicas inestables, las cuales en la práctica no son observables, pero están presentes.

Entre los objetivos a futuro podemos considerar, probar la existencia de soluciones de tipo onda viajera como los resultados numéricos en figura 3.8 y 3.9 sugieren, pero sin hacer la aproximación hecha en (3.2), que proviene de considerar $d_1 \ll d_2$, la cual redujo el sistema de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias al sistema (3.3). También podemos mencionar, con el fin de continuar este trabajo, el estudio de los efectos de la difusión en dimensiones superiores, debido a que en estas dimensiones hay mayor grado de libertad, lo cual podría inducir las soluciones observadas en una dimensión, pero también otro tipo como espirales o rollos, que son estudiadas en el trabajo [23]. Otro cuestión que vale la pena investigar es la estabilidad de este tipo de soluciones y el efecto que el parámetro d tiene en la existencia y en la estabilidad de dichas soluciones.

Bibliografía

- [1] AGUIRRE, P., B, J. D. F., AND GONZÁLEZ-OLIVARESA, E. Bifurcations and global dynamics in a predator–prey model with a strong allee effect on the prey, and a ratio-dependent functional response. *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 16 (2014), 235–249.
- [2] ARDITI, F. B. . G. K. . R. Parametric analysis of the ratio-dependent predator–prey model. *Math. Biol* 43 (2001), 221–246.
- [3] ARFKEN, G. B., WEBER, H. J., AND HARRIS, F. E. *Mathematical Methods for Physicists*, seventh edition ed. 2013.
- [4] AVITABILE, D., BRENA-MEDINA, V. F., AND WARD, M. J. Spot dynamics in a reaction-diffusion model of plant root hair initiation. *arXiv preprint arXiv:1703.02608* (2017).
- [5] BASCOMPTE, J. Extinction thresholds: insights from simple models. *Ann Zool* (2003), 99–114.
- [6] CHEN, W., AND PENG, R. Stationary patterns created by cross-diffusion for the competitor–competitor–mutualist model. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 291, 2 (2004), 550–564.
- [7] CRAMPIN, E. J., GAFFNEY, E. A., AND MAINI, P. K. Reaction and diffusion on growing domains: scenarios for robust pattern formation. *Bulletin of mathematical biology* 61, 6 (1999), 1093–1120.
- [8] DONGMEI XIAO, W. L., AND HAN, M. Dynamics in a ratio-dependent predator–prey model with predator harvesting. *Math. Biol* 61 (1999), 19–32.

- [9] F. BEREZOVSKAYA, G. K., AND ARDITI, R. Parametric analysis of the ratio-dependent predator–prey model. *Mathematical Biology* 43 (2001), 221–246.
- [10] GUO, J.-S., AND WU, C.-H. Traveling wave front for a two-component lattice dynamical system arising in competition models. *Journal of Differential Equations* 252, 8 (2012), 4357–4391.
- [11] GUTIERREZ, A. P. Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: The metabolic pool model as a paradigm. *Ecology* 73 (1992), 1552–1563.
- [12] HAIMIAO LIU, JOHN A. POJMAN, Y. Z. C. P. J. Z. L. Y. A. K. H., AND GAO, Q. Pattern formation in the iodate–sulfite–thiosulfate reaction–diffusion system. *Phys. Chem.* 14 (2012), 131–137.
- [13] HAN, W. Notes on “a separation of the variables method for solving coupled systems of second-order partial differential equations: exact, approximate solutions and error bounds”. *Journal of computational and applied mathematics* 36, 2 (1991), 259–263.
- [14] I. LENGYEL, S. KÁDÁR, I. E. Transient turing structures in a gradient-free closed system. *Science* 259 (1993), 493–495.
- [15] K. LEE, W. D. MCCORMICK, J. E. P., AND SWINNEY, H. L. Experimental observation of self-replicating spots in a reaction–diffusion system. *nature* 369 (1994), 215–218.
- [16] KOLOKOLNIKOV, T., WARD, M. J., AND WEI, J. Pulse-splitting for some reaction–diffusion systems in one-space dimension. *Studies in Applied Mathematics* 114, 2 (2005), 115–165.
- [17] KOLOKOLNIKOV, T., WARD, M. J., AND WEI, J. Spot self-replication and dynamics for the schnakenburg model in a two-dimensional domain. *Journal of nonlinear science* 19, 1 (2009), 1–56.
- [18] KUANG, Y., AND BERETTA, E. Global qualitative analysis of a ratio-dependent predator–prey system. *Math. Biol* 36 (1998), 389–406.

- [19] KYOUNG J. LEE, W. D. MCCORMICK, Q. O., AND SWINNEY, H. L. Pattern formation by interacting chemical fronts. *Science* 261, 5118 (1993), 192–194.
- [20] M. WATZL, A. M. Turing-like spatial patterns in a polyacrylamide-methylene blue-sulfide-oxygen system. *Chem. Phys. Lett* 242 (1995), 273.
- [21] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology I: Spatial An Introduction*, 3 ed. Springer, 2002.
- [22] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, 3 ed. Springer, 2002.
- [23] NICOLA, E. M., BRUSCH, L., AND BÄR, M. Antispiral waves as sources in oscillatory reaction- diffusion media. *The Journal of Physical Chemistry B* 108, 38 (2004), 14733–14740.
- [24] P. DE KEPPEL, V. CASTETS, E. D., AND BOISSONADE, J. Turing-type chemical patterns in the chlorite-iodide-malonic acid reaction. *Physica D* 49 (1991), 161.
- [25] P.A. STEPHENS, W. S. Consequences of the allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends Ecol* 14 (1999), 401–405.
- [26] PERKO, L. *Differential Equations and Dynamical Systems*, third edition ed. Springer.
- [27] Q. OUYANG, H. S. Transition from a uniform state to hexagonal and striped turing patterns. *Nature (London)* (1991).
- [28] SCHNAKENBERG, J. Simple chemical reaction systems with limit cycle behaviour. *Journal of Theoretical Biology* (1979), 389–400.
- [29] SHIGUI RUAN, Y. T., AND ZHANG, W. Versal unfoldings of predator–prey systems with ratio-dependent functional response. *DifereDifferential Equations* 24 (2010), 1410–1435.
- [30] STEPHENS, P. A., SUTHERLAND, W. J., AND FRECKLETON, R. P. What is the allee effect? *Oikos* 87 (1999), 185–190.
- [31] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 237, 641 (1952), 37–72.

- [32] V. CASTETS, E. DULOS, . B., AND KEPPEL, P. D. Experimental evidence of a sustained standing turing-type nonequilibrium chemical pattern. *PHYSICAL REVIEW LETTERS* 64 (1990), 2953.
- [33] WANG, Z.-C., LI, W.-T., AND RUAN, S. Travelling wave fronts in reaction–diffusion systems with spatio-temporal delays. *Journal of Differential Equations* 222, 1 (2006), 185–232.
- [34] WINTER, S. Snow leopards. <https://www.stevewinterphoto.com>, 2013.
- [35] ZUMDAHL, S. S., AND ZUMDAHL, S. A. *Chemistry*, ninth edition ed. Mary Finch, 2014.