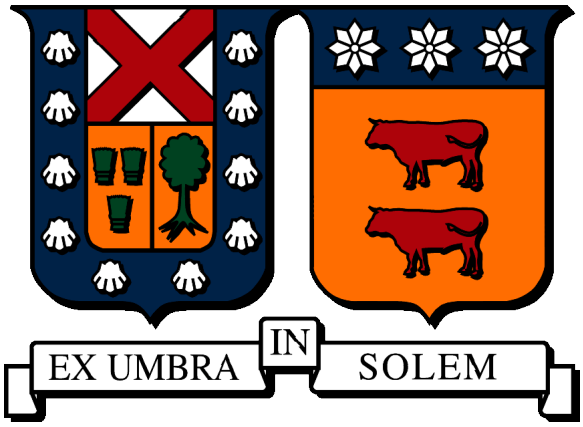
UNIVERSIDAD TÉCNICA
FEDERICO SANTA MARÍA

Departamento de Matemática
Valparaíso-Chile



Dinámica matemática de Wolbachia en mosquitos Aedes aegypti: estrategias de liberación y control del dengue

Tesis presentada por:

Claudio Alejandro Peña Belmar

Como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias, mención Matemática

Director de Tesis: **Pablo Aguirre Olea**

Co-Directora de Tesis: **Olga Vasilieva**

Octubre, 2026

CONSTANCIA DE VALIDACIÓN Y CONFIDENCIALIDAD DE MONOGRAFÍA A REPOSITORIO ACADÉMICO

1.- IDENTIFICACIÓN DEL TRABAJO ACADÉMICO

Tipo de monografía (marcar una opción): ☐ Memoria o trabajo de título ☒ Tesis de Postgrado

Título del trabajo: __Dinámica matemática de *Wolbachia* en mosquitos Aedes aegypti: estrategias de liberación y control del dengue_

Nombre del candidato(a): __Claudio Alejandro Peña Belmar___

Carrera / Grado: _____Magister en Ciencias, mención Matemática_____

Campus: ___Casa Central____ **Departamento:** _____Departamento de Matemática_____

2.- VALIDACIÓN DEL PROFESOR GUÍA/DIRECTOR DE TESIS

Yo, Pablo Aguirre Olea, en mi calidad de profesor(a) guía/director(a) del trabajo académico mencionado anteriormente **DEJO CONSTANCIA** que:

- He revisado esta versión del documento y corresponde a la versión final aprobada del trabajo.
- El trabajo cumple con los requisitos académicos y de formato establecidos por la institución.

3.- EVALUACIÓN DE CONFIDENCIALIDAD POR PROPIEDAD INDUSTRIAL (marcar una opción)

☒ El trabajo **NO contiene** información que amerite confidencialidad y puede ser publicado de inmediato en repositorio con acceso abierto.

☐ El trabajo **CONTIENE** información con potenciales implicancias de propiedad industrial o intelectual y requiere un periodo de confidencialidad (**embargo**) por **(marcar una opción)**:

☐ 6 meses ☐ 12 meses ☐ 2 años ☐ 3 años ☐ 5 años ☐ 10 años

Fundamentación de la necesidad de confidencialidad (obligatorio si se solicita embargo):

_____

_____

_____

4.- FIRMAS

Profesor(a) guía o director(a) de memoria o tesis:

Fecha: 29 octubre 2026 **Firma:** _____

Estudiante o Candidato(a):

Fecha: _____28-10-2026_____ **Firma:** _____

Este formulario debe ser insertado como página 2 de la memoria o tesis, completado y firmado por estudiante y profesor(a) antes de la entrega en portal PRISMA de Biblioteca USM.

TÍTULO DE LA TESIS:

Dinámica matemática de Wolbachia en mosquitos Aedes aegypti: estrategias de liberación y control del dengue.

AUTOR: Claudio Alejandro Peña Belmar

TRABAJO DE TESIS, presentado como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Mención Matemática de la Universidad Técnica Federico Santa María.

COMISIÓN DE TESIS:

Integrantes	Institución
Dra. Olga Vasilieva	Universidad del Valle, Colombia.
Dra. Viviana Rivera	Universidad Arturo Prat, Chile.
Dr. Pedro Gajardo	Universidad Técnica Federico Santa María, Chile.
Dr. Pablo Aguirre	Universidad Técnica Federico Santa María, Chile.

Valparaíso, Octubre 2026.

Resumen

En este trabajo se estudian estrategias de control destinadas a favorecer el establecimiento de *Wolbachia* en poblaciones de *Aedes aegypti*, considerando dos enfoques principales: un control impulsivo basado en un único despliegue y un control en lazo cerrado cuya tasa de liberación depende del estado de la población. El análisis se desarrolla a partir de un modelo bidimensional que describe la interacción entre mosquitos silvestres y portadores de *Wolbachia*. En primer lugar, se estudia el efecto de un único pulso de liberación mediante el análisis de las cuencas de atracción asociadas a los equilibrios de extinción y coexistencia. El estudio de la variedad estable que separa estas cuencas permite caracterizar las condiciones bajo las cuales una liberación instantánea puede conducir al establecimiento de la bacteria. Se demuestra la existencia de un umbral asociado al estado de la población inicial que determina un régimen de inviabilidad del control, en el cual ninguna magnitud de liberación instantánea permite alcanzar la cuenca de atracción de coexistencia.

A continuación, se introduce una estrategia de control en lazo cerrado basada en la densidad poblacional, mediante la cual la tasa de liberación se ajusta dinámicamente de acuerdo con el estado del sistema. Para el sistema controlado se estudian la existencia y multiplicidad de equilibrios de coexistencia, su estabilidad y la dinámica global. Se demuestra la existencia de un umbral para la intensidad del control a partir del cual existe un único equilibrio de coexistencia asintóticamente estable, hacia el cual converge cualquier población inicial no nula. Además, se obtiene una cota analítica para dicho umbral.

Finalmente, se estudian estrategias de control en tiempo finito, considerando el control en lazo cerrado, una aproximación basada en mediciones periódicas del estado del sistema y un control a tasa constante. Se demuestra la existencia de rangos de parámetros para los cuales estas estrategias permiten alcanzar el establecimiento de *Wolbachia* tras un tiempo finito de intervención. Mediante un análisis numérico se compara el esfuerzo mínimo requerido por estas estrategias con el correspondiente al control impulsivo, considerando las cepas *wAlbB*, *wMel* y *wMelPop* bajo distintos niveles de estrés térmico. Los resultados muestran que los controles con retroalimentación mantienen su eficacia en escenarios en los que el control impulsivo pierde viabilidad y que, mediante una adecuada selección de sus parámetros, las estrategias de implementación discreta y a tasa constante pueden alcanzar esfuerzos cercanos a los del control continuo. En particular, la retroalimentación puede conservar la eficacia cuando el control impulsivo deja de ser viable.

Abstract

This work studies control strategies aimed at promoting the establishment of *Wolbachia* in *Aedes aegypti* populations, considering two main approaches: impulsive control based on a single release and closed-loop control whose release rate depends on the population state.

The analysis is based on a two-dimensional model describing the interaction between wild-type mosquitoes and *Wolbachia*-infected mosquitoes. First, the effect of a single release is studied through an analysis of the basins of attraction associated with the extinction and coexistence equilibria. The study of the stable manifold separating these basins makes it possible to characterize the conditions under which an instantaneous release can lead to the establishment of the bacterium. The existence of a threshold associated with the initial population state is established, determining a regime in which the control is infeasible, as no magnitude of instantaneous release can bring the system into the basin of attraction of the coexistence equilibrium.

Next, a closed-loop control strategy based on population density is introduced, whereby the release rate is dynamically adjusted according to the state of the system. For the controlled system, the existence and multiplicity of coexistence equilibria, their stability, and the global dynamics are studied. The existence of a threshold for the control intensity is established, above which a unique asymptotically stable coexistence equilibrium exists and is approached by any nonzero initial population. In addition, an analytical bound for this threshold is obtained.

Finally, finite-time control strategies are studied, considering continuous closed-loop control, an approximation based on periodic measurements of the system state, and constant-rate control. The existence of parameter ranges for which these strategies achieve the establishment of *Wolbachia* after a finite intervention time is established. A numerical analysis is then used to compare the minimum release effort required by these strategies with that of impulsive control, considering the *wAlbB*, *wMel*, and *wMelPop* strains under different levels of thermal stress. The results show that feedback-based controls remain effective in scenarios where impulsive control becomes infeasible and that, with an appropriate choice of control parameters, both the discrete implementation and constant-rate strategies can achieve release efforts close to those of continuous control. In particular, feedback-based control can retain its effectiveness even when impulsive control is no longer viable.

Índice general

Índice de figuras **6**

1. Introducción **10**

2. Marco Teórico **14**

2.1. Sistemas dinámicos y ecuaciones diferenciales en el plano 14

2.2. Equivalencia topológica 16

2.3. Variedades invariantes y cuencas de atracción 17

2.4. Estabilidad estructural y equilibrios no hiperbólicos 19

3. Modelo base: Dinámica global y control impulsivo **22**

3.1. Formulación del modelo y régimenes dinámicos 22

3.2. Estructura global de la separatriz 30

3.3. Control impulsivo y umbrales de liberación 36

4. Aplicación de un control en lazo cerrado **46**

4.1. Motivación y formulación del control 46

4.2. Buena definición y dinámica del equilibrio trivial 47

4.3. Existencia y multiplicidad de equilibrios de coexistencia 59

4.3.1. Umbral crítico γ_m y bifurcación silla–nodo 60

4.3.2. Cotas analíticas para γ_m 69

Precisión de las cotas analíticas 71

4.3.3. Regiones de multiplicidad de equilibrios 72

4.4. Estabilidad y dinámica global 74
4.4.1. Ausencia de órbitas periódicas 74
4.4.2. Estabilidad global de equilibrios de coexistencia 79
Retrato de fase global para la cepa *wAlBb* 84

5. Control poblacional en tiempo finito y análisis numérico **86**
5.1. Estrategias de control en tiempo finito 86
5.1.1. Control denso-dependiente 87
5.1.2. Aproximación operativa al control denso-dependiente 89
5.1.3. Control a tasa constante 93
5.2. Análisis numérico 94
5.2.1. Cepa wAlBb 95
5.2.2. Cepa wMel 99
5.2.3. Cepa wMelPop 101
5.3. Discusión comparativa 104

6. Conclusiones y Proyecciones **106**

Bibliografía **109**

Índice de figuras

2.1. Operador de evolución φ y trayectoria de una órbita en el plano. 15

2.2. Órbita periódica $\gamma \subset \mathbb{R}^2$ que pasa por el punto x_0. Aquí x^* corresponde a un punto de equilibrio. 15

2.3. Conjuntos α-límite y ω-límite de $x_0 \in \Omega$. 16

2.4. Conjugación topológica entre un sistema y su linealización en una vecindad de un equilibrio hiperbólico $x^* \in \Omega$. 17

2.5. Variedades invariantes locales de un punto de equilibrio hiperbólico x^*. . . . 18

2.6. Representación geométrica de un *blow-up* polar: desingularización del origen del sistema $\dot{x} = x(x^2 - 4y^2)$, $\dot{y} = y(y^2 - 4x^2)$ mediante su expansión en la variedad excepcional $E = \{0\} \times \mathbb{S}^1$. 20

3.1. Región $\mathcal{R}_2$ en el espacio de parámetros (η, ν, ω) para las cepas *wMel* en (a_1) y (b_1); *wAlbB* en (a_2) y (b_2); *wMelPop* en (a_3) y (b_3). Las curvas L_k delimitan el borde de $\mathcal{R}_2$ para valores fijos de estrés térmico: $\omega_1 = 0.0001$ (L_1), $\omega_2 = 0.002$ (L_2) y $\omega_3 = 0.004$ (L_3). El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. . . 27

3.2. Retrato de fases global para las cepas *wMel* en (a_1), *wAlBb* en (a_2) y *wMelPop* en (a_3). El conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. 29

3.3. Diagrama de la compactificación de Poincaré del plano. 32

3.4. Bosquejo de la variedad estable global $W^s(P_+)$ en el disco de Poincaré. El conjunto $\alpha(W_2^s(P_+))$ es el equilibrio p_y. $\mathcal{F}_0$ representa un fragmento de la nulclina $\{\dot{x} = 0\}$. 35

3.5. Retrato de fase global con la componente y en escala logarítmica $(\log_{10})$ y representación del umbral crítico M para la cepa *wMelPop* $(\omega = 0.00028)$, el resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. El punto $(M, \bar{y}) \in W^s(P_+)$ satisface $\dot{x} = 0$. Las nulclinas se representan mediante líneas discontinuas. . 38

3.6. Paneles (a_1)–(a_3) muestran el umbral M y los paneles (b_1)–(b_3) el conjunto $\Omega_{x_\#}$ al variar ω, ambos con eje vertical en escala logarítmica. Para la cepa *wMel* en (a_1) y (b_1), se tiene $\omega_1 \approx 0.0062$, $\omega_2 \approx 0.00631$; *wAlBb* en (a_2) y (b_2), con $\omega_1 \approx 0.00463$, $\omega_2 \approx 0.00522$; *wMelPop* en (a_3) y (b_3), con $\omega_1 \approx 2.96 \times 10^{-4}$, $\omega_2 \approx 1.15 \times 10^{-3}$. El punto naranja señala la colisión de los umbrales $y^1_{x_\#}$ e $y^2_{x_\#}$ en ω_1, donde $M = x_\#$, marcando el fin de la viabilidad de la estrategia, mientras que ω_2 marca el borde de la región paramétrica $\mathcal{R}_2$. El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. 39

3.7. Esfuerzo mínimo de control mediante despliegue instantáneo en función de los parámetros ω, η y ν, para el valor del factor demográfico relativo de individuos infectados con la cepa *wAlBb*, $r_\omega = \rho_w/\rho_n = \delta_n/\delta_w = 0.8$ sujeta a una población inicial en el equilibrio de extinción $P_\# = (x_\#, 0)$. En (a) se varía ω; en (b) y (c) se varían η y ν, respectivamente, para distintos valores fijos ω_k, $k = 1, \ldots, 6$. Los valores de ω_k y del resto de parámetros se indican en las tablas 3.1 y 3.2. Los puntos naranjos (resp. cruces rojas) indican el valor del parámetro para el cual el control deja de ser exitoso cuando se satisface $M \leq x_\#$ (resp. cuando ocurre una bifurcación *silla-nodo* que elimina el equilibrio de coexistencia y conduce a la región de extinción I). 42

3.8. Análogo a la Figura 3.7, para los valores de parámetros de la cepa *wMel* con $r_\omega = 0.9$, los cuales se indican en las tablas 3.1 y 3.2. 43

3.9. Análogo a la Figura 3.7, para los valores de parámetros de la cepa *wMelPop* con $r_\omega = 0.5$, los cuales se indican en las tablas 3.1 y 3.2. En (b) y (c) se utiliza escala logarítmica para R_m. 44

4.1. Retrato de fase cualitativo para el campo $H_{u,v}$ en (a) y $H_{u,v}$ en (b). 51

4.2. Retrato de fase cualitativo en un entorno de $v = 0$ del sistema $V^2_{u,v}$ en (a) y $V^2_{u,v}$ en (b). 52

4.3. Retrato de fase del sistema (4.2.2) en (a) y de (4.2.1) en (b). 52

4.4. Retrato de fase de la compactificación de Poincaré del sistema (4.1.1). 53

4.5. Comportamiento de (4.1.1) en una vecindad del origen cuando $\theta^*_i \in \mathbb{R}$, $Q_y > N(\Theta^*_i)$, $\forall i$. En (a) el sistema en coordenadas polares (4.2.11), en (b) el cono de escape $\mathcal{S}$ en (4.1.1). 58

4.6. Comportamiento cualitativo en una vecindad del origen cuando $\Lambda_\Theta = \{\theta^*_i\}$, $Q_y > N(\Theta^*_i)$. En (a) el sistema en polares (4.2.11), en (b) el sistema (4.1.1). 58

4.7. Bosquejo de las funciones $a_1^{\pm}, a_2^{\pm}$ para $v > v_+$ cuando $\frac{d\Delta_1}{dz}(z_+) > 0$. Los puntos negros corresponden a las soluciones de la ecuación (4.3.7). 66

4.8. Bosquejo de las funciones $a_1^{\pm}, a_2^{\pm}$ para $v > v_+$, asumiendo $\frac{d\Delta_1}{dz}(z_+) < 0$. . . . 68

4.9. Diagramas de fase ilustrando la dinámica del sistema (4.1.1) en un entorno del valor crítico $\gamma_m \approx 3.6183$. En (a) $\gamma = \gamma_m - 5 \times 10^{-5}$, mientras que en (b) $\gamma = \gamma_m + 5 \times 10^{-5}$. Las curvas $\mathcal{F}_d$ y $\mathcal{G}_d$ son las nulclinas. Se fijó $\omega = 0.0001$, $\eta = 0.98$, $\nu = 0.99$ y el resto de parámetros según la Tabla 3.1 para la cepa *wAlBb*. 69

4.10. Bosquejo de las funciones $a_1^{\pm}, a_2^{\pm}$ para $\gamma > \bar{\gamma}_m > \gamma_m$. Aquí P_1 corresponde a la única solucion de la ecuación (4.3.7). 71

4.11. Cantidades γ_m y $\bar{\gamma}_m$ para la cepa *wAlBb* en función de ω en (a_1) y (a_2); ν en (b_1) y (b_2); η en (c_1) y (c_2). El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1, para los cuales $\omega^* \approx 0.0052$, $\nu^* \approx 0.8713$, $\eta^* \approx 0.5002$. 72

4.12. Proyección de la condición (4.4.3) sobre (T, ω, γ). La región verde indica cumplimiento del Teorema 4.4.1. El eje horizontal representa el factor de escala T, tal que $\rho_w = T\rho_n$ y $\delta_w = \delta_n/T$. En (a) se tiene $(\rho_n, \eta, \nu) = (4.55, 0.98, 0.99)$, en (b) $(\rho_n, \eta, \nu) = (4.55, 0.5, 0.5)$, mientras que en (c) $(\rho_n, \eta, \nu) = (2, 0.5, 0.5)$. Parámetros base: $\delta_n = 0.03$, $\sigma = 7.14 \times 10^{-4}$. 78

4.13. Retratos de fase de la cepa *wAlBb*. En (a) $\gamma = 1 \in \Gamma_3$ y en (b) $\gamma = 10 \in \Gamma_1$. Aquí $\gamma_m \approx 3.6183$, $\omega = 0.0001$ y el resto de parámetros se mantuvo fijo según la Tabla 3.1. 85

5.1. Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wAlBb* en función de γ. γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1 con $\omega = 0.005$. 95

5.2. Control en lazo cerrado $\mathcal{C}_1$ para la cepa *wAlBb*. En (a) se muestran distintas curvas $\gamma(\omega)$ y en (b) el tiempo asociado a cada una. En (c) y (d) se representa el esfuerzo total $R_{\mathcal{C}_1}$ para $\gamma \leq \gamma_1(\omega)$ y $\gamma \geq \gamma_1(\omega)$, en cada caso el sentido de la flecha indica la dirección creciente de γ para cada ω. $R_0(\omega)$ corresponde al total desplegado por el control impulsivo $\mathcal{C}_0$ para cada ω fijo. Aquí $\omega_* = 5.18 \times 10^{-3}$ es el extremo de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$, el resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. 97

5.3. Comparación de controles $\mathcal{C}_i$, $i = 0, 1, 2, 3$, para la cepa *wAlBb*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro. 98

5.4. Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wMel* en función de γ. La cantidad γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1 con $\omega = 0.005$. 99

5.5. Comparación de controles $\mathcal{C}_i$, $i = 0, 1, 2, 3$, para la cepa *wMel*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro. 100

5.6. Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wMelPop* en función de γ. La cantidad γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. En (a) se fijó $\omega = 0.0001$, donde $\gamma_1 = 337$ y $\bar{\gamma}_m = 951.5$; en (b) $\omega = 0.0009$, donde $\gamma_1 = 400$ y $\bar{\gamma}_m = 1372.78$. 102

5.7. Total de individuos desplegados para la cepa *wMelPop* en función de ω bajo la escala logarítmica $T(R) = \log_{10}(R - 23000)$. R_0 corresponde al despliegue instantáneo $\mathcal{C}_0$, mientras que R_1 el control denso-dependiente óptimo. En celeste otros $R_{\mathcal{C}_1}$ para distintos $\gamma > \gamma_1$, la flecha indica el sentido de crecimiento de γ para cada ω. En $\omega = \omega_0$ se tiene $M = x_{\#}$, donde M es definido en el Teorema 3.3.1. 102

5.8. Comparación de controles $\mathcal{C}_i$, $i = 1, 2, 3$, para la cepa *wMelPop*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro. 103

Capítulo 1

Introducción

La modelación matemática permite abstraer sistemas complejos y estudiar su comportamiento bajo diversas condiciones. En particular, los modelos de dinámica poblacional son fundamentales en epidemiología para describir procesos de crecimiento y competencia, caracterizando matemáticamente los regímenes de coexistencia o extinción de las especies de estudio [12, 27].

El control de enfermedades vectoriales es un desafío global por su alta morbilidad. El dengue, transmitido por mosquitos *Aedes*, es la arbovirosis de más rápida propagación a nivel mundial; tras alcanzar un récord histórico de 14.6 millones de casos reportados en 2024, se estima que actualmente 5.6 mil millones de personas —más de la mitad de la población mundial— están en riesgo de infección [23]. Su gravedad reside en la existencia de brotes masivos que saturan sistemas sanitarios y en el riesgo de evolucionar a dengue grave, complicación potencialmente mortal caracterizada por choque, hemorragias o daño orgánico. Además, factores como el cambio climático y la urbanización acelerada han facilitado su expansión hacia regiones previamente no endémicas [7, 21, 25].

Sin tratamientos antivirales ni vacunas universales eficaces, el combate al vector persiste como la estrategia fundamental de prevención contra brotes epidémicos. En este contexto, la bacteria *Wolbachia pipientis* destaca como una de las intervenciones biológicas más prometedoras. Este endosimbionte intracelular, presente naturalmente en el 40 % de los insectos pero ausente en *Aedes aegypti*, al ser introducido en mosquitos portadores de dengue genera dos efectos cruciales: reduce la aptitud biológica y vida media del mosquito, y bloquea la replicación viral, disminuyendo la competencia vectorial [26, 40]. Por tanto, el objetivo de la intervencion con este endosimbionte es lograr el reemplazo poblacional: un proceso donde los mosquitos silvestres son sustituidos gradualmente por portadores de *Wolbachia*, mitigando

así la incidencia de la enfermedad en humanos.

El éxito de este reemplazo depende de dos fenómenos biológicos fundamentales. Primero, la transmisión materna (MT), que es la vía de herencia de *Wolbachia* donde las hembras infectadas traspasan la bacteria a su descendencia. Segundo, la incompatibilidad citoplasmática (CI), un rasgo reproductivo que impide la eclosión de los huevos de hembras sanas al aparearse con machos infectados, eliminando gradualmente a los mosquitos silvestres [6, 35]. No obstante, estos procesos son sensibles al clima: temperaturas cíclicas (26–37°C) degradan la carga bacteriana, debilitando la CI y la MT, lo que limita la propagación de la bacteria en regiones cálidas [33].

Matemáticamente, esta dinámica se describe mediante sistemas de EDOs que modelan la evolución de dos poblaciones en competencia por recursos. No obstante, esta relación trasciende el esquema competitivo usual; debido a la transmisión maternal (MT), la población de mosquitos con *Wolbachia* se beneficia de la densidad de población silvestre, mientras que el estrés térmico genera un flujo unidireccional de individuos que pierden la bacteria y transitan al estado silvestre. Este proceso rompe la estructura de una competencia estándar, dando lugar a una dinámica de invasión poblacional que combina competencia por recursos e interferencia reproductiva.

Tradicionalmente, se han considerado escenarios donde las hembras infectadas transmiten Wolbachia a toda su descendencia (MT perfecto) y la CI impide completamente la eclosión de los huevos en cruces entre machos infectados y hembras sanas (CI perfecto). Bajo este marco, los sistemas dinámicos que se han usado en este contexto se caracterizan por la existencia de una variedad invariante (separatriz) que divide nítidamente las cuencas de atracción de la extinción y el reemplazo total de la bacteria [19, 20]. Por otro lado, la incorporación de fallos biológicos y estrés térmico altera la topología del espacio de fases. Específicamente, en [30, 38, 39] se mostró que la sinergia de estas imperfecciones rompe la posibilidad de un reemplazo total, forzando al sistema hacia una dinámica polimórfica donde el equilibrio de fijación es sustituido por un estado estable de alta prevalencia en coexistencia con la población silvestre.

Por otro lado, en [24] se observó que la eficacia del reemplazo depende de la tolerancia térmica específica de cada cepa y resalta la necesidad de ajustar el cronograma de las liberaciones a las fluctuaciones de temperatura anuales para maximizar la probabilidad de éxito. Asimismo, en [29] se resaltó que el desempeño térmico y la alta fidelidad de transmisión de ciertas cepas pueden permitir la invasión incluso en ausencia de CI. En [30] se plantea un modelo bidimensional simplificado que preserva la dinámica observada en sistemas más

complejos. En este trabajo se derivan condiciones que definen la región de persistencia de *Wolbacha*. Solo bajo estas condiciones, donde la CI y MT son suficientemente altas frente al estrés térmico, se garantiza la existencia de un equilibrio de alta densidad de infectados estable, y por ende es posible el asentamiento de *Wolbachia* a largo plazo.

En cuanto a los métodos de intervención, existen enfoques de lazo abierto basados en liberaciones únicas o periódicas para desplazar la frecuencia de infección sobre un umbral crítico [16, 20]. Esta línea se ha formalizado mediante modelos impulsivos que determinan las condiciones de frecuencia y magnitud de carga necesarias para asegurar el reemplazo poblacional [15, 18], integrando incluso el impacto del estrés térmico sobre la pérdida de infección entre pulsos [4]. Por otro lado, ante la rigidez de estos esquemas preprogramados, el lazo cerrado permite ajustar las liberaciones a la dinámica poblacional en tiempo real mediante retroalimentación [8]. Bajo esta premisa, diversos estudios han optado por un análisis de control óptimo, con el fin de minimizar tanto el esfuerzo de liberación como el tiempo necesario para alcanzar el asentamiento de la bacteria [2, 3, 9, 10]. Pese a los avances en la caracterización de cada estrategia por separado, según la revisión bibliográfica realizada, no se han identificado estudios que contrasten sistemáticamente el desempeño de los esquemas de lazo abierto y cerrado cuando los parámetros del sistema se aproximan a las fronteras del dominio de biestabilidad. Específicamente, bajo escenarios con una baja intensidad de CI y MT, en conjunto con una elevada tasa de pérdida de infección por estrés térmico.

El objetivo de esta tesis es analizar la robustez de distintas estrategias de control para el asentamiento de *Wolbachia*, utilizando el marco bidimensional propuesto por Orozco-Gonzales [30], y determinar cómo las limitaciones biológicas y el estrés térmico afectan su eficacia. Bajo este modelo, se busca responder: frente a limitantes extremas, ¿mantienen las estrategias de lazo abierto y cerrado la misma viabilidad, o la adversidad induce una pérdida de eficacia que hace fracasar al control impulsivo mientras controles con retroalimentación prevalecen?

Se hipotetiza que ambas intervenciones presentan distinta resiliencia. Se postula la existencia de un umbral a partir del cual el control impulsivo pierde eficacia por la inaccesibilidad de la separatriz mediante este tipo de control. En contraste, el lazo cerrado mantendría su eficacia al deformar activamente las cuencas de atracción mediante el ajuste denso-dependiente. Para contrastar esto, se proponen tres objetivos: 1) caracterizar la deformación del espacio de fases ante imperfecciones biológicas y estrés térmico; 2) evaluar las limitaciones estructurales del control impulsivo; y 3) analizar el desempeño de un control denso-dependiente cuando el lazo abierto fracasa.

Esquema de la memoria

Esta memoria se organiza en dos bloques principales. El primer bloque, que comprende los Capítulos 2 y 3, establece los fundamentos teóricos y el comportamiento del sistema bajo intervenciones puntuales. El Capítulo 2 presenta los conceptos de sistemas dinámicos esenciales para el trabajo, con énfasis en la teoría de bifurcaciones, variedades invariantes y el estudio de las cuencas de atracción. El Capítulo 3 introduce el modelo de invasión por Wolbachia y analiza su dinámica global ante la presencia de imperfecciones biológicas y térmicas. En este apartado se estudia el control impulsivo mediante un único despliegue inicial y se caracteriza formalmente cómo las deformaciones del espacio de fases comprometen su viabilidad.

El segundo bloque se dedica al diseño y evaluación de estrategias de control en lazo cerrado y comparación numerica. En el Capítulo 4 se plantea y estudia analíticamente un esquema de control en lazo cerrado basado en la densidad poblacional. Se analiza su capacidad para deformar activamente las cuencas de atracción y garantizar el asentamiento de la bacteria incluso bajo condiciones adversas. El Capítulo 5 desarrolla un análisis numérico comparativo que contrasta el desempeño de las estrategias de lazo abierto y cerrado, junto con otros esquemas de intervención. En particular, se evalúa la resiliencia de cada método frente al estrés ambiental y se cuantifica su eficiencia en términos de costo y esfuerzo de liberación. Finalmente, se presentan las conclusiones del trabajo y se proponen futuras líneas de investigación.

Capítulo 2

Marco Teórico

El objetivo de este capítulo es presentar el marco teórico necesario para el desarrollo de esta tesis, centrado en el estudio de sistemas dinámicos definidos en el plano. Se introducen las nociones fundamentales de sistemas dinámicos autónomos, incluyendo flujos, órbitas y conjuntos invariantes, que permiten describir cualitativamente la dinámica en el espacio de fase bidimensional. Luego, se aborda la equivalencia topológica como criterio de comparación entre sistemas, junto con el estudio de variedades invariantes y conjuntos límite. Finalmente, se presentan herramientas para el análisis cualitativo avanzado, como el método de blow-up y la teoría de bifurcaciones, orientadas a la desingularización y clasificación de equilibrios en $\mathbb{R}^2$. En general, se omiten demostraciones, remitiendo a la literatura especializada.

2.1. Sistemas dinámicos y ecuaciones diferenciales en el plano

El estudio de fenómenos que evolucionan en el tiempo en un contexto bidimensional encuentra su formalización en la teoría de sistemas dinámicos planos [5]. En esta tesis nos enfocaremos en sistemas generados por ecuaciones diferenciales autónomas de la forma

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \Omega \subset \mathbb{R}^2, \tag{2.1.1}$$

donde $f : \Omega \to \mathbb{R}^2$ es un campo vectorial de clase C^r, $r \geq 1$. Bajo esta hipótesis de regularidad, el **Teorema de Existencia y Unicidad** [31] establece que para toda condición inicial $x_0 \in \Omega$ existe una única solución $x(t)$ definida en un intervalo maximal de tiempo $I(x_0)$. Esto permite definir un flujo local $\varphi^t(x_0)$, entendido φ como una aplicación continua llamada **Operador de evolución** que satisface la propiedad de semigrupo (véase Figura 2.1):

$$\varphi^0(x) = x, \qquad \varphi^{t+s}(x) = \varphi^t(\varphi^s(x)).$$

A partir de este flujo, definimos la **órbita** o **trayectoria** de un punto $x_0 \in \Omega$ como el conjunto de puntos trazados por la solución en el tiempo: $\mathcal{O}(x_0) = \{\varphi^t(x_0) : t \in I(x_0)\}$. Debido a la unicidad de soluciones en el plano, las órbitas no pueden cruzarse, lo que permite particionar el espacio de fase en trayectorias disjuntas. Esta colección completa de órbitas se denomina **retrato de fase**.

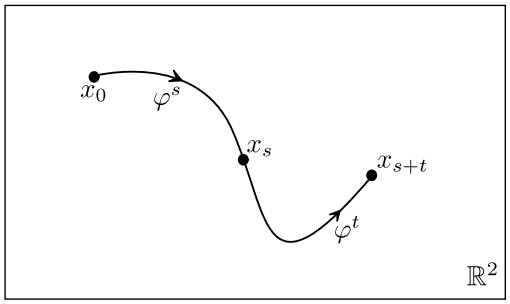


Figura 2.1: Operador de evolución φ y trayectoria de una órbita en el plano.

Las órbitas en $\mathbb{R}^2$ se clasifican según su naturaleza geométrica. En este marco, existen dos tipos de trayectorias de especial interés para el análisis cualitativo de sistemas dinámicos: los puntos de equilibrio y las órbitas periódicas.

Un **punto de equilibrio** corrsponde a una órbita con un único punto $\mathcal{O}(x^*) = \{x^*\}$, lo cual ocurre si y solo si $f(x^*) = 0$.

Por otro lado, una **órbita periódica** $\mathcal{O}(x_0)$ corresponde a una trayectoria cerrada tal que existe un tiempo mínimo $\tau > 0$, de modo que $\varphi^\tau(x_0) = x_0$ (véase Figura 2.2). Si la órbita cerrada se encuentra aislada de otras trayectorias cerradas, se le llama **ciclo límite**.

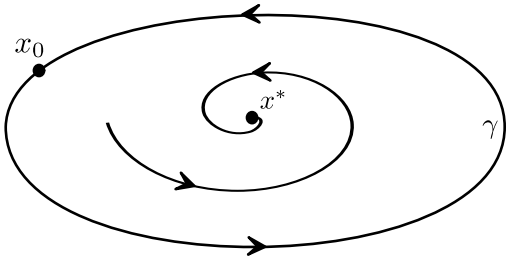


Figura 2.2: Órbita periódica $\gamma \subset \mathbb{R}^2$ que pasa por el punto x_0. Aquí x^* corresponde a un punto de equilibrio.

Para describir el comportamiento asintótico de las trayectorias, introducimos los conjuntos límite. El **conjunto ω-límite** de un punto $x_0 \in \Omega$, $\omega(x_0)$, describe los estados que la

trayectoria aproxima cuando $t \to \infty$, mientras que su **conjunto α-límite**, $\alpha(x_0)$, describe su origen cuando $t \to -\infty$ (véase Figura 2.3), formalmente:

$$\omega(x_0) = \{x \in \Omega : \exists t_n \to \infty,\ \varphi^{t_n}(x_0) \to x\}, \quad \alpha(x_0) = \{x \in \Omega : \exists t_n \to -\infty,\ \varphi^{t_n}(x_0) \to x\}.$$

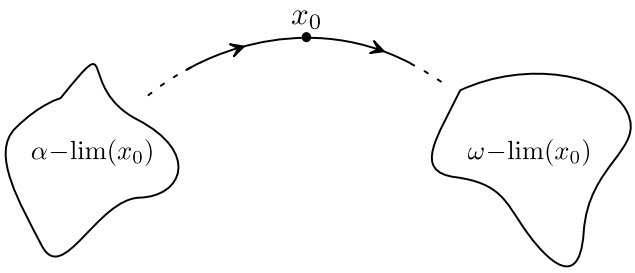


Figura 2.3: Conjuntos α-límite y ω-límite de $x_0 \in \Omega$.

En dimensión dos, la estructura de los conjuntos límite está fuertemente restringida por el **Teorema de Poincaré–Bendixson** [5, 31]. Este resultado fundamental asegura que si la trayectoria de un punto hacia el futuro ($t \geq 0$) (resp. hacia el pasado) permanece confinada en una región compacta que no contiene puntos de equilibrio, entonces su conjunto ω-límite (resp. a su α-límite) debe ser necesariamente una órbita periódica.

2.2. Equivalencia topológica

Resulta natural introducir una noción de comparación que preserve la geometría de las trayectorias en el plano. Formalmente, dos sistemas dinámicos con flujos φ^t y ψ^t definidos en los abiertos $\Omega_1, \Omega_2 \subset \mathbb{R}^2$ se dicen **topológicamente equivalentes** si existe un homeomorfismo $h : \Omega_1 \to \Omega_2$ y una función continua de reescalamiento temporal $\tau : \Omega_1 \times \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ tal que:

1. Para cada $x \in \Omega_1$, la aplicación $t \mapsto \tau(x,t)$ es un homeomorfismo estrictamente creciente de $\mathbb{R}$, con $\tau(x,0) = 0$.

2. Se satisface la relación de flujo: $h(\varphi^t(x)) = \psi^{\tau(x,t)}(h(x))$ para todo $x \in \Omega_1$ y $t \in \mathbb{R}$.

En el caso particular donde no se requiere un reescalamiento temporal ($\tau(x,t) = t$), se dice que los flujos son **topológicamente conjugados**. Esta condición exige que se preserve no solo la geometría y orientación de las órbitas, sino también la velocidad de las trayectorias.

En el análisis local de equilibrios planos, un punto x^* es **hiperbólico** si los valores propios de la matriz Jacobiana $Df(x^*)$ tienen parte real no nula. El **Teorema de Hartman–Grobman** [14, 31] garantiza que, en una vecindad de un equilibrio hiperbólico, la dinámica del sistema no lineal es localmente topológicamente conjugada a la de su linealización $\dot{y} = Df(x^*)y$ (ver Figura 2.4), permitiendo clasificar los equilibrios como nodos, focos o sillas basándose en sus valores propios.

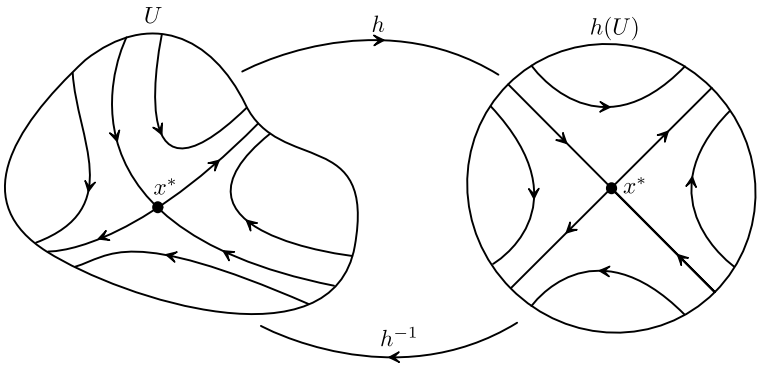


Figura 2.4: Conjugación topológica entre un sistema y su linealización en una vecindad de un equilibrio hiperbólico $x^* \in \Omega$.

Si λ_1, λ_2 son los valores propios de la matriz $Df(x^*)$, entonces x^* es un:

- **Nodo** si $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}\backslash\{0\},\ \lambda_1\lambda_2 > 0$. Se denomina **nodo estable** si $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, lo que implica que todas las trayectorias cercanas convergen al equilibrio. Por el contrario, es un **nodo inestable** si $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, donde las trayectorias se alejan del punto.
- **Foco** si $\lambda_{1,2} = a \pm ib,\ a, b \in \mathbb{R}\backslash\{0\}$. Si $a < 0$, el foco es estable y las trayectorias espiralan hacia el equilibrio; si $a > 0$, es inestable y las trayectorias se alejan de este en forma de espiral.
- **Silla** Si $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$. En este caso, el equilibrio posee una dirección de aproximación y una de alejamiento.

2.3. Variedades invariantes y cuencas de atracción

El análisis cualitativo busca determinar el comportamiento a largo plazo sin necesidad de resolver analíticamente las ecuaciones. Un conjunto $S \subset \Omega$ se dice **invariante** bajo el flujo φ^t si

$$\varphi^t(S) \subseteq S, \quad \text{para todo } t \in \mathbb{R}.$$

Si esta condición se satisface únicamente para $t \geq 0$, el conjunto es **positivamente invariante**, mientras que si se cumple sólo para $t \leq 0$, se dice **negativamente invariante**.

En una localidad de un equilibrio hiperbólico $x^* \in \Omega$, la dinámica está gobernada por conjuntos parcialmente invariantes caracterizados en el **Teorema de la variedad estable e inestable** [31, 37]. Sea f de clase C^r $(r \geq 1)$, $x^* \in \Omega$ un punto de equilibrio, y denotemos por E^s y E^u los subespacios invariantes asociados a los valores propios de $Df(x^*)$ con parte real negativa y positiva, con dimensiones $n_s = \dim(E^s)$ y $n_u = \dim(E^u)$, tales que $n_s + n_u = 2$. El teorema afirma que:

1. Existe una variedad local estable $W^s_{\text{loc}}(x^*)$ tangente a E^s en x^*, cuyos puntos convergen a x^* cuando $t \to \infty$.

2. Existe una variedad local inestable $W^u_{\text{loc}}(x^*)$ tangente a E^u en x^*, cuyos puntos convergen a x^* cuando $t \to -\infty$.

La configuración geométrica de estas estructuras locales se ilustra en la Figura 2.5.

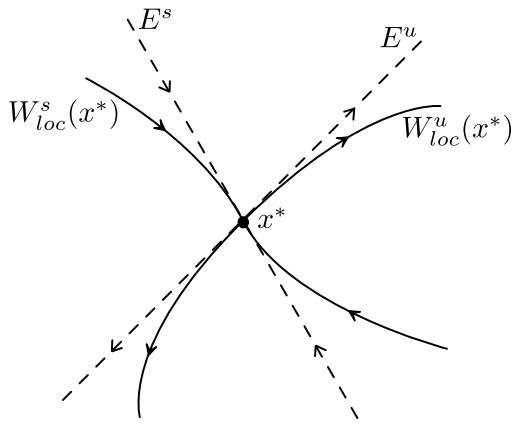


Figura 2.5: Variedades invariantes locales de un punto de equilibrio hiperbólico x^*.

Estas curvas se extienden globalmente mediante el flujo como las **variedades invariantes globales** $W^s(x^*)$ y $W^u(x^*)$, las cuales organizan la dinámica global y actúan como **separatrices** del espacio de fase. En particular, determinan las posibles transiciones entre comportamientos asintóticos al delimitar la frontera de influencia de diferentes conjuntos atractores.

Un conjunto compacto $\mathcal{A} \subset \Omega$ se denomina **atractor** si es *positivamente invariante* y posee una vecindad abierta U tal que $\omega(x) \subset \mathcal{A}$ para todo $x \in U$. El alcance global de esta atracción se formaliza mediante su **cuenca de atracción**:

$$\mathcal{B}(\mathcal{A}) = \{x \in \Omega : \omega(x) \subset \mathcal{A}\}.$$

2.4. Estabilidad estructural y equilibrios no hiperbólicos

Un campo vectorial f definido en un dominio $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ es **estructuralmente estable** si su retrato de fase es robusto ante pequeñas perturbaciones. Para formalizar esta noción, denotamos por $X^1(\Omega)$ al espacio de campos vectoriales de clase C^1 en Ω, equipado con la **norma** C^1:

$$\|f - g\|_{C^1} = \sup_{x \in \Omega} \left(\|f(x) - g(x)\| + \|Df(x) - Dg(x)\| \right).$$

Bajo esta métrica, decimos que un sistema $\dot{x} = g(x)$ es ε**-cercano** a $\dot{x} = f(x)$ si $\|f-g\|_{C^1} < \varepsilon$. La estabilidad estructural implica entonces la existencia de un $\varepsilon > 0$ tal que cualquier sistema ε-cercano es topológicamente equivalente a f.

Un ejemplo fundamental de estabilidad estructural son las vecindades de equilibrios hiperbólicos, cuya topología está protegida por el Teorema de Hartman–Grobman. Por el contrario, cuando un sistema posee un equilibrio no hiperbólico se pierde la estabilidad estructural y para abordar esta complejidad, en esta tesis se emplean dos enfoques complementarios.

Para estudiar la naturaleza del equilibrio degenerado, se recurre al método de **blow-up**. Esta técnica emplea una transformación analítica $\Phi : M \to \Omega$ que sustituye el punto singular por una **variedad excepcional** $E = \Phi^{-1}(x^*)$, comúnmente corresponde a un círculo (coordenadas polares) o una recta (coordenadas direccionales) [5, 11]. Al reescalar el tiempo y factorizar la potencia adecuada de la variable singular ρ, se obtiene un campo vectorial desingularizado $\bar{X}$ que permite identificar las direcciones atractoras y repulsoras del flujo sobre E. Además, la transformación Φ establece una equivalencia topológica entre el sistema original fuera del punto singular y el sistema desingularizado fuera de la variedad exepcional.

La Figura 2.6 ilustra el resultado de aplicar un *blow-up* polar, dado por $\phi(r, \theta) = (r\cos\theta, r\sin\theta) = (x, y)$ al sistema

$$\dot{x} = x(x^2 - 4y^2), \quad \dot{y} = y(y^2 - 4x^2).$$

En el blow-up (M), el origen del sistema original es reemplazado por la variedad excepcional $(E = \{(r, \theta) \mid r = 0\})$, sobre la cual emergen los equilibrios del campo desingularizado asociados a las distintas direcciones de aproximación al punto singular. Asimismo, para $(r > 0)$, las trayectorias del sistema desingularizado están en correspondencia, mediante la transformación Φ, a las órbitas del sistema original fuera del equilibrio degenerado.

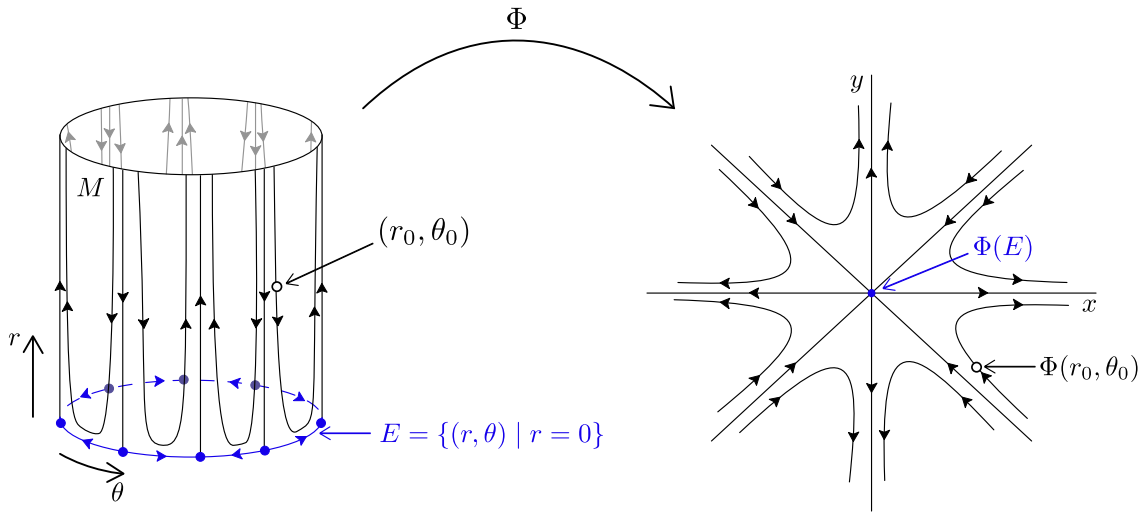


Figura 2.6: Representación geométrica de un *blow-up* polar: desingularización del origen del sistema $\dot{x} = x(x^2 - 4y^2),\ \dot{y} = y(y^2 - 4x^2)$ mediante su expansión en la variedad excepcional $E = \{0\} \times \mathbb{S}^1$.

En segundo lugar, para estudiar cómo se transiciona entre distintos comportamientos topológicos al variar un vector de parámetros $\alpha \in \mathbb{R}^m$ alrededor de dicha singularidad, se recurre a la teoría de **bifurcaciones**. En este contexto, un concepto clave es la **codimensión**, definida como el número mínimo de parámetros independientes que deben variar simultáneamente para que la bifurcación ocurra en una familia local de sistemas. Estas transiciones se clasifican a través de **formas normales**, los cuales corresponden a sistemas polinomiales mínimos que capturan la esencia de la degeneración [22].

Bifurcación silla-nodo: Transición de **codimensión uno** donde un par de equilibrios (un nodo y una silla) colisionan y se aniquilan [22]. Se dice que la familia de sistemas

$$\dot{x} = f(x; \mu), \qquad x \in \mathbb{R}^2, \quad f \text{ de clase } C^2, \tag{2.4.1}$$

donde $\mu \in \mathbb{R}$ parámetro, pasa por una bifurcación silla-nodo genérica en el equilibrio $x = x^*$ para $\mu = \mu^*$ si y sólo si se satisfacen las siguientes condiciones

$$\det\left(D_x f(x^*; \mu^*)\right) = 0, \tag{2.4.2a}$$

$$tr\left(D_x f(x^*; \mu^*)\right) \neq 0 \tag{2.4.2b}$$

$$w^T\left[D_{xx} f(x^*; \mu^*)(v, v)\right] \neq 0, \tag{2.4.2c}$$

$$w^T\left[\frac{\partial f}{\partial \mu}(x^*; \mu^*)\right] \neq 0, \tag{2.4.2d}$$

donde $v, w \in \mathbb{R}^2 \setminus \{\mathbf{0}\}$ representan los vectores propios derecho e izquierdo asociados al valor propio cero de (x^*) en $\mu = \mu^*$, respectivamente, es decir, $D_x f(x^*; \mu^*)v = \mathbf{0}$ y $w^T D_x f(x^*; \mu^*) = \mathbf{0}^T$.

La forma normal de esta bifurcación viene dada por

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \mu \pm x_1^2, \\ \dot{x}_2 &= cx_2. \end{aligned} \tag{2.4.3}$$

donde $c \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$ denota el valor propio no nulo de la matriz Jacobiana $D_x f(x^*; \mu^*)$, asociado a la dirección hiperbólica del equilibrio.

Capítulo 3

Modelo base: Dinámica global y control impulsivo

Este capítulo aborda el análisis cualitativo y control impulsivo del modelo de interacción poblacional entre mosquitos silvestres y portadores de *Wolbachia* presentado en [30]. En primer lugar, se caracterizan los regímenes dinámicos del sistema y se identifican las condiciones paramétricas que dan lugar a biestabilidad. Posteriormente, se realiza un estudio geométrico de la separatriz para determinar su estructura global y finalmente se evalúa la eficacia de una estrategia de control impulsivo para las cepas *wAlBb*, *wMel* y *wMelPop*.

3.1. Formulación del modelo y régimenes dinámicos

El modelo que presentamos, expuesto en el trabajo de Orozco-Gonzales et al. [30], describe la interacción poblacional entre dos grupos de mosquitos adultos de la especie *Aedes aegypti*: los mosquitos silvestres, cuya densidad denotamos por $x(t)$, y aquellos infectados con la bacteria endosimbiótica *Wolbachia*, denotados por $y(t)$. Asumiendo una proporción de sexos equitativa (1:1) y que la infección no altera la competitividad de apareamiento de los machos, estas variables de estado representan de manera equivalente la densidad de machos o hembras en un instante dado. Ambos grupos compiten por recursos limitados (sitios de oviposición y alimento), lo que afecta directamente su supervivencia. Además, los mosquitos infectados tienen la capacidad de transmitir la bacteria a su descendencia, alterando la dinámica demográfica y reduciendo la proporción de vectores competentes para la transmisión del dengue.

La evolución de estas subpoblaciones se describe mediante el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\frac{dx}{dt} = \left(\frac{\rho_n x(x + (1-\eta)y)}{x+y} + \rho_w(1-\nu)y \right) e^{-\sigma(x+y)} + \omega y - \delta_n x, \tag{3.1.1a}$$

$$\frac{dy}{dt} = \rho_w \nu y e^{-\sigma(x+y)} - \omega y - \delta_w y. \tag{3.1.1b}$$

La estructura del sistema (3.1.1) refleja la complejidad de las interacciones reproductivas y competitivas inducidas por la bacteria. El reclutamiento de individuos silvestres en la ecuación (3.1.1a) integra dos procesos biológicos fundamentales. Primero, la componente $\frac{\rho_n x(x+(1-\eta)y)}{x+y}$ describe la progenie de las hembras nativas, cuya fecundidad media (tasa de oviposición) está dada por ρ_n. En este término, el factor $\frac{x+(1-\eta)y}{x+y}$ representa la probabilidad de éxito reproductivo bajo un supuesto de mezcla homogénea; esta se ve mermada por la presencia de machos infectados y la fuerza de la incompatibilidad citoplasmática (CI), cuantificada por el parámetro $\eta \in [0,1]$. Segundo, la componente $\rho_w(1-\nu)y$ representa el flujo de individuos que nacen libres de la bacteria a pesar de provenir de madres infectadas (con fecundidad ρ_w), debido a que la probabilidad de transmisión maternal, $\nu \in [0,1]$, puede ser imperfecta.

Por otro lado, el reclutamiento de la población infectada en la ecuación (3.1.1b) se describe mediante la componente $\rho_w \nu y$. A diferencia del grupo silvestre, las hembras portadoras producen progenie viable independientemente del genotipo del macho con el que se apareen, por lo que este flujo depende exclusivamente de su densidad, su fecundidad ρ_w y la probabilidad de herencia exitosa de *Wolbachia*, ν.

En ambas ecuaciones, el término exponencial $e^{-\sigma(x+y)}$ actúa como un regulador de competencia denso-dependiente. Aquí, el parámetro $\sigma > 0$ cuantifica la intensidad de la competencia intra e interespecífica por recursos limitados en la fase acuática, determinando la capacidad de carga del ecosistema. Asimismo, el sistema incorpora el término lineal ωy (positivo en (3.1.1a) y negativo en (3.1.1b)), el cual representa un flujo unidireccional de individuos adultos que transitan del grupo infectado al silvestre tras perder la bacteria por estrés térmico ambiental, a una tasa $\omega \geq 0$. Finalmente, el decaimiento de las poblaciones se completa con las componentes $-\delta_n x$ y $-\delta_w y$, donde δ_n y δ_w describen las tasas de mortalidad natural per cápita de los mosquitos adultos en cada subpoblación.

Durante el resto del capítulo, consideraremos $\boldsymbol{\mu} = (\rho_n, \rho_w, \delta_n, \delta_w, \sigma, \omega, \eta, \nu) \in \mathbb{R}^8_+$ al vector de parámetros del sistema (3.1.1).

A partir de estos parámetros, introducimos los siguientes números reproductivos

$$Q_x := \frac{\rho_n}{\delta_n}, \quad Q_y := \frac{\rho_w \nu}{\omega + \delta_w}, \tag{3.1.2}$$

y los umbrales adimensionales:

$$Q_{y,x} := \frac{\rho_w(1-\nu)+\omega Q_y}{\delta_n}, \quad \eta_+ := \frac{1}{Q_x}\left(\sqrt{Q_x - Q_y} + \sqrt{Q_{y,x}}\right)^2, \quad Q_c := \frac{Q_{y,x} + Q_y + \eta Q_x}{Q_x}. \tag{3.1.3}$$

Biológicamente, Q_x y Q_y representan los números reproductivos básicos de las poblaciones silvestre e infectada, respectivamente. Por su parte, $Q_{y,x}$ cuantifica la contribución de los individuos infectados a la producción de descendencia silvestre, ya sea debido a fallos en la transmisión materna o a la pérdida de la infección por efecto del estrés térmico.

Estas cantidades permiten formular las principales restricciones biológicas sobre el espacio de parámetros. En primer lugar, la población silvestre debe ser capaz de persistir por sí misma en el ecosistema antes de cualquier intervención, lo que requiere que su tasa de renovación supere a la de mortalidad. En segundo lugar, la literatura reporta consistentemente que la infección por Wolbachia impone un costo de adecuación en el huésped, reduciendo su competitividad frente a los individuos sanos. En virtud de lo anterior, a lo largo de este trabajo se asumirá que el vector de parámetros $\boldsymbol{\mu}$ pertenece al conjunto de parámetros biológicamente admisibles, definido por las siguientes condiciones:

$$Q_x > 1, \qquad \rho_n > \rho_w, \qquad \delta_n < \delta_w. \tag{3.1.4}$$

Para cuantificar la severidad del costo de adecuación impuesto por la bacteria, introducimos el parámetro de **aptitud biológica relativa** $r_w \in (0,1)$, definido como:

$$r_w = \text{mín}\left\{\frac{\rho_w}{\rho_n}, \frac{\delta_n}{\delta_w}\right\}. \tag{3.1.5}$$

Este índice sintetiza el impacto de la infección sobre la fecundidad y la longevidad del mosquito. Un valor de r_w cercano a la unidad representa una cepa con bajo costo de aptitud (como *wMel*), mientras que valores significativamente menores caracterizan cepas altamente virulentas (como *wMelPop*), las cuales, a pesar de su alto impacto en la esperanza de vida de su portador, suelen presentar efectos más drásticos en el bloqueo de virus.

A partir de estas cantidades, definimos formalmente los regímenes dinámicos y el espacio de soluciones del modelo:

Definición 3.1.1. *Sea $\boldsymbol{\mu} \in \mathbb{R}^8_+$ el vector de parámetros del sistema (3.1.1). Definimos:*

1. *Los abiertos en el espacio de parámetros:*

$$\mathcal{R}_1 := \left\{\boldsymbol{\mu} \in \overline{\mathbb{R}^8_+} \mid (Q_y < 1) \ \vee \ (\eta < \eta_+) \ \vee \ \left(Q_y - Q_{y,x} - 2\sqrt{Q_{y,x}(Q_x - Q_y)} < 0\right)\right\},$$

$$\mathcal{R}_2 := \left\{\boldsymbol{\mu} \in \overline{\mathbb{R}^8_+} \mid (Q_y > 1) \ \wedge \ (\eta > \eta_+) \ \wedge \ \left(Q_y - Q_{y,x} - 2\sqrt{Q_{y,x}(Q_x - Q_y)} > 0\right)\right\}.$$

2. *El conjunto de equilibrios biológicamente factibles como*

$$\Lambda_\mu = \{(x^*, y^*) \in \overline{\mathbb{R}^2_+} \mid X(x^*, y^*; \boldsymbol{\mu}) = 0\},$$

donde X representa el campo vectorial de (3.1.1).

Los elementos que pueden integrar el conjunto Λ_μ son el estado trivial $P_0 = (0, 0)$, el equilibrio de establecimiento silvestre exclusivo $P_\# = (x_\#, 0)$ con $x_\# = \frac{1}{\sigma}\ln(Q_x)$, y los equilibrios interiores de coexistencia $P_\pm = (x_\pm, y_\pm)$ cuyas coordenadas están dadas por:

$$x_\pm = \frac{\ln(Q_y)}{2\eta\sigma}\left((Q_c - 1) \pm \sqrt{(Q_c - 1)^2 - 4\eta\frac{Q_{y,x}}{Q_x}}\right), \qquad y_\pm = \frac{\ln(Q_y)}{\sigma} - x_\pm. \tag{3.1.6}$$

Bajo esta formalización, la existencia y estabilidad de los elementos de Λ_μ se sintetizan en la siguiente proposición (véase [30] para las demostraciones):

Proposición 3.1.1. *Sea μ el vector de parámetros del sistema (3.1.1). Entonces:*

(a) *Si $\mu \in \mathcal{R}_1$, entonces $\Lambda_\mu = \{P_0, P_\#\}$. En este régimen, P_0 es un nodo inestable y $P_\#$ es localmente asintóticamente estable.*

(b) *Si $\mu \in \mathcal{R}_2$, entonces $\Lambda_\mu = \{P_0, P_\#, P_+, P_-\}$. Aquí, $P_\#$ y P_- son atractores locales, P_+ punto silla y P_0 nodo inestable.*

La caracterización de estos regímenes dinámicos dictamina el dominio de validez para cualquier estrategia de control a largo plazo. Note que, si el sistema opera bajo los parámetros del régimen $\mathcal{R}_1$, el equilibrio de establecimiento silvestre $P_\#$ atrae a toda trayectoria en el interior del cuadrante positivo. Si bien es teóricamente posible colapsar este estado de extinción mediante la aplicación de un esfuerzo de control continuo, al momento de abandonar dicha intervención la dinámica volverá a regirse por el sistema base. En consecuencia, cualquier condición inicial resultante caerá inevitablemente en la extinción de *Wolbachia*. Por lo tanto, garantizar el asentamiento autónomo y permanente de la bacteria exige operar dentro del dominio de biestabilidad $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$, justificando que el análisis paramétrico subsiguiente se enfoque de manera exclusiva en esta región.

En la Figura 3.1 se presenta un análisis comparativo del efecto del estrés térmico (ω), la incompatibilidad citoplasmática (η) y la intensidad de transmisión maternal (ν) sobre la estructura de la región $\mathcal{R}_2$ (en color amarillo) para las cepas *wMel*, *wAlbB* y *wMelPop*. Se utilizaron los conjuntos de parámetros biológicos definidos en la Tabla 3.1, los cuales caracterizan la competitividad relativa de cada variante bacteriana. Estos diagramas son

de elaboración propia, basados en la dinámica de Orozco-Gonzales et al. [30]. La figura está organizada de la siguiente manera: los paneles (a_1)–(a_3) muestran el volumen de biestabilidad en el espacio tridimensional definido por la eficacia de la incompatibilidad citoplasmática $\eta \in [0, 1]$, la probabilidad de transmisión maternal $\nu \in [0.7, 1]$ y la tasa de pérdida de infección por estrés térmico $\omega \in [0, 0.01]$. Por su parte, los paneles (b_1)–(b_3) presentan las proyecciones del borde de la Región $\mathcal{R}_2$ sobre el plano (ν, η) para valores fijos de estrés ambiental: L_1 para $\omega = 0.0001$, L_2 para $\omega = 0.002$ y L_3 para $\omega = 0.004$. Cabe destacar que, aunque visualmente la región $\mathcal{R}_2$ en los paneles tridimensionales (a_1)–(a_3) pueda asemejarse a un poliedro debido a sus cortes con los planos ortogonales ($\omega = 0$, $\nu = 1$, $\eta = 1$), este dominio está delimitado por una superficie estrictamente no lineal. Dicha frontera curva corresponde al umbral paramétrico donde se pierde la biestabilidad. Para precisar esta geometría y evidenciar la curvatura de la cara delimitante de $\mathcal{R}_2$, se incorporan las curvas de nivel L_k en las proyecciones bidimensionales (paneles (b_1)–(b_3)), las cuales ilustran cómo varía el borde de $\mathcal{R}_2$ para distintos valores de pérdida de infección por estrés térmico.

Como se observa en los paneles (b_1)–(b_3), un incremento en ω contrae significativamente el dominio de biestabilidad. Se evidencia cómo el aumento del estrés térmico desplaza las fronteras de la región paramétrica de biestabilidad hacia el extremo superior derecho (donde ν y η son cercanos a la unidad), reduciendo el área efectiva donde la invasión es biológicamente factible. Este fenómeno implica que, bajo condiciones de estrés térmico elevado, el equilibrio de coexistencia P_- podría desaparecer si la intensidad de los factores CI y MT no es suficiente para compensar la pérdida de infección. A su vez, la comparación entre las cepas *wMel* en el panel (a_1) (con $r_w = 0.9$), *wAlbB* en el panel (a_2) (con $r_w = 0.8$) y *wMelPop* en el panel (a_3) (con $r_w = 0.5$), confirma que las cepas con menor aptitud biológica relativa (es decir, un menor r_w), a igualdad de estrés térmico, poseen una Región $\mathcal{R}_2$ más reducida en términos absolutos.

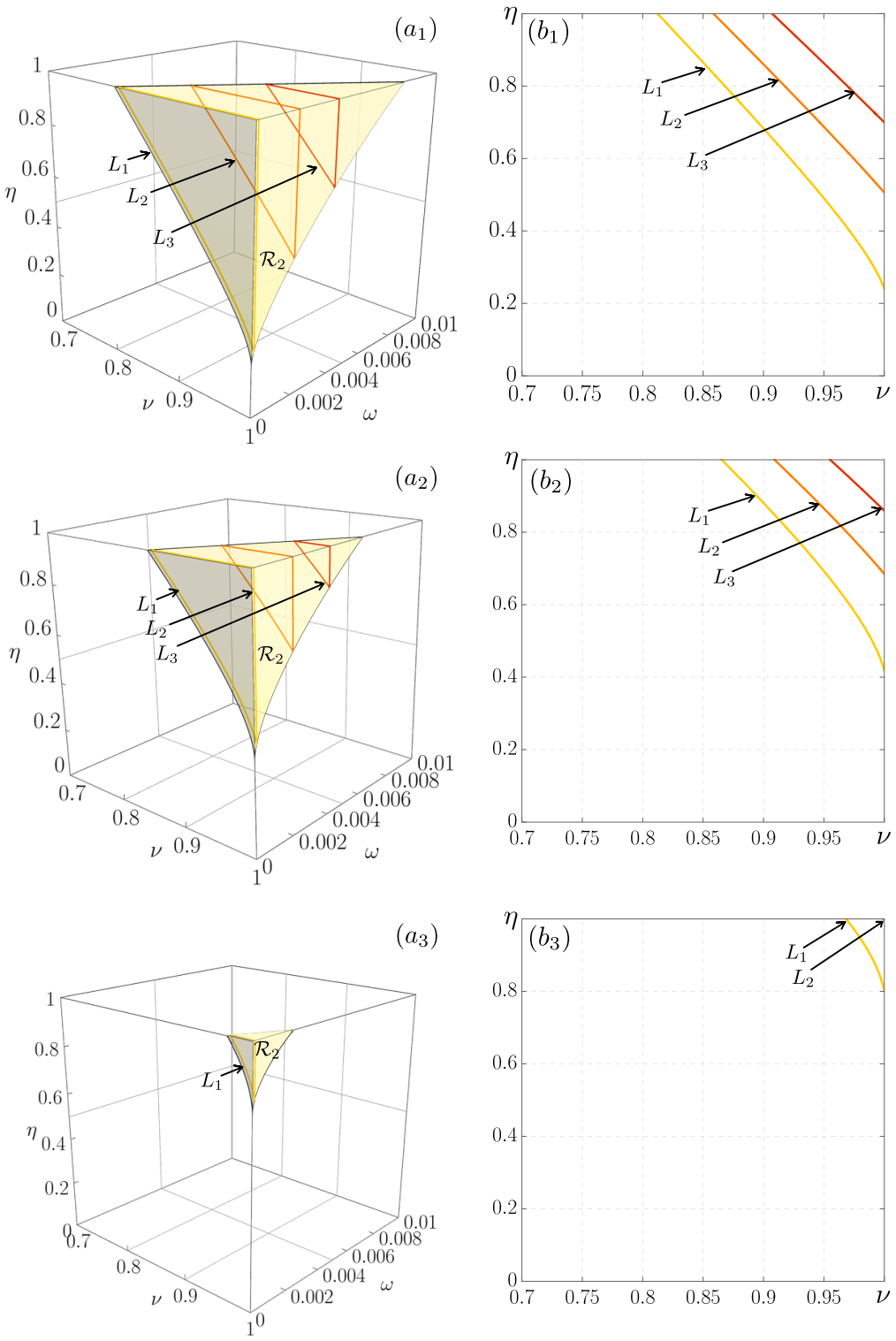


Figura 3.1: Región $\mathcal{R}_2$ en el espacio de parámetros (η, ν, ω) para las cepas *wMel* en (a_1) y (b_1); *wAlbB* en (a_2) y (b_2); *wMelPop* en (a_3) y (b_3). Las curvas L_k delimitan el borde de $\mathcal{R}_2$ para valores fijos de estrés térmico: $\omega_1 = 0.0001$ (L_1), $\omega_2 = 0.002$ (L_2) y $\omega_3 = 0.004$ (L_3). El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1.

Cuadro 3.1: Valores de parámetros globales y dependientes de la cepa de *Wolbachia*, extraídos de los intervalos definidos por Orozco-Gonzales et al. en [30].

Parámetro	–	*wAlBb*	*wMel*	*wMelPop*
ρ_n	4.55	–	–	–
δ_n	0.03	–	–	–
σ	7.14×10^{-4}	–	–	–
ρ_w	–	3.64	4.095	2.275
δ_w	–	0.0375	0.033	0.06
η	–	0.98	0.95	0.98
ν	–	0.99	0.98	0.99

En la Figura 3.2 se presentan los retratos de fase global para las cepas *wMel* en panel (a_1), *wAlbB* en panel (a_2) y *wMelPop* en panel (a_3) en el régimen de biestabilidad ($\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$). Estos diagramas son de elaboración propia y se basan en la caracterización de los puntos de equilibrio obtenida por Orozco-Gonzales et al. [30]. En todos los casos, se observa que el espacio de fase se encuentra particionado por la variedad estable global $W^s(P_+)$, representada en azul, la cual actúa como una separatriz que organiza la dinámica del sistema. Esta estructura geométrica delimita las cuencas de atracción de los equilibrios estables $P_\#$ y P_-. Aquellas trayectorias con una condición inicial situada en la cuenca $\mathcal{B}(P_\#)$ (región sombreada en rojo) convergen asintóticamente hacia el equilibrio de extinción de la bacteria $P_\#$, lo que culmina en la extinción de *Wolbachia* a largo plazo. Por el contrario, para garantizar el asentamiento de *Wolbachia*, es imperativo que la condición inicial sitúe al sistema dentro de la cuenca $\mathcal{B}(P_-)$ (región sombreada en azul), permitiendo que la solución evolucione hacia el equilibrio de alta prevalencia del endosimbionte P_-.

Al comparar los paneles, se evidencia que la ubicación y forma de la separatriz $W^s(P_+)$ varía significativamente según la cepa utilizada. Intuitivamente, se observa que la cepa *wMelPop* en el panel (a_3) posee la cuenca de coexistencia $\mathcal{B}(P_-)$ más pequeña de la comparativa, lo cual podría complicar eventuales estrategias de liberación.

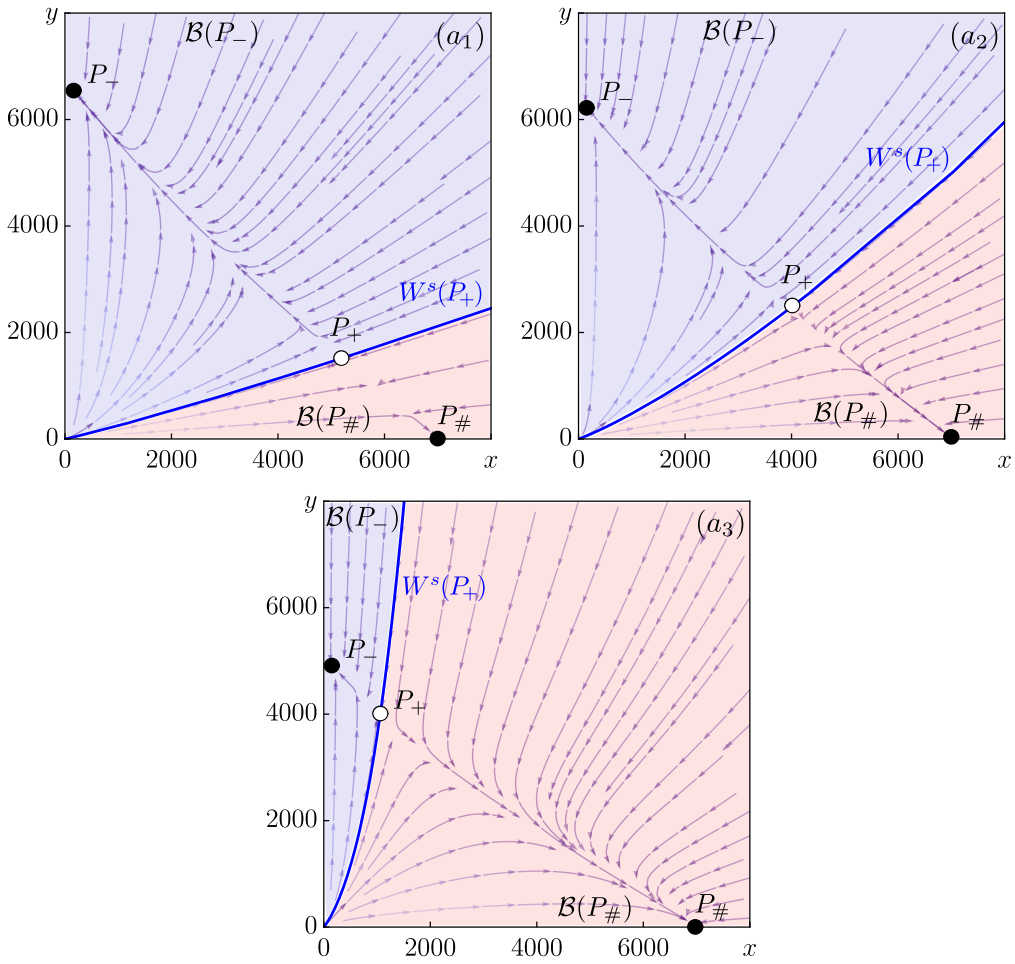


Figura 3.2: Retrato de fases global para las cepas *wMel* en (a_1), *wAlBb* en (a_2) y *wMelPop* en (a_3). El conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1.

El análisis cualitativo precedente confirma que la variedad estable $W^s(P_+)$ constituye la estructura que organiza la dinámica global del modelo, al separar las trayectorias asociadas a la persistencia de *Wolbachia* de aquellas que convergen al estado silvestre. En este contexto, surge naturalmente la siguiente interrogante: dada una condición inicial perteneciente a la cuenca de atracción $B(P_\#)$, ¿cómo diseñar e implementar estrategias de liberación de mosquitos infectados que permitan desplazar el estado del sistema hacia $B(P_-)$, garantizando el cruce de la separatriz $W^s(P_+)$ y, con ello, favoreciendo el establecimiento de *Wolbachia* a largo plazo? La respuesta a esta interrogante requiere profundizar en la estructura geométrica de $W^s(P_+)$, pues caracterizar su forma y posición resulta esencial para comprender las condiciones que hacen posible dicho cruce.

3.2. Estructura global de la separatriz

En primera instancia, se caracteriza la geometría local de la separatriz en una vecindad del punto silla, lo cual resulta fundamental para entender la partición de las cuencas de atracción observadas en la sección anterior.

Proposición 3.2.1. *Existe una vecindad U de P_+ tal que la variedad estable local de P_+ está dada por*

$$W^s_{\text{loc}}(P_+) = \left\{ (x, h(x)) \in U \mid h(x) = y_+ + \frac{\rho_w \nu \sigma y_+ (1 - Q_y)}{2x_+ Q_y \ln(Q_y)(\delta_n - 1)}(x - x_+)^2 + \mathcal{O}(|x - x_+|^3) \right\}. \tag{3.2.1}$$

Demostración. Dado que el sistema es de clase C^r con $r \geq 1$ y P_+ es un equilibrio hiperbólico para $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$, el Teorema de la Variedad Estable garantiza la existencia de $W^s_{\text{loc}}(P_+)$ como una variedad invariante de dimensión uno tangente al subespacio estable E^s.

Considere la representación de esta variedad como el gráfico de una función $y = h(x)$ en una vecindad U, de modo que $h(x_+) = y_+$. La condición de invarianza de la variedad bajo el flujo del sistema $\dot{x} = F(x, y)$ y $\dot{y} = G(x, y)$ implica que la pendiente de la función debe coincidir con la dirección del campo vectorial en cada punto

$$h'(x)F(x, h(x)) = G(x, h(x)). \tag{3.2.2}$$

Asumiendo una expansión de Taylor para $h(x)$ de la forma $\sum_{i=0}^{\infty} a_i(x - x_+)^i$, el primer coeficiente se obtiene directamente de la condición de paso por el equilibrio: $a_0 = h(x_+) = y_+$. Al diferenciar la ecuación de invarianza (3.2.2) respecto a x y evaluar en el punto (x_+, y_+), se tiene

$$h''(x_+)F(x_+, y_+) + h'(x_+)\left[F_x(x_+, y_+) + F_y(x_+, y_+)h'(x_+)\right] = G_x(x_+, y_+) + G_y(x_+, y_+)h'(x_+). \tag{3.2.3}$$

Dado que $F(x_+, y_+) = G(x_+, y_+) = 0$, la relación anterior se reduce a una ecuación cuadrática para la pendiente $a_1 = h'(x_+)$, la cual coincide con la dirección del vector propio asociado al valor propio estable del Jacobiano $Df(P_+)$. Para el sistema en estudio, el análisis de la linealización muestra que $a_1 = 0$, lo que confirma la tangencia horizontal.

Finalmente, derivando nuevamente la condición de invarianza y resolviendo para $a_2 = \frac{h''(x_+)}{2}$, se obtiene el coeficiente cuadrático en función de los parámetros biológicos del sistema

$$a_2 = \frac{\rho_w \nu y_+ \left(e^{-\sigma(x_+ + y_+)} - 1\right)}{2x_+(x_+ + y_+)(\delta_n - 1)}, \tag{3.2.4}$$

Finalmente, al reemplazar $x_+ + y_+ = \frac{1}{\sigma} \ln Q_y$ en a_2 se obtiene la caracterización del enunciado, lo que completa la demostración. □

Si bien esta aproximación describe la geometría de la separatriz en una vecindad de P_+, no proporciona información sobre su comportamiento global en el espacio de fase. Para comprender este aspecto, resulta necesario analizar su extensión global.

Dado que P_+ es un punto de tipo silla, la variedad estable es una variedad unidimensional que, al remover el equilibrio, se descompone en dos componentes conexas

$$W^s(P_+) \setminus \{P_+\} = W_1^s(P_+) \cup W_2^s(P_+).$$

En una vecindad local donde $W^s(P_+)$ puede representarse como el gráfico de h, estas ramas se distinguen naturalmente según

$$(W_1^s)_{\text{loc}}(P_+) = \{(x, h(x)) : x < x_+\}, \qquad (W_2^s)_{\text{loc}}(P_+) = \{(x, h(x)) : x > x_+\}.$$

Sus extensiones globales $W_1^s(P_+)$ y $W_2^s(P_+)$ se obtienen mediante la acción del flujo del sistema. De acuerdo con la dinámica observada, la rama $W_1^s(P_+)$ se extiende hacia el origen. En cambio, el origen global de la rama $W_2^s(P_+)$ escapa hacia valores no acotados.

Para formalizar analíticamente el comportamiento asintótico de $W_2^s(P_+)$, resulta imperativo estudiar el sistema en el infinito. Esto se logra incrustando el plano de fase bidimensional en un espacio compacto mediante la *compactificación de Poincaré* (véase la Figura 3.3). Geométricamente, consideramos el espacio de fases $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ mediante su **proyección central** sobre el hemisferio superior de la esfera unitaria

$$\mathbb{S}^2_+ := \{(x_p, y_p, z_p) \in \mathbb{R}^3 \mid x_p^2 + y_p^2 + z_p^2 = 1, z_p > 0\},$$

a través de la identificación unívoca entre un punto $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ y la intersección de $\mathbb{S}^2$ con la recta en $\mathbb{R}^3$ que pasa por el origen y $(x, y, 1)$, dado por el difeomorfismo

$$\Phi : \mathbb{R}^2 \to \mathbb{S}^2_+; \quad \Phi(x, y) = (x_p, y_p, z_p) = \frac{(x, y, 1)}{\sqrt{x^2 + y^2 + 1}}.$$

Sea $X(x, y) = (\dot{x}, \dot{y})$ el campo vectorial en $\mathbb{R}^2$ definido por el sistema (3.1.1). Mediante el difeomorfismo Φ, este campo induce un campo vectorial topológicamente equivalente en el hemisferio superior $\mathbb{S}^2_+$, definido formalmente por

$$\mathcal{X}(x_p, y_p, z_p) = D\Phi(x, y) \cdot X(x, y), \quad \text{donde } (x, y) = \left(\frac{x_p}{z_p}, \frac{y_p}{z_p}\right).$$

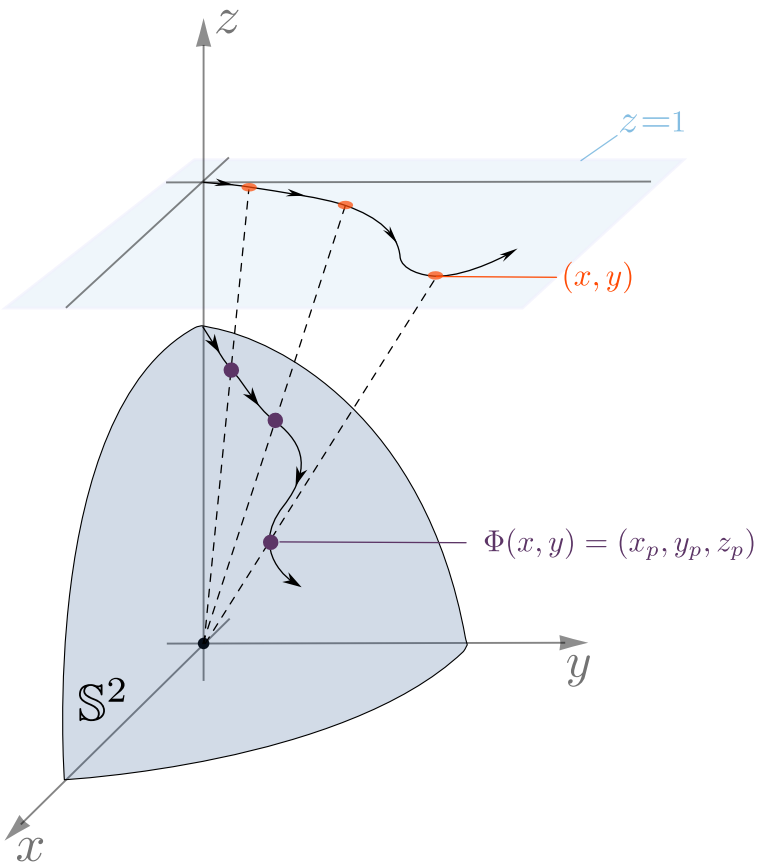


Figura 3.3: Diagrama de la compactificación de Poincaré del plano.

Bajo esta transformación, el infinito del plano original se identifica de manera biunívoca con el ecuador de la esfera ($z_p = 0$). Dado que las coordenadas originales divergen cuando $z_p \to 0$, el campo $\mathcal{X}$ pierde definición en el límite. Sin embargo, al aplicar un reescalamiento temporal adecuado (multiplicando por una función de z_p que anule las singularidades), el campo se extiende analíticamente hacia el ecuador invariante. Denotaremos a este campo extendido y compactificado en todo $\overline{\mathbb{S}^2_+}$ como $\overline{\mathcal{X}}$.

De este modo, las órbitas que escapaban al infinito en el sistema original se transforman en trayectorias de $\overline{\mathcal{X}}$ que convergen a equilibrios bien definidos sobre el ecuador de la esfera.

El siguiente resultado caracteriza el origen global de la rama $W^s_2(P_+)$, identificando a cuál de los equilibrios de $\overline{\mathcal{X}}$ en el ecuador corresponde su conjunto α-límite.

Proposición 3.2.2. *En el espacio compactificado de Poincaré regido por $\overline{\mathcal{X}}$, el conjunto α-límite de la rama $W^s_2(P_+)$ está dado por*

$$\alpha(W^s_2(P_+)) = \{p_y\},$$

donde $p_y = (x_p, y_p, 0)$ es un punto de equilibrio situado en el ecuador tal que $x_p < 0$, $y_p > 0$.

En particular, en el sistema planar original (3.1.1), la rama $W_2^s(P_+)$ es no acotada y su dirección asintótica corresponde a un punto del infinito ubicado en el cuadrante $x < 0$.

Demostración. Para estudiar la dinámica sobre el ecuador de la esfera compactificada $\mathbb{S}^2_+$, se utilizará el método clásico de proyecciones sobre los planos tangentes (cartas afines). Geométricamente, analizar el flujo de $\overline{\mathcal{X}}$ cerca del ecuador en la dirección del eje x o del eje y es topológicamente equivalente a estudiar el sistema original en $\mathbb{R}^2$ bajo transformaciones racionales que envían el infinito al origen.

Específicamente, proyectar la esfera sobre el plano tangente en $x_p = 1$ define la carta local U_x, lo que en términos de las variables originales equivale al cambio de coordenadas $x = \frac{1}{u}, y = \frac{v}{u}$. Análogamente, proyectar sobre el plano tangente en $y_p = 1$ define la carta U_y, equivalente a la transformación $x = \frac{\hat{u}}{\hat{v}}, y = \frac{1}{\hat{v}}$. El límite $u \to 0$ (respectivamente $\hat{v} \to 0$) corresponde exactamente al ecuador ($z_p \to 0$).

1. **Análisis en la carta U_x (dirección $x \to \infty$):** Considere la transformación de coordenadas $x = \frac{1}{u}$ e $y = \frac{v}{u}$, donde la recta invariante $u = 0$ representa el ecuador. Diferenciando respecto al tiempo, se obtiene el sistema equivalente en coordenadas (u, v)

$$X_{u,v} : \begin{cases} \dfrac{du}{dt} = -u\left(\left(\dfrac{\rho_n\left(1+(1-\eta)v\right)}{1+v} + \rho_w(1-\nu)v\right)e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} + \omega v - \delta_n\right), \\ \dfrac{dv}{dt} = -v\left(\left(\dfrac{\rho_n\left(1+(1-\eta)v\right)}{1+v} + \rho_w(1-\nu)v\right)e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} + \omega v - \delta_n\right) \\ \qquad\quad + \left(\rho_w\nu e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} - \omega v - \delta_w v\right). \end{cases} \tag{3.2.5}$$

   En este caso, los equilibrios sobre el ecuador en coordenadas esféricas, corresponden a equilibrios de la forma $(0, v)$ en coordenadas (u, v). Dado que $x \geq 0,\ y \geq 0$ para el sistema (3.1.1), se considera $u \to 0^+$. Como $\sigma > 0$, si se asume que $(1 + v) > 0$, el término exponencial $e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}}$ domina cualquier crecimiento polinomial y converge fuertemente a cero.

   Evaluando el límite, se encuentran dos equilibrios dados por

$$(0, v_0) = (0, 0), \qquad (0, v_1) = \left(0, \frac{\delta_n - (\delta_w + \omega)}{\omega}\right)$$

   Notar que $u_1 < 0$, y el eje $v = 0$ es invariante, la estabilidad local del segundo equilibrio no afecta el comportamiento de las órbitas en el primer cuadrante, y por lo tanto, no puede ser un punto en $\alpha - \lim(W_2^s(P_+))$.

Por otro lado, la matriz jacobiana evaluada en el origen es:

$$DX_{u,v}(0,0) = \begin{pmatrix} \delta_n & 0 \\ 0 & \delta_n - (\delta_w + \omega) \end{pmatrix}.$$

Se tiene $\delta_n < \delta_w + \omega$ y los valores propios tienen signos opuestos, por lo que es un punto silla. Además, notar que ambos ejes son invariantes, por lo que se tiene:

$$W^u_{loc}((0,v_0)) \subset \{(u,v) \mid v = 0\}, \qquad W^s_{loc}((0,v_0)) \subset \{(u,v) \mid u = 0\},$$

por tanto este punto tampoco puede ser parte de $\alpha - \text{lím}(W^s_2(P_+))$.

2. **Análisis en la carta U_y (dirección $y \to \infty$):** Mediante el cambio de coordenadas $x = \frac{\hat{u}}{\hat{v}}, y = \frac{1}{\hat{v}}$, donde el infinito (ecuador) se ubica en $\hat{v} = 0$. El sistema transformado es

$$Y_{\hat{u},\hat{v}} : \begin{cases} \dfrac{d\hat{u}}{dt} = \left(\dfrac{\rho_n \hat{u}\,(\hat{u} + (1-\eta))}{\hat{u}+1} - \rho_w(1-\nu) \right) e^{-\sigma \frac{\hat{u}+1}{\hat{v}}} \\ \qquad\qquad + \omega - \delta_n \hat{u} - \hat{u} \left(\rho_w \nu e^{-\sigma \frac{\hat{u}+1}{\hat{v}}} - (\omega + \delta_w) \right), \\ \dfrac{d\hat{v}}{dt} = -\hat{v} \left(\rho_w \nu e^{-\sigma \frac{\hat{u}+1}{\hat{v}}} - (\omega + \delta_w) \right). \end{cases} \tag{3.2.6}$$

Buscando equilibrios sobre la frontera $\hat{v} = 0$, y argumentando nuevamente la convergencia a cero de los términos exponenciales, asumiendo esta vez $1 + u > 0$, se obtiene un único equilibrio p_y, ubicado en $(\hat{u}^*, 0) = \left(\frac{\omega}{\delta_n - (\delta_w + \omega)}, 0 \right)$, note que por la condición de tasas (3.1.4) se tiene

$$1 + \hat{u}^* = \frac{\delta_n - \delta_w}{\delta_n - (\omega + \delta_w)} > 0,$$

y por tanto la convergencia de los términos exponenciales es válida.

La matriz jacobiana del equilibrio en el límite $\hat{v} \to 0^+$ es

$$DY_{\hat{u},\hat{v}} \left(\frac{\omega}{\delta_n - (\delta_w + \omega)}, 0 \right) = \begin{pmatrix} -(\delta_n - (\delta_w + \omega)) & 0 \\ 0 & \delta_w + \omega \end{pmatrix}.$$

De aquí se concluye que p_y es un nodo repulsor (ambos valores propios positivos) para $\delta_n < \delta_w + \omega$.

A partir del análisis previo, al aplicar la transformación inversa en cada caso para volver a la esfera, dado que $\delta_n < \delta_w < \delta_w + \omega$, por exclusión dinámica, se concluye que el equilibrio p_y constituye el conjunto α-límite de la rama estable $W^s_2(P_+)$ (ver Figura 3.4).

Es más, al aplicar la transformación inversa para retornar al sistema original (3.1.1) en coordenadas (x, y), la trayectoria global de $W^s_2(P_+)$ emerge desde el infinito hacia el primer

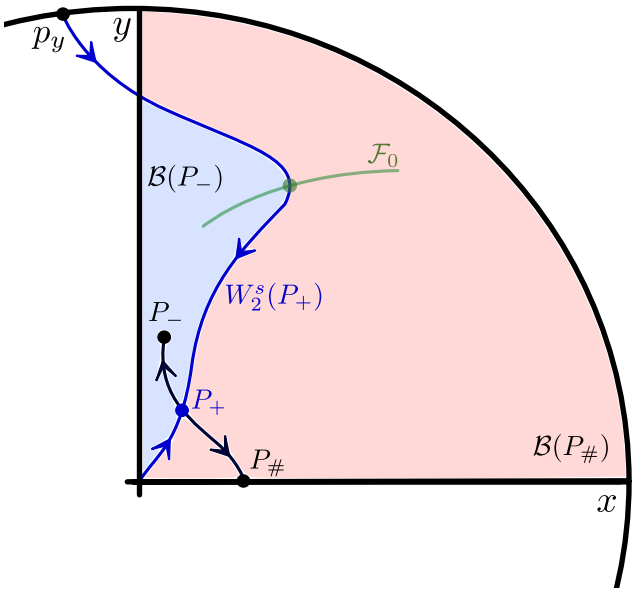


Figura 3.4: Bosquejo de la variedad estable global $W^s(P_+)$ en el disco de Poincaré. El conjunto $\alpha(W_2^s(P_+))$ es el equilibrio p_y. $\mathcal{F}_0$ representa un fragmento de la nulclina $\{\dot{x}=0\}$.

cuadrante. Dado que $\alpha(W_2^s(P_+)) = \{p_y\}$ se ubica en la región $x < 0$ del ecuador de Poincaré, la rama debe necesariamente intersectar el eje vertical en un punto $q_0 = (0, y_1)$ con $y_1 > y_+$. En dicho punto, la componente horizontal del flujo es estrictamente positiva:

$$\dot{x}|_{q_0} = F(0, y_1) = \rho_w(1-\nu)y_1 e^{-\sigma y_1} + \omega y_1 > 0, \tag{3.2.7}$$

lo que indica que la trayectoria ingresa al primer cuadrante con una dirección de crecimiento en x.

Por otro lado, consideremos el comportamiento local de la variedad en una vecindad $V(P_+)$ del equilibrio silla. La aproximación cuadrática $y = h(x) = y_+ + a_2(x - x_+)^2$ establece que la variedad es tangente al eje horizontal en P_+. Por definición de la variedad estable, cualquier órbita $(x(t), y(t)) \in W_2^s(P_+)$ es contractiva hacia P_+. En consecuencia, para una vecindad suficientemente pequeña donde $x > x_+$, el flujo debe satisfacer $\dot{x} < 0$ para converger al equilibrio.

Sea $\gamma : [0,1] \to W_2^s(P_+)$ una parametrización continua de un arco de la variedad tal que $\gamma(0) = q_0$ y $\gamma(1) \in V(P_+)$ con $x(\gamma(1)) > x_+$. Puesto que la función $F \circ \gamma$ es continua y verifica que $F(\gamma(0)) > 0$ y $F(\gamma(1)) < 0$, por el Teorema del Valor Intermedio existe al menos un punto $p^* = (M, \bar{y}) \in W_2^s(P_+)$ (sin pérdida de generalidad se escoge el máximo M) tal que:

$$F(M, \bar{y}) = 0. \tag{3.2.8}$$

Este punto p^* representa una tangencia vertical de la trayectoria con la nulclina $\mathcal{F}_0 = \{\dot{x} = 0\}$.

Geométricamente, la existencia de este punto garantiza que la variedad estable alcanza un desplazamiento máximo en la dirección de x antes de reorientar su curso hacia P_+. □

A partir de este resultado, en la siguiente sección se mostrará que no toda liberación garantiza el éxito, posicionando al umbral M como un factor clave para distinguir los protocolos exitosos de aquellos destinados al fracaso.

3.3. Control impulsivo y umbrales de liberación

En esta sección, analizamos el impacto de una intervención basada en el despliegue de $w_0 > 0$ mosquitos infectados con *Wolbachia* en un instante t_0. Para simplificar el estudio, consideramos a w_0 como un parámetro de intervención que modifica instantáneamente el estado del sistema. Bajo este marco, la dinámica de la liberación se describe como sigue:

1. **Pre-intervención ($t < t_0$):** El sistema evoluciona según la dinámica autónoma descrita en (3.1.1) sin intervención externa. Donde $(x_0, y_0) = \lim_{t \to t_0^-}(x(t), y(t))$ es el estado del sistema justo antes de la liberación.

2. **Instante de liberación ($t = t_0$):** Se introduce una cantidad w_0 de mosquitos infectados. El estado del sistema experimenta un salto discreto hacia un nuevo punto en el espacio de fases definido por:

$$(x(t_0^+), y(t_0^+)) = (x_0, y_0 + w_0). \tag{3.3.1}$$

3. **Post-intervención ($t > t_0$):** A partir del estado modificado $(x_0, y_0 + w_0)$, el sistema evoluciona siguiendo nuevamente la dinámica del modelo original.

Esta perspectiva permite evaluar la efectividad de la liberación basándose exclusivamente en la posición de la condición inicial resultante respecto a las cuencas de atracción del sistema.

Definición 3.3.1. *Se dice que una liberación de magnitud w_0 es exitosa si el estado resultante de la intervención pertenece a la cuenca de atracción del equilibrio de coexistencia, es decir:*

$$(x_0, y_0 + w_0) \in \mathcal{B}(P_-). \tag{3.3.2}$$

En caso contrario, si $(x_0, y_0 + w_0) \in \mathcal{B}(P_\#)$, la liberación se considera fallida.

La interacción entre la magnitud del pulso w_0 y la geometría de la variedad estable $W^s(P_+)$ permite enunciar el siguiente resultado general:

Teorema 3.3.1. *Sea (x_0, y_0) el estado inicial del sistema justo antes de la intervención y sea $w_0 \geq 0$ la magnitud del pulso. Existe un umbral crítico $M > x_+$ tal que:*

(i) Régimen de Viabilidad: Si $x_0 < M$, existe un intervalo abierto y acotado $\Omega_{x_0} = (y^1_{x_0}, y^2_{x_0})$ tal que la liberación es exitosa si y solo si $y_0 + w_0 \in \Omega_{x_0}$.

(ii) Régimen de Inviabilidad: Si $x_0 > M$, entonces toda liberación resulta fallida, independientemente de la magnitud w_0.

Demostración. La demostración es una consecuencia directa del comportamiento global de la rama $W^s_2(P_+)$ analizado en la Proposición 3.2.2. Dado que esta variedad constituye la frontera de la cuenca $\mathcal{B}(P_-)$ y posee un máximo desplazamiento horizontal M, cualquier estado con componente $x > M$ queda confinado fuera de la región de coexistencia. □

Observación 3.3.1. *El conjunto de éxito Ω_{x_0} admite una interpretación geométrica precisa: corresponde a la sección vertical de la cuenca de atracción en el punto de intervención, es decir, $\Omega_{x_0} = \{y \in \mathbb{R}^+ \mid (x_0, y) \in \mathcal{B}(P_-)\}$. En consecuencia, los extremos del intervalo $\{y^1_{x_0}, y^2_{x_0}\}$ están determinados unívocamente por los puntos de intersección de la variedad estable $W^s(P_+)$ con la recta vertical $x = x_0$. La Figura 3.5 ilustra esta geometría para la cepa wMelPop. Para los valores de los parámetros considerados, se observa que el umbral M es muy cercano a la densidad de equilibrio silvestre $x_\#$, mientras que el intervalo $\Omega_{x_\#} = (y^1_{x_\#}, y^2_{x_\#})$ es estrecho y se encuentra a valores elevados de la población infectada. Por lo tanto, cuando la población silvestre se encuentra inicialmente cerca de $x_\#$, el establecimiento mediante un único pulso requiere una magnitud de liberación excesivamente grande, lo que hace que esta estrategia resulte poco viable en este escenario. Por otro lado, la misma figura muestra que, al considerar valores de x_0 progresivamente menores, el extremo inferior $y^1_{x_0}$ disminuye, mientras que el extremo superior $y^2_{x_0}$ aumenta. Así, el intervalo de valores de w_0 que conducen al establecimiento se amplía y, en particular, disminuye rápidamente la magnitud mínima del pulso necesaria para ingresar a la cuenca de atracción de P_-.*

Esta observación sugiere una estrategia de control para wMelPop: reducir previamente la población silvestre antes de realizar la liberación de Wolbachia, de modo que el despliegue posterior pueda efectuarse con un esfuerzo considerablemente menor. Este comportamiento contrasta con el observado para las cepas wAlbB y wMel, cuya estructura del conjunto $\Omega_{x_\#}$ resulta considerablemente más favorable para el establecimiento mediante un único pulso como se observa en la Figura 3.6.

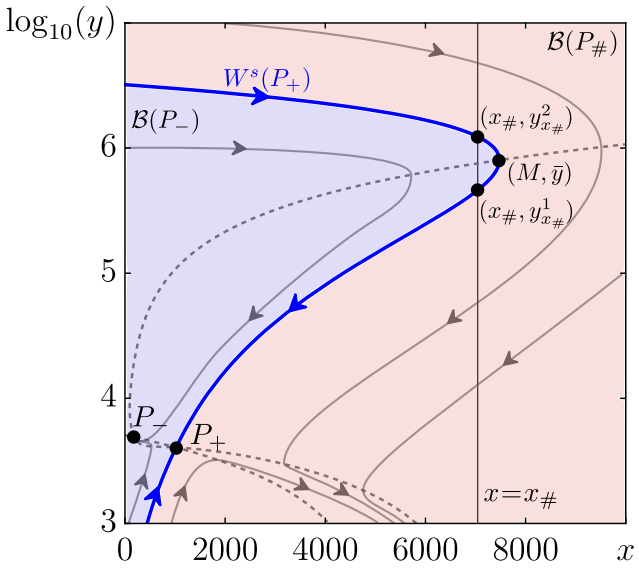


Figura 3.5: Retrato de fase global con la componente y en escala logarítmica ($\log_{10}$) y representación del umbral crítico M para la cepa *wMelPop* ($\omega = 0.00028$), el resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. El punto $(M, \bar{y}) \in W^s(P_+)$ satisface $\dot{x} = 0$. Las nulclinas se representan mediante líneas discontinuas.

Para el resto de este análisis, nos centraremos en el escenario biológico donde la población silvestre se encuentra inicialmente en su estado de equilibrio estable $P_\# = (x_\#, 0)$. Bajo este supuesto, la viabilidad de la intervención queda supeditada a que $x_\# < M$.

La determinación de los umbrales críticos se realiza mediante la integración numérica de la separatriz. Como condición inicial para este proceso, se utiliza la aproximación de orden cuadrático derivada previamente:

$$h(x) = y_+ + a_2(x - x_+)^2 + \mathcal{O}(|x - x_+|^3).$$

Esta expresión proporciona un segmento local de la variedad estable en una vecindad de P_+, el cual constituye la condición inicial para un procedimiento de globalización por integración numérica mediante un algoritmo de paso adaptativo en tiempo negativo. Las intersecciones de la trayectoria resultante con la recta $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid x = x_\#\}$ definen numéricamente los extremos del abierto de éxito $\Omega_{x_\#}$. El resultado de este proceso para las distintas cepas bajo estudio se presenta en la Figura 3.6.

Es importante notar que, según la estructura del modelo, la densidad de equilibrio silvestre $x_\# = \frac{1}{\sigma}\ln(\frac{\rho_n}{\delta_n})$ es independiente de los parámetros (ω, η, ν). Así, para el conjunto de parámetros fijados en la Tabla 3.1, se considerará $x_\# = 7033$ para todo el análisis.

La Figura 3.6 resume el efecto del estrés térmico ω sobre la viabilidad de estrategias de liberación instantánea para las cepas *wMel*, *wAlbB* y *wMelPop*. Los paneles (a_1)–(a_3) muestran la dependencia del umbral M respecto a ω, mientras que los paneles (b_1)–(b_3) presentan el correspondiente conjunto de éxito $\Omega_{x_\#}$.

En los paneles (a_1)–(a_3) se observa que M decrece conforme aumenta el estrés térmico y se identifican dos valores críticos del parámetro ω:

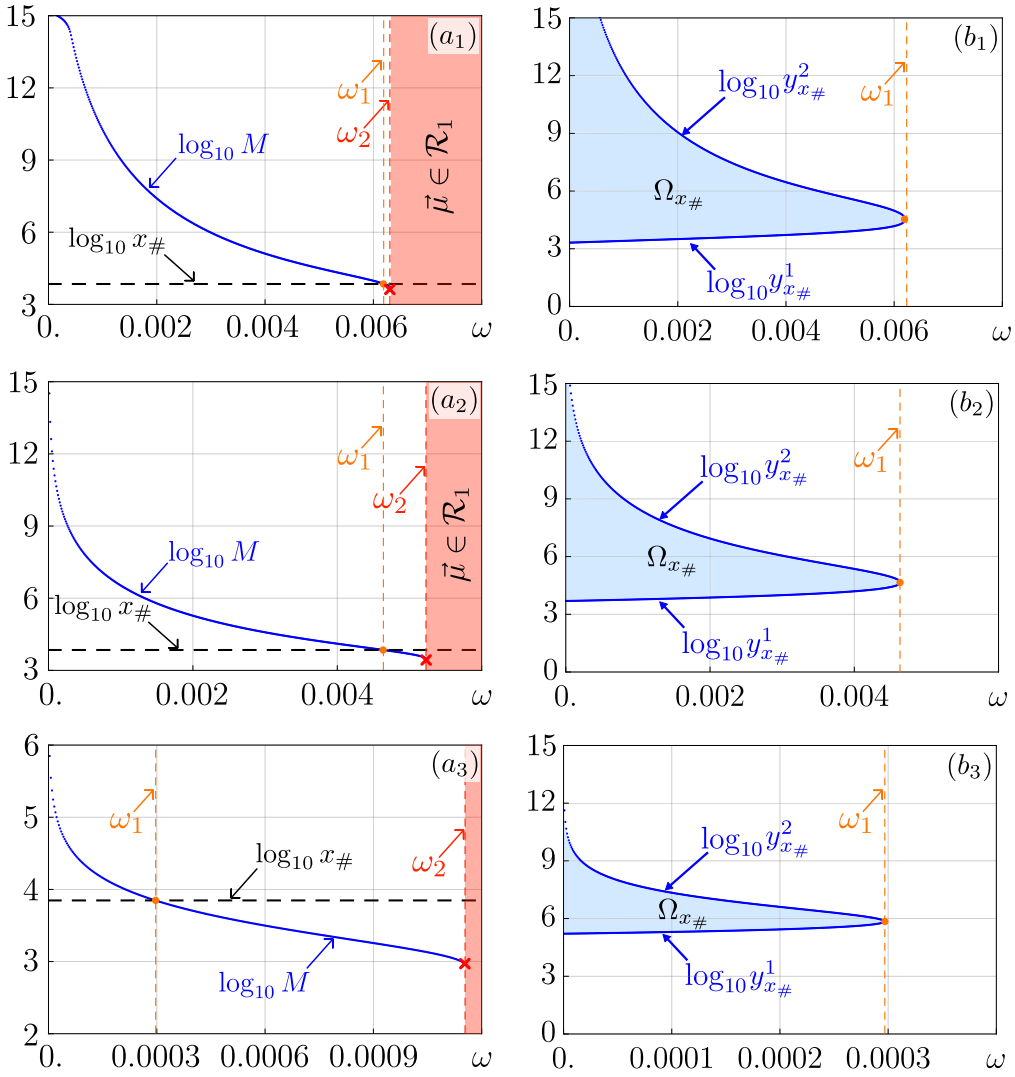


Figura 3.6: Paneles (a_1)–(a_3) muestran el umbral M y los paneles (b_1)–(b_3) el conjunto $\Omega_{x_\#}$ al variar ω, ambos con eje vertical en escala logarítmica. Para la cepa *wMel* en (a_1) y (b_1), se tiene $\omega_1 \approx 0.0062$, $\omega_2 \approx 0.00631$; *wAlBb* en (a_2) y (b_2), con $\omega_1 \approx 0.00463$, $\omega_2 \approx 0.00522$; *wMelPop* en (a_3) y (b_3), con $\omega_1 \approx 2.96 \times 10^{-4}$, $\omega_2 \approx 1.15 \times 10^{-3}$. El punto naranja señala la colisión de los umbrales $y^1_{x_\#}$ e $y^2_{x_\#}$ en ω_1, donde $M = x_\#$, marcando el fin de la viabilidad de la estrategia, mientras que ω_2 marca el borde de la región paramétrica $\mathcal{R}_2$. El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1.

1. **Primer umbral ($\omega = \omega_1$):** Corresponde al valor de estrés térmico donde $M = x_\#$. Para $\omega < \omega_1$, se cumple $M > x_\#$, condición necesaria para que la recta $x = x_\#$ intersecte la variedad estable en dos puntos distintos, dando origen a un intervalo no vacío de liberaciones exitosas. En contraste, para $\omega > \omega_1$, esta intersección desaparece.

2. **Segundo umbral ($\omega = \omega_2$):** Corresponde al valor límite a partir del cual deja de existir el máximo M, debido a la desaparición del equilibrio de coexistencia P_+ y, por consiguiente, de su variedad estable $W^s(P_+)$. Este punto delimita el borde de la región paramétrica de coexistencia $\mathcal{R}_2$, marcando la transición hacia $\mathcal{R}_1$.

Para la cepa *wMel* (panel (a_1)), que presenta la mayor aptitud biológica entre las consideradas, se observa únicamente un pequeño intervalo $\omega \in (\omega_1, \omega_2)$, en el que, pese a que $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$, ninguna liberación instantánea realizada desde $P_\#$ permite establecer *Wolbachia*. A medida que disminuye la aptitud biológica de la cepa, este intervalo se amplía (panel (a_2) con $r_w = 0.8$, (a_3) con $r_w = 0.5$), indicando que la mera existencia del equilibrio de coexistencia ya no garantiza la viabilidad de la estrategia. En particular, para la cepa *wMelPop*, con $r_w = 0.5$, la diferencia entre ω_1 y ω_2 resulta considerable, por lo que la determinación previa del umbral ω_1 se vuelve fundamental, pues corresponde al máximo nivel de pérdida de infección por estrés térmico compatible con el establecimiento exitoso de *Wolbachia* mediante un único pulso instantáneo.

Por otro lado, los paneles (b_1)–(b_3) muestran la evolución del conjunto de éxito $\Omega_{x_\#}$ al variar el estrés térmico. Se observa que la longitud de este intervalo disminuye monótonamente con ω: el extremo inferior $y^1_{x_\#}$ aumenta, mientras que el extremo superior $y^2_{x_\#}$ disminuye, hasta coincidir en el punto $y^1_{x_\#} = y^2_{x_\#} = x_\#$, cuando $\omega = \omega_1$. En consecuencia, la medida de $\Omega_{x_\#}$ tiende a cero al aproximarse al umbral de viabilidad de la estrategia. Asimismo, al comparar las distintas cepas se aprecia que, para un mismo valor de $\omega < \omega_1$, la medida de $\Omega_{x_\#}$ disminuye conforme se reduce la aptitud biológica relativa ($r_w = 0.9$ en el panel (b_1), $r_w = 0.8$ en el panel (b_2) y $r_w = 0.5$ en el panel (b_3)). Esto indica que las cepas con mayores costos biológicos para el huesped, como *wMelPop*, admiten un rango más estrecho de liberaciones exitosas. En términos prácticos, la selección de la cantidad inicial desplegada w_0 requiere una mayor precisión para garantizar el establecimiento de la infección mediante una estrategia de liberación instantánea.

Al contrastar las cepas en los paneles (b_1)–(b_3), se observa que el aumento en el costo de aptitud biológica r_w amplifica la vulnerabilidad del control. Mientras que para *wMel* en la Figura 3.6(b_1) ($r_w = 0.9$) la medida del intervalo de fracaso del control es de apenas 0.00011,

este se extiende significativamente para cepas con menor desempeño competitivo, alcanzando 0.00085 para *wMelPop* en la Figura 3.6(b_3) (con $r_w = 0.5$).

Para cuantificar la magnitud del despliegue necesario, se introduce la **proporción de despliegue mínimo**, definida como el ínfimo del esfuerzo relativo que sitúa al sistema dentro de la cuenca de coexistencia

$$R_m = \frac{y^1_{x_\#}}{x_\#}. \tag{3.3.3}$$

Esta cantidad adimensional normaliza el límite inferior del intervalo de éxito $\Omega_{x_\#}$ respecto a la población residente en ausencia de infección. Desde un punto de vista práctico, dado un escenario ambiental fijo, cualquier liberación de magnitud

$$w_0 = x_\# R_m + \varepsilon, \quad \varepsilon > 0 \ tal \ que \ y^1_{x_\#} + \varepsilon < y^2_{x_\#}$$

garantiza que el sistema alcance el equilibrio de coexistencia P_-.

En lo que sigue, se analizará numéricamente cómo este umbral mínimo R_m responde a la interacción entre CI, MT y estrés térmico.

En la Figura 3.7 se presenta la proporción mínima de despliegue R_m para la cepa *wAlbB* ($r_\omega = 0.8$). En el panel (a) se observa que el aumento de ω incrementa monótonamente el esfuerzo necesario. Notablemente, para niveles de estrés altos, la pérdida de viabilidad del control (punto naranja) ocurre cuando la separatriz se retrae antes del punto de intervención ($M \leq x_\#$), un fenómeno que precede a la desaparición del equilibrio P_- por bifurcación silla-nodo (cruz roja).

Los paneles (b)–(c) muestran la sensibilidad de R_m ante fallos en la incompatibilidad citoplasmática (η) y la transmisión maternal (ν). Para valores bajos de estrés térmico ($\omega \leq \omega_3$), el control se vuelve inviable cuando los parámetros ingresan en la región de extinción $\mathcal{R}_1$ (cruces rojas), donde el sistema no admite un equilibrio de coexistencia. En cambio, para valores más altos de estrés ($\omega \geq \omega_4$), la inviabilidad ya no se debe necesariamente a la ausencia de un régimen de persistencia de la bacteria, sino a que la liberación requerida supera la capacidad de control impulsivo: la condición $M \leq x_\#$ impide alcanzar la cuenca de atracción del equilibrio de coexistencia mediante una única liberación (puntos naranjas). Por tanto, el aumento del estrés térmico restringe la viabilidad del control, exigiendo valores de η y ν cada vez más cercanos a la unidad para mantener la posibilidad de asentamiento de Wolbachia.

Además, en los paneles (b)–(c) se evidencia una marcada asimetría en la sensibilidad paramétrica del control: el éxito de la estrategia es penalizado de forma mucho más agresiva ante fallos en la transmisión maternal (ν) que frente a reducciones en la incompatibilidad

citoplasmática (η). Esta vulnerabilidad se manifiesta en que el régimen de viabilidad tolera un rango de variación considerablemente más amplio para η antes de alcanzar la condición $M \leq x_{\#}$; por el contrario, el margen de error permitido para ν es extremadamente estrecho, lo que posiciona a la integridad de la herencia vertical como el factor determinante y más restrictivo para la persistencia de *wAlBb*.

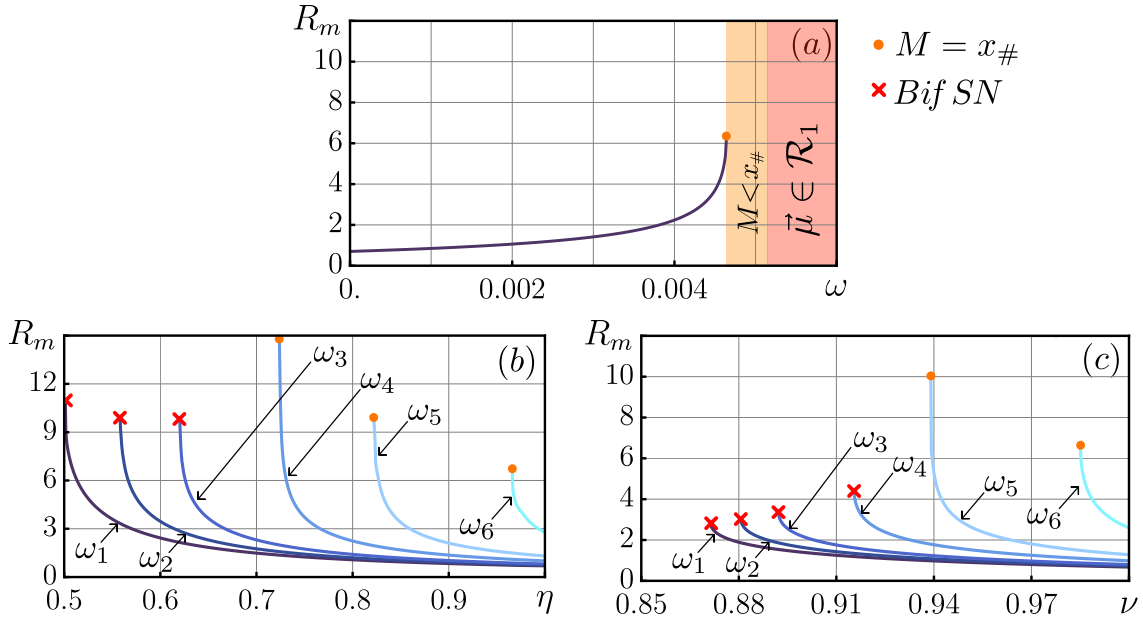


Figura 3.7: Esfuerzo mínimo de control mediante despliegue instantáneo en función de los parámetros ω, η y ν, para el valor del factor demográfico relativo de individuos infectados con la cepa *wAlBb*, $r_\omega = \rho_w/\rho_n = \delta_n/\delta_w = 0.8$ sujeta a una población inicial en el equilibrio de extinción $P_{\#} = (x_{\#}, 0)$. En (a) se varía ω; en (b) y (c) se varían η y ν, respectivamente, para distintos valores fijos ω_k, $k = 1, \ldots, 6$. Los valores de ω_k y del resto de parámetros se indican en las tablas 3.1 y 3.2. Los puntos naranjos (resp. cruces rojas) indican el valor del parámetro para el cual el control deja de ser exitoso cuando se satisface $M \leq x_{\#}$ (resp. cuando ocurre una bifurcación *silla-nodo* que elimina el equilibrio de coexistencia y conduce a la región de extinción I).

El comportamiento de la cepa *wMel* (ver Figura 3.8) es cualitativamente similar, pero evidencia una mayor robustez operativa. El valor crítico de ω para el cual $M = x_{\#}$ es superior al de *wAlbB*, extendiendo el régimen de viabilidad hacia temperaturas más altas (ver panel (a)). En los paneles (b)–(c), se observa que la pérdida de eficacia por la barrera topológica $M \leq x_{\#}$ aparece tardíamente (entre $\omega_5 = 0.003$ y $\omega_6 = 0.006$). Además, el valor de R_m es sistemáticamente menor que en la cepa previa; esto implica que *wMel* no solo es más resistente al estrés, sino que requiere un esfuerzo de liberación significativamente menor

para asegurar el establecimiento.

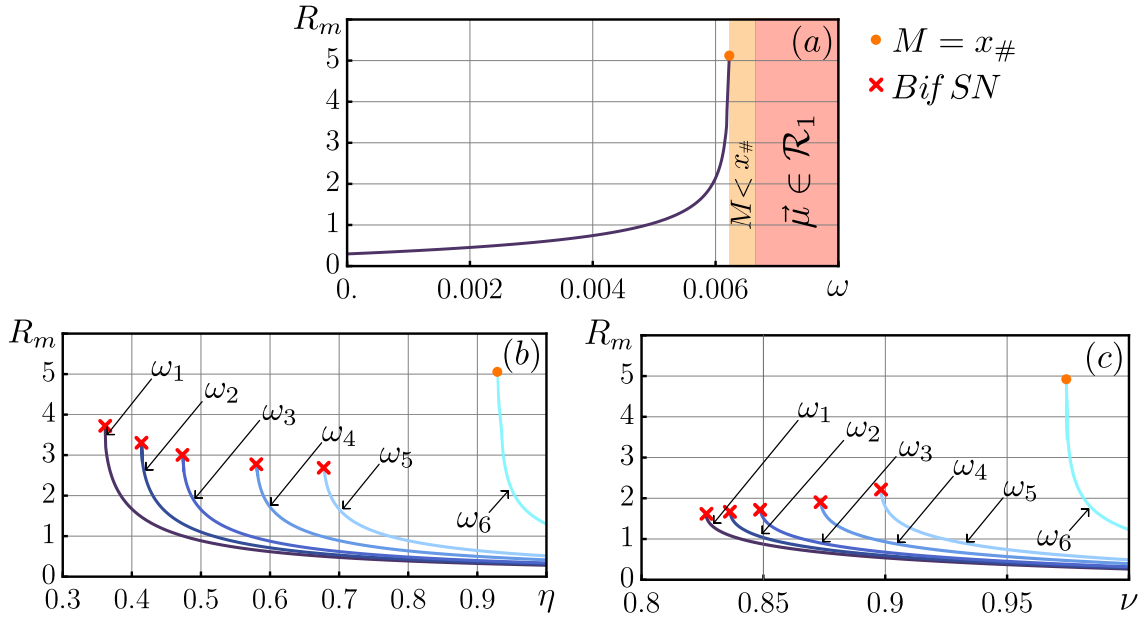


Figura 3.8: Análogo a la Figura 3.7, para los valores de parámetros de la cepa *wMel* con $r_\omega = 0.9$, los cuales se indican en las tablas 3.1 y 3.2.

Por el contrario, la cepa *wMelPop* (ver Figura 3.9) muestra una degradación severa de la eficacia. El valor de R_m es drásticamente elevado, superando el umbral de 20 en la mayoría de los escenarios. Esto significa que para establecer esta cepa, se requeriría liberar al menos 20 veces la cantidad de mosquitos silvestres presentes, lo cual es logísticamente poco viable. Al igual que en el análisis del conjunto $\Omega_{x_\#}$, en el panel (a) se muestra que la ventana de viabilidad es extremadamente estrecha ($\omega \in (0, 2.96 \times 10^{-4})$), alcanzando $R_m \approx 100$ para los mas altos valores de estrés térmico permitidos en la región de viabilidad. Además, dentro de la viabilidad del control, en los paneles (b) y (c) se alcanzanza $R_m \approx 300$ para $\omega = \omega_3$ y el peor escenario viable al disminuir la MT; y $R_m \approx 600$ para $\omega = \omega_2$ y el peor escenario viable al disminuir la CI.

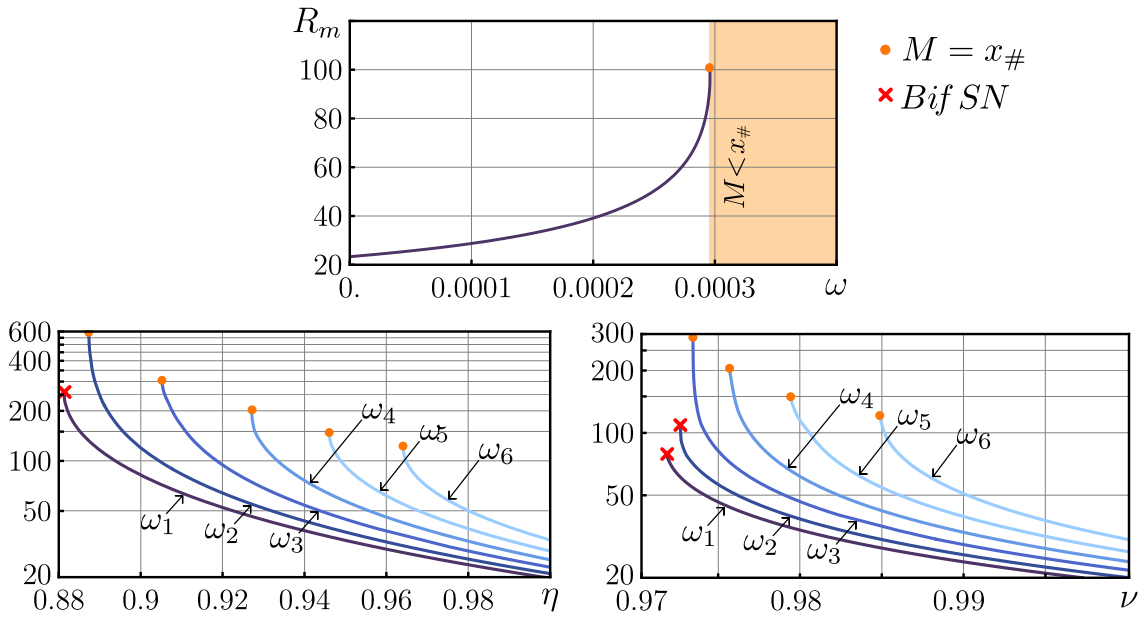


Figura 3.9: Análogo a la Figura 3.7, para los valores de parámetros de la cepa *wMelPop* con $r_\omega = 0.5$, los cuales se indican en las tablas 3.1 y 3.2. En (b) y (c) se utiliza escala logarítmica para R_m.

Parámetro	*wAlBb*	*wMel*	*wMelPop*
ω_1	0.0001	0.0001	0.00001
ω_2	0.0005	0.0005	0.00005
ω_3	0.001	0.001	0.0001
ω_4	0.002	0.002	0.00015
ω_5	0.003	0.003	0.0002
ω_6	0.0045	0.006	0.00025

Cuadro 3.2: Valores de pérdida de infección por estrés térmico ω_k utilizados en los distintos escenarios simulados en las Figuras 3.7, 3.8 y 3.9.

Los resultados obtenidos indican que la aplicación de estrategias de control mediante despliegue instantáneo con la cepa *wMelPop* no resulta práctica, salvo en escenarios altamente favorables, caracterizados por valores cercanos a la perfección en los mecanismos de transmisión y compatibilidad, junto con condiciones de estrés térmico reducido. No obstante, podría ser relevante considerar esta cepa desde una perspectiva alternativa, dado su alto potencial para bloquear la replicación del virus del dengue. Una estrategia más viable consiste en reducir previamente la población silvestre antes de realizar el despliegue de *Wolbachia*, lo

que permite disminuir significativamente el esfuerzo de liberación requerido para alcanzar la cuenca de atracción del equilibrio de coexistencia.

Además, los resultados numéricos confirman la existencia del régimen de control predicho teóricamente en el Teorema 3.3.1: A altos valores de pérdida de infección por estrés térmico, la pérdida de eficacia del despliegue está determinada por la estructura de la separatriz ($x_{\#} < M$), y para valores bajos de este parámetro, la pérdida de eficacia se debe principalmente a la transición a una región paramétrica sin equilibrios de coexistencia ($\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_1$).

Capítulo 4

Aplicación de un control en lazo cerrado

Este capítulo aborda el diseño y análisis cualitativo de una estrategia de control en lazo cerrado aplicada al sistema (3.1.1). El estudio se inicia demostrando que el sistema controlado está bien puesto y caracterizando la naturaleza de la singularidad en el origen. A continuación, se analiza la posibilidad de un único estado estacionario de coexistencia y se descarta la presencia de órbitas periódicas. Posteriormente, se determina la estabilidad global de dichos estados bajo la acción del control.

4.1. Motivación y formulación del control

Sobre la estructura del modelo biológico base (3.1.1), junto con las restricciones biológicas impuestas en (3.1.4), introducimos ahora la intervención antropogénica. El objetivo es modelar una estrategia de control reactiva, donde la liberación de mosquitos infectados se modula dinámicamente en función del estado del sistema, buscando maximizar la eficiencia del reemplazo.

Definimos la siguiente función de despliegue:

$$\mathcal{C}(x, y) := \frac{\gamma x}{k + y}, \quad \gamma > 0.$$

Esta formulación captura la interacción entre el esfuerzo de control y las poblaciones existentes a través de dos mecanismos:

1. **Retroalimentación Positiva:** La tasa de liberación es linealmente proporcional a la densidad de la población salvaje x, simulando un monitoreo activo que intensifica el esfuerzo en las zonas de mayor infestación de mosquitos sin *Wolbachia*.

2. **Saturación:** El esfuerzo se atenúa hiperbólicamente ante la presencia de la población infectada y. Al igual que en la respuesta de Holling II, donde el depredador se sacia, aquí el controlador limita su acción por logística o estrategia para no saturar zonas donde *Wolbachia* ya es prevalente.

Desde el punto de vista dimensional, considerando que las variables de estado x e y representan densidades poblacionales (individuos), el parámetro de semi-saturación k debe poseer unidades de densidad (individuos). Por su parte, el parámetro de control γ debe tener unidades de flujo o tasa de liberación (individuos $\cdot$ dia^{-1}). Esta configuración garantiza la homogeneidad dimensional del sistema, donde la fracción $x/(k+y)$ actúa como un factor de ponderación adimensional que modula la intensidad del esfuerzo de control.

Por simplicidad analítica, y asumiendo que las variables pueden ser re-escaladas respecto a la constante de saturación sin pérdida de generalidad, en lo que sigue fijaremos

$$k = 1 \ [individuo],$$

y el modelo de control denso-dependiente resultante queda

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \left(\dfrac{\rho_n x(x + (1-\eta)y)}{x+y} + \rho_w(1-\nu)y \right) e^{-\sigma(x+y)} + \omega y - \delta_n x, \\ \dfrac{dy}{dt} = \rho_w \nu y e^{-\sigma(x+y)} - \omega y - \delta_w y + \dfrac{\gamma x}{1+y}. \end{cases} \tag{4.1.1}$$

Dado que se ha añadido un nuevo parámetro al sistema, ahora $(\boldsymbol{\mu}, \gamma) = (\rho_n, \rho_w, \delta_n, \delta_w, \sigma, \omega, \eta, \nu, \gamma) \in \mathbb{R}^9_+$ será el vector de parámetros del sistema (4.1.1).

Es evidente que si $\gamma = 0$, recuperamos el sistema natural (3.1.1). Nuestro objetivo principal será determinar la existencia de umbrales críticos para γ que permitan eliminar los equilibrios con predominancia del mosquito salvaje y forzar la convergencia global hacia el establecimiento de *Wolbachia*.

4.2. Buena definición y dinámica del equilibrio trivial

Es necesario corroborar las condiciones bajo las cuales el modelo está matemáticamente bien definido y es biológicamente consistente. Para ello, enunciamos el siguiente resultado que garantiza la existencia, unicidad y acotación global de las soluciones.

Teorema 4.2.1 (Sistema bien planteado)**.** *El sistema* (4.1.1) *está bien planteado en el siguiente sentido: para toda condición inicial* $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2_+$*, existe una única solución* $(x(t), y(t)) \in \mathcal{C}^1([0,\infty))$ *del sistema, la cual permanece en* $\mathbb{R}^2_+$ *para todo* $t \geq 0$ *y es uniformemente acotada.*

Demostración. La existencia y unicidad local de soluciones se sigue del teorema de Picard–Lindelöf, puesto que el campo vectorial asociado al sistema (4.1.1) es de clase $\mathcal{C}^1$ en $\mathbb{R}^2_+$ y, por tanto, localmente Lipschitz. Primero se asegurará la invarianza positiva del primer cuadrante y posteriormente se demostrará la acotación de las soluciones mediante el análisis del flujo en el infinito.

Invarianza Positiva. Evaluando las derivadas del campo vectorial sobre los ejes coordenados, se obtiene

$$\begin{aligned} \dot{x}|_{x=0} &= y\left(\rho_w(1-\nu)e^{-\sigma y} + \omega\right) \geq 0, && \text{para } y \geq 0, \\ \dot{y}|_{y=0} &= \gamma x \geq 0, && \text{para } x \geq 0. \end{aligned}$$

Dado que el campo vectorial apunta hacia el interior del primer cuadrante o es tangente a la frontera, las trayectorias que inician en $\mathbb{R}^2_+$ no pueden salir de este conjunto.

Acotamiento de Soluciones. Para demostrar que las soluciones no escapan a infinito, se estudia el sistema mediante la Compactificación de Poincaré. Analizando las cartas locales $U_1 = \{x \neq 0\}$ y $U_2 = \{y \neq 0\}$, se muestra que las direcciones invariantes en el infinito que apuntan hacia el interior de $\mathbb{R}^2_+$ son inestables (repulsoras), lo que confina la dinámica a una región compacta.

Análisis en (U_1)*:* Sea el cambio de coordenadas $h_x(x,y) = \left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u}\right)$ y considere el sistema equivalente en las variables (u,v) en un entorno de $u = 0$ (correspondiente al infinito en variables (x,y) con $x \neq 0$):

$$X_{u,v} : \begin{cases} \dfrac{du}{dt} = -u\left(\left(\dfrac{\rho_n\left(1+(1-\eta)v\right)}{1+v} + \rho_w(1-\nu)v\right)e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} + \omega v - \delta_n\right), \\ \dfrac{dv}{dt} = -v\left(\left(\dfrac{\rho_n\left(1+(1-\eta)v\right)}{1+v} + \rho_w(1-\nu)v\right)e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} + \omega v - \delta_n\right) \\ \qquad\quad + \left(\rho_w\nu v e^{-\sigma\frac{(1+v)}{u}} - \omega v - \delta_w v + \dfrac{\gamma u}{u+v}\right). \end{cases} \tag{4.2.1}$$

Notar que en (4.2.1) existe una indeterminación en $u + v = 0$. Para resolverla, se aplica la reparametrización temporal $t \mapsto \tau := \dfrac{t}{u+v}$ (con $u+v \neq 0$), obteniendo el sistema reescalado

$$\bar{X}_{u,v} := (u+v)X_{u,v}, \quad u+v \neq 0. \tag{4.2.2}$$

El sistema (4.2.2) no está definido en $u = 0$ debido al término exponencial $e^{-\sigma\frac{1+v}{u}}$, el cual presenta una discontinuidad esencial en $u = 0$ (converge a cero por la derecha, pero diverge por la izquierda). Dado que el conjunto de interés implica

$$x \geq 0 \implies u \geq 0,$$

se considera la extensión continua por la derecha al conjunto $\{u = 0\}$

$$\bar{X}_{u,v}|_{u=0} := \lim_{u\to 0^+} \bar{X}_{u,v}.$$

Restringiéndo al subespacio invariante $u = 0$, el sistema se reduce a

$$\bar{X}_{u,v}|_{\{u=0\}} : \begin{cases} \dfrac{du}{d\tau} = 0, \\ \dfrac{dv}{d\tau} = -v^2\left(\omega v - \delta_n + (\omega + \delta_w)\right). \end{cases} \tag{4.2.3}$$

Los equilibrios de este sistema son $(0, 0)$ y el punto $P^* = \left(0, \dfrac{\delta_n - (\omega + \delta_w)}{\omega}\right)$. Bajo la hipótesis biológica (3.1.4) en particular se cumple $\omega + \delta_w > \delta_n$ y por lo tanto la componente v del punto P^* es negativa.

Dado que bajo el sistema (4.2.2) se satisface

$$\dot{v}|_{v=0} = \frac{\gamma}{u} \geq 0,$$

la región $\{(u, v) : v > 0\}$ es positivamente invariante. En efecto, si $\varphi(t) = (u(t), v(t))$ es una órbita tal que $v(t_0) > 0$ para algún t_0 en su intervalo de definición, entonces $v(t) > 0$ para todo $t \geq t_0$. En particular, dado que P^* posee componente v negativa, se concluye que $P^* \notin \omega(\varphi(t))$, y por la arbitrariedad de $\varphi(t)$, no pertenece al conjunto ω-límite de ninguna órbita con condición inicial en el primer cuadrante.

Por otro lado, notar que la matriz Jacobiana en el origen es la matriz nula

$$D\bar{X}_{u,v}(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

esto implica que es un equilibrio no hiperbólico. Para determinar su topología, aplicamos un *Blow-up direccional* al sistema (4.2.2) en el origen (Para reducir notación se reutilizarán las variables (x, y) y (u, v)).

i) Blow-up Horizontal: Se aplica la transformación $\varphi(x, y) = (x, xy) = (u, v)$, y se desingulariza el sistema resultante mediante el cambio temporal $t \mapsto \tau := xt$ obteniendo el siguiente sistema en el eje de interés $(x \to 0^+)$

$$\frac{dx}{d\tau}|_{x=0} = 0, \quad \frac{dy}{d\tau}|_{x=0} = \gamma.$$

Dado que no existen equilibrios para $\gamma > 0$, se concluye que la dinámica horizontal del equilibro $(u_0, v_0) = (0, 0)$ en el sistema (4.2.2) es regular, y en particular, no posee direcciones atractoras.

ii) Blow-up Vertical: Consideramos la transformación $\phi(x, y) = (xy, y) = (u, v)$, que transforma el campo (4.2.2) en:

$$V^1_{x,y} : \begin{cases} \dfrac{dx}{d\tau} = & x\left(-x\gamma - e^{-\frac{(1+y)\sigma}{xy}}(1+x)y\nu\rho_w + y(\delta_w+\omega) + xy(\delta_w+\omega)\right), \\ \dfrac{dy}{d\tau} = & y\left(x\gamma - (1+x)y\left(-\delta_n + \delta_w - e^{-\frac{(1+y)\sigma}{xy}}\nu\rho_w\right.\right. , \\ & \left.\left. + e^{-\frac{(1+y)\sigma}{xy}}\left(\dfrac{(1+y-y\eta)\rho_n}{1+y} - y(-1+\nu)\rho_w\right) + \omega + y\omega\right)\right), \end{cases} \tag{4.2.4}$$

El origen $(0, 0)$ en las coordenadas (u, v) se abre a toda la línea $y = 0$ en las variables (x, y). Al estudiar el límite $y \to 0^+$, se encuentra nuevamente un equilibrio no hiperbólico en $x = 0$. Para desingularizar este punto, se procede a un segundo nivel de *blow-up*.

iii) Segundo nivel de Blow-up (Horizontal y Vertical anidados): Al aplicar blow-up horizontal sobre el sistema (4.2.4) mediante $\varphi_H(u, v) = (u, uv) = (x, y)$, se obtiene el sistema

$$H_{u,v} : \begin{cases} \dfrac{du}{d\tau} = u^2\left(-e^{-\frac{\sigma+uv\sigma}{u^2v}}(1+u)v\nu\rho_w + (-\gamma + (1+u)v(\delta_w+\omega))\right), \\ \dfrac{dv}{d\tau} = uv\left(2\gamma + \dfrac{e^{-\frac{\sigma+uv\sigma}{u^2v}}(1+u)v\left((-1+uv(-1+\eta))\rho_n + (1+uv)(uv(-1+\nu)+2\nu)\rho_w\right)}{1+uv}\right) \\ \qquad + uv\left(-(1+u)v\left(-\delta_n + 2\delta_w + (2+uv)\omega\right)\right). \end{cases} \tag{4.2.5}$$

Dado que $\dot{u} = \dot{v} = 0$ cuando $u \to 0^+$, se reparametriza el tiempo $\tau \mapsto t := \frac{\tau}{u}$, obteniendo el sistema reescalado

$$\bar{H}_{u,v} := \frac{1}{u} H_{u,v}, \tag{4.2.6}$$

que en el límite $u \to 0^+$, se reduce a

$$\dot{u} = 0, \quad \dot{v} = v\left(2\gamma + v\left(\delta_n - 2(\omega + \delta_w)\right)\right).$$

Por tanto, restringido a $u = 0$, los equilibrios de (4.2.6) se encuentran en $v_0 = 0$ y $v_1 = -\frac{2\gamma}{\delta_n - 2(\omega+\delta_w)}$. Como $\omega + \delta_w > \delta_n$, se tiene $v_1 > 0$. El análisis de las matrices Jacobianas muestra:

$$D\bar{H}_{u,v}(0,0) = \begin{pmatrix} -\gamma & 0 \\ 0 & 2\gamma \end{pmatrix}, \quad D\bar{H}_{u,v}(0, v_1) = \begin{pmatrix} -\gamma\left(\frac{\delta_n}{\delta_n - 2(\omega+\delta_w)}\right) & 0 \\ \left(\frac{2\gamma}{\delta_n - 2(\omega+\delta_w)}\right)^2\left(\frac{(\delta_n - 2(\omega+\delta_w))^2 + 2\omega\gamma}{\delta_n - 2(\omega+\delta_w)}\right) & -2\gamma \end{pmatrix},$$

y ambos son puntos silla. Los espacios estables e inestables están dados por:

$$E^s(0,0) = \{v = 0\}, \quad E^u(0,0) = \{u = 0\}; \quad E^s(0, v_1) = \{u = 0\}, \quad E^u(0, v_1) = \{v = Cu + v_1\},$$

donde

$$C = -\frac{\left(\frac{2\gamma}{\delta_n - 2(\omega+\delta_w)}\right)^2 \left((\delta_n - 2(\omega+\delta_w))^2 + 2\omega\gamma\right)}{\gamma\left(4(\omega+\delta_w) - \delta_n\right)} < 0,$$

obteniendo el retrato de fase cualitativo del campo $\bar{H}_{u,v}$ que se muestra en la Figura 4.1(a), que al volver a la variable temporal $\tau = ut$, se obtiene el retrato de fase cualitativo de $H_{u,v}$ que se muestra en la Figura 4.1(b).

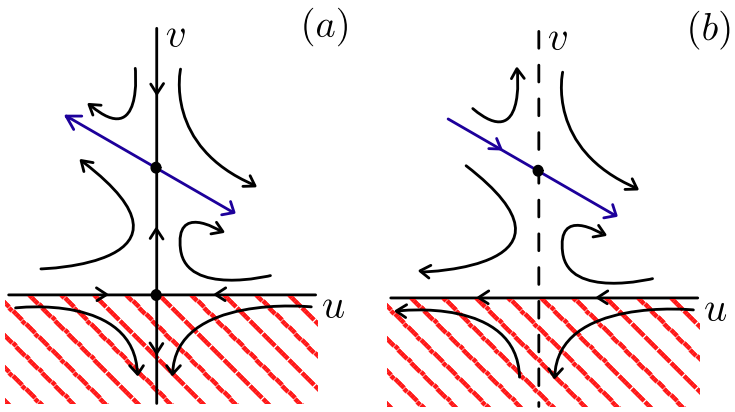


Figura 4.1: Retrato de fase cualitativo para el campo $\bar{H}_{u,v}$ en (a) y $H_{u,v}$ en (b).

Al deshacer los cambios de variable propios del *blow-up*, la dirección propia $E^u(0, v_1)$ se mapea a una curva parabólica $v^2 \approx v_1 u$ tangente al eje v en el origen del sistema (4.2.2).

Complementariamente, se aplica un blow-up vertical sobre (4.2.4) usando $\varphi_V(u, v) = (uv, v) = (x, y)$, obteniendo el sistema $V^2_{u,v}$:

$$V^2_{u,v}: \begin{cases} \dot{u} = uv\Bigg(-2u\gamma - e^{\frac{(-1-v)\sigma}{uv^2}}(1+uv)\nu\rho_w + (\delta_w+\omega) + uv(\delta_w+\omega) \\ \qquad + (1+uv)\left(\delta_w - \delta_n + e^{\frac{(-1-v)\sigma}{uv^2}}\left(\frac{(1+v-v\eta)\rho_n}{1+v} - v(-1+\nu)\rho_w - \nu\rho_w\right) + \omega + v\omega\right)\Bigg), \\ \dot{v} = v^2\Bigg(u\gamma - (1+uv)\left(\delta_w - \delta_n + e^{\frac{(-1-v)\sigma}{uv^2}}\left(\frac{(1+v-v\eta)\rho_n}{1+v} - v(-1+\nu)\rho_w - \nu\rho_w\right) \\ \qquad + \omega + v\omega\right)\Bigg). \end{cases} \tag{4.2.7}$$

Tras reescalar el tiempo por $1/v$,

$$\bar{V}^2_{u,v} = \frac{1}{v}V^2_{u,v},$$

análogo al estudio realizado para $H_{u,v}$, el análisis en el límite $v \to 0^+$, revela dos puntos de equilibrio adicionales, $u_0 = 0$ y u_1, ambos de tipo silla si $\omega + \delta_w > \delta_n$. En las Figuras 4.2(a)

y 4.2(b) se muestra un retrato de fase cualitativo de los campos vectoriales $\bar{V}^2_{u,v}$ y $V^2_{u,v}$ respectivamente.

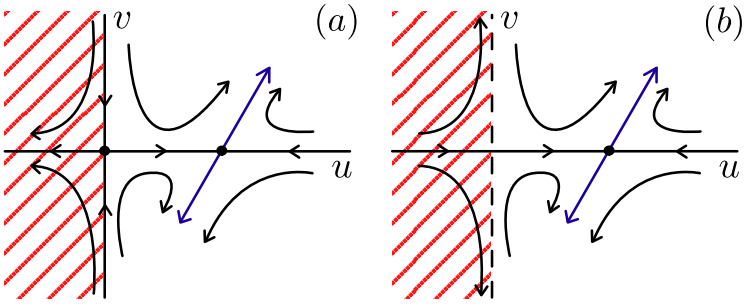


Figura 4.2: Retrato de fase cualitativo en un entorno de $v = 0$ del sistema $\bar{V}^2_{u,v}$ en (a) y $V^2_{u,v}$ en (b).

La Figura 4.3 resume el comportamiento en torno al origen de los sistemas (4.2.2) en el panel (a) y (4.2.1) en el panel (b). En el panel (a) se aprecian direcciones repulsoras que emergen del origen. Al reparametrizar el tiempo y volver a las coordenadas originales (ver panel (b)), estas órbitas invierten su orientación para $u + v < 0$ pero la mantienen para $u + v > 0$. Esto demuestra que el semieje $u = 0, v \geq 0$ actúa como repulsor, impidiendo el escape al infinito en esta dirección.

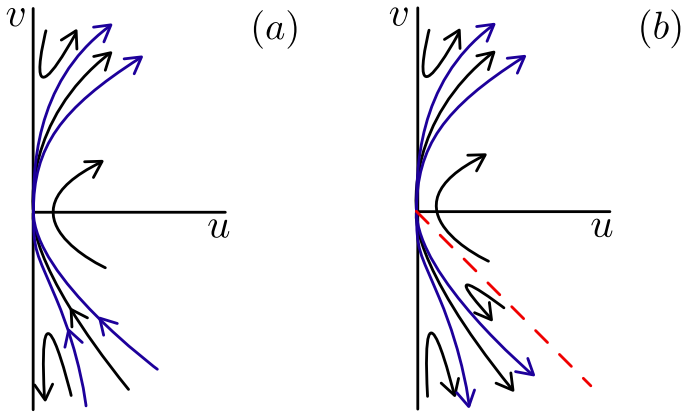


Figura 4.3: Retrato de fase del sistema (4.2.2) en (a) y de (4.2.1) en (b).

Análisis de la Segunda Carta Local (U_2): Se considera la carta $\{y \neq 0\}$ con el cambio

$h_y(x,y) = \left(\frac{\bar{u}}{\bar{v}}, \frac{1}{\bar{v}}\right)$. El sistema en el límite $\bar{v} \to 0^+$ es

$$Y_{\bar{u},\bar{v}} : \begin{cases} \dot{\bar{u}} = -\bar{u}\,\delta_n + e^{-\frac{(1+\bar{u})\sigma}{\bar{v}}}\left(\dfrac{\bar{u}(1+\bar{u}-\eta)\rho_n}{1+\bar{u}} + \rho_w - \nu\rho_w\right) \\ \qquad - \bar{u}\left(\dfrac{\bar{v}\gamma}{1+\bar{v}} - \delta_w + e^{-\frac{(1+\bar{u})\sigma}{\bar{v}}}\nu\rho_w - \omega\right) + \omega, \\ \dot{\bar{v}} = -\bar{v}\left(\dfrac{\bar{v}\gamma}{1+\bar{v}} - \delta_w + e^{-\frac{(1+\bar{u})\sigma}{\bar{v}}}\nu\rho_w - \omega\right) \end{cases} \tag{4.2.8}$$

Cuando $\bar{v} \to 0^+$, se tiene $\dot{\bar{v}} = 0$ y

$$\dot{\bar{u}} = \bar{u}(\omega + \delta_w - \delta_n) + \omega.$$

El único equilibrio es $\bar{u}_0 = \frac{\omega}{\delta_n - (\omega + \delta_w)}$. Si $\omega + \delta_w > \delta_n$, entonces $\bar{u}_0 < 0$ y el coeficiente lineal es positivo. Esto implica que, en el cuadrante positivo ($\bar{u} \geq 0$), el flujo empuja las órbitas lejos del eje $\bar{v}$ hacia el infinito positivo de $\bar{u}$ (que conecta con la primera carta). Por lo tanto, no existen atractores en el infinito.

Concluyendo que, dado que el borde en el infinito no posee un conjunto atrayente, existe una región compacta en $\mathbb{R}^2_+$ positivamente invariante, asegurando el acotamiento global (ver Figura 4.4). □

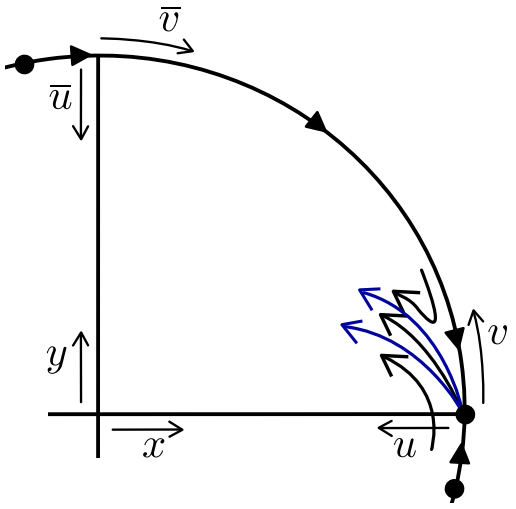


Figura 4.4: Retrato de fase de la compactificación de Poincaré del sistema (4.1.1).

Por otro lado, resulta necesario analizar el comportamiento del sistema en la vecindad de la extinción total, es decir, en el origen $(0,0)$, pues allí el campo vectorial de (4.1.1) presenta una singularidad debido a los términos racionales. En consecuencia, el campo no es diferenciable

en este punto y no es posible emplear el Teorema de Hartman-Grobman para determinar su topología local. Para subsanar esto, se empleará un *blow-up* polar.

En primer lugar, para eliminar la singularidad algebraica, considere la reparametrización temporal dada por $t = (x+y)\tau$. El sistema en la nueva escala temporal τ resulta

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{d\tau} = (\rho_n x(x+(1-\eta)y) + \rho_w(1-\nu)y(x+y))\, e^{-\sigma(x+y)} + \omega y(x+y) - \delta_n x(x+y), \\ \dfrac{dy}{d\tau} = (x+y)\left(\rho_w \nu y e^{-\sigma(x+y)} - \omega y - \delta_w y + \dfrac{\gamma x}{1+y}\right). \end{cases} \tag{4.2.9}$$

Para este sistema polinomial, el origen es un punto de equilibrio. Sin embargo, un cálculo directo muestra que su matriz Jacobiana es la matriz nula. Esto indica que el equilibrio es linealmente degenerado (no hiperbólico) y requiere un análisis de orden superior. Se procede con un *blow-up* polar mediante el cambio de coordenadas

$$\varphi(r,\theta) = (r\cos\theta, r\sin\theta) = (x,y),$$

el cual nos permite desplegar la singularidad en la sección de círculo $r = 0,\ \theta \in [0, \pi/2]$. El sistema transformado $X_{r,\theta}$ es:

$$X_{r,\theta} : \begin{cases} \dot{r} = r^2 \Bigg(\sin\theta \left(\left(-\delta_w + e^{-r\sigma(\cos\theta+\sin\theta)}\nu\rho_w - \omega\right)\sin\theta(\cos\theta+\sin\theta) + \dfrac{\gamma\cos\theta(\cos\theta+\sin\theta)}{1+r\sin\theta}\right) \\ \quad + \cos\theta\left(-\delta_n\cos\theta(\cos\theta+\sin\theta) + \omega\sin\theta(\cos\theta+\sin\theta)\right. \\ \quad \left. + e^{-r\sigma(\cos\theta+\sin\theta)}\left(\rho_n\cos^2\theta - ((-1+\eta)\rho_n + (-1+\nu)\rho_w)\cos\theta\sin\theta - (-1+\nu)\rho_w\sin^2\theta\right)\right)\Bigg), \\ \dot{\theta} = r\Bigg(\cos\theta \left(\left(-\delta_w + e^{-r\sigma(\cos\theta+\sin\theta)}\nu\rho_w - \omega\right)\sin\theta(\cos\theta+\sin\theta) + \dfrac{\gamma\cos\theta(\cos\theta+\sin\theta)}{1+r\sin\theta}\right) \\ \quad - \sin\theta\left(-\delta_n\cos\theta(\cos\theta+\sin\theta) + \omega\sin\theta(\cos\theta+\sin\theta)\right. \\ \quad \left. + e^{-r\sigma(\cos\theta+\sin\theta)}\left(\rho_n\cos^2\theta - ((-1+\eta)\rho_n + (-1+\nu)\rho_w)\cos\theta\sin\theta - (-1+\nu)\rho_w\sin^2\theta\right)\right)\Bigg). \end{cases} \tag{4.2.10}$$

Observe que r es un factor común en ambas ecuaciones, lo que implica que $r = 0$ es una línea de equilibrios. Mediante la reparametrización $t \mapsto rt$, se obtiene el sistema desingularizado

$$\bar{X}_{r,\theta} = \frac{1}{r} X_{r,\theta}, \tag{4.2.11}$$

el cual se extiende de forma continua al círculo $r = 0$, permitiéndo estudiar la dinámica angular en el origen.

Para facilitar la notación, se consideran las siguientes cantidades

$$\begin{aligned} a &= \rho_n + \delta_w - (\gamma + \rho_w), \\ b &= \delta_n + \nu\rho_w - (\gamma + \delta_w + (1-\eta)\rho_n + (1-\nu)\rho_w + 2\omega), \\ c &= \gamma + \delta_n + \nu\rho_w - (\rho_n + \omega + \delta_w), \end{aligned} \tag{4.2.12}$$

y se presenta la siguiente proposición, la cual caracteriza las variedades invariantes del origen de (4.1.1).

Proposición 4.2.1. *Considere el sistema (4.1.1) con $\gamma > 0$. Sea $\Lambda_\Theta \subset (0,1)$ el conjunto de raíces reales del polinomio cúbico:*

$$P_0(\Theta) = (a^2+b^2)\Theta^3 + (2ac - b^2 - 2\gamma b)\Theta^2 + (c^2 + 2\gamma b + \gamma^2)\Theta - \gamma^2.$$

Se define la función umbral $N(\Theta)$ como:

$$N(\Theta) = 1 - \frac{\gamma}{\omega + \delta_w}\sqrt{\frac{1}{\Theta} - 1}.$$

Para cada raíz $\Theta_i \in \Lambda_\Theta$ existe una órbita de (4.1.1) $(\psi_i(t))$, tangente al eje x en el origen tal que:

(i) Si $Q_y > N(\Theta_i) \Longrightarrow \psi_i(t) \to (0,0),\ t \to -\infty$ (dirección inestable).

(ii) Si $Q_y < N(\Theta_i) \Longrightarrow \psi_i(t) \to (0,0),\ t \to +\infty$ (dirección estable).

Demostración. Al considerar el sistema desingularizado $\bar{X}_{r,\theta}$ sobre el círculo $r = 0$, las ecuaciones se reducen a

$$\begin{aligned} \dot{r}\big|_{r=0} &= 0, \\ \dot{\theta}\big|_{r=0} &= a\sin^3(\theta) + b\cos(\theta)\sin^2(\theta) + c\sin(\theta) + \gamma\cos(\theta). \end{aligned}$$

Los puntos de equilibrio del flujo angular satisfacen $\dot{\theta} = 0$. Notar que para $\theta = 0$ se tiene

$$\dot{\theta}|_{\theta=0} = \gamma\cos(0) = \gamma > 0,$$

por lo tanto $(0,0)$ no es equilibrio de $\bar{X}_{r,\theta}$. Sea $(0,\theta^*)$ equilibrio, con $\theta^* \neq 0$, utilizando la identidad $\cos(\theta) = \sqrt{1-\sin^2(\theta)}$ y elevando al cuadrado, se deduce que $\Theta^* = \sin^2(\theta^*)$ debe ser raíz del polinomio $P_0(\Theta)$. El número de raíces reales depende del discriminante Δ de dicha cúbica.

Para determinar la estabilidad radial de cada equilibrio angular $(0, \theta^*)$, se obtiene la matriz Jacobiana del sistema desingularizado en $r = 0$:

$$D\bar{X}_{r,\theta}(0,\theta) = \begin{pmatrix} \sin\theta\, h_1(\theta) + \cos\theta\, h_2(\theta) & 0 \\ \frac{\partial\dot{\theta}}{\partial r}(0,\theta) & \frac{\partial\dot{\theta}}{\partial\theta}(0,\theta) \end{pmatrix},$$

donde

$h_1(\theta) = (\cos\theta + \sin\theta)(\gamma\cos\theta + (\nu\rho_w - \omega - \delta_w)\sin\theta)$,

$h_2(\theta) = (\rho_n - \delta_n)\cos^2\theta + ((1-\eta)\rho_n + (1-\nu)\rho_w - \delta_n + \omega)\cos\theta\sin\theta + (\rho_w(1-\nu) + \omega)\sin^2\theta$.

Basta notar que, para un equilibrio de (4.2.11) $(0, \theta^*)$, se satisface

$$\dot{\theta}(0,\theta^*) = 0 \iff \cos\theta^* h_1(\theta^*) - \sin\theta^* h_2(\theta^*) = 0 \implies h_2(\theta^*) = \frac{\cos\theta^*}{\sin\theta^*} h_1(\theta^*),$$

pues $\sin\theta^* \neq 0$ para $\theta^* \in (0, \pi/2)$.

Luego, dado que la matriz es triangular, el valor propio radial es $\lambda_r(\theta^*) = \sin\theta^* h_1(\theta^*) + \cos\theta^* h_2(\theta^*)$, que de acuerdo a lo anterior,

$$\lambda_r(\theta^*) = \frac{1}{\sin\theta^*}(\cos\theta^* + \sin\theta^*)\left(\gamma\cos\theta^* + (\nu\rho_w - (\omega + \delta_w))\sin\theta^*\right).$$

Sobre el cuadrante positivo $(0 \leq \theta \leq \pi/2)$ el signo de λ_r está determinado por

$$T(\theta) = \gamma\cos\theta + (\nu\rho_w - (\omega + \delta_w))\sin\theta.$$

La condición de inestabilidad radial $(\lambda_r > 0)$ equivale a $T(\theta^*) > 0$, lo cual corresponde a la condición $Q_y > N(\Theta^*)$. Análogo para el caso estable.

Finalmente, se caracteriza la geometría de estas órbitas en el espacio original. Las soluciones locales asociadas a las direcciones inestables (o estables) en el sistema desingularizado admiten una expansión de la forma:

$$r(\theta) = \frac{2\lambda_{r,i}}{C_i}\theta + \mathcal{O}(\theta^2), \quad \text{donde } C_i = \left.\frac{\partial\dot{\theta}}{\partial\theta}\right|_{(0,\theta^*)}.$$

Aplicando el cambio inverso del blow-up radial, $(x, y) = (r\cos\theta, r\sin\theta)$, se obtienen curvas en las coordenadas originales (x, y) definidas por:

$$\Psi_i(x,y) := \left\{(x,y) \in \mathbb{R}^2_+ : \frac{2\lambda_{r,i}}{C_i}\arctan\left(\frac{y}{x}\right) = \sqrt{x^2+y^2}\right\}.$$

Localmente, cerca del origen, estas curvas admiten un desarrollo en serie del tipo:

$$\Psi_i(x,y) = \left\{(x, h_i(x)) \mid h_i(x) = \alpha_i x^2 + \mathcal{O}(x^3), \quad \text{con } \alpha_i > 0\right\}. \tag{4.2.13}$$

La presencia del término cuadrático dominante indica que estas trayectorias emergen del origen siendo tangentes al eje x. Si se define a $\psi_i(t)$ como la solución del sistema bajo el conjunto invariante Ψ_i, sumado a la estabilidad radial derivada del *Blow-up* se concluye si es una dirección inestable o estable del origen. □

Como consecuencia directa de la proposición anterior, se caracteriza la estabilidad del origen en el siguiente corolario:

Corolario 4.2.1. *Dado el sistema* (4.1.1)*, el origen es localmente repulsor.*

Demostración. Dado que $Q_x, Q_y > 1$, para todo $\Theta \in (0, 1]$ se tiene

$$N(\Theta) = 1 - \frac{\gamma}{\omega + \delta_w}\sqrt{\frac{1}{\Theta} - 1} \leq 1.$$

Luego, como todo equilibrio de $\bar{X}_{r,\theta}$ de la forma $(0, \theta^*)$ con $\theta^* \in (0, \pi/2]$ satisface $\Theta^* = \sin^2\theta^* \in (0, 1]$, se concluye que el origen es localmente repulsor. □

Geométricamente, cuando existen tres raíces de P_0, las direcciones extremas correspondientes a las raíces θ_{min} y θ_{max} son radialmente inestables. Las trayectorias que emergen del origen quedan confinadas por las variedades invariantes asociadas a estos ángulos. Basándonos en la demostración anterior, sean $\psi_{\text{mín}}(x)$ y $\psi_{\text{máx}}(x)$ las funciones parabólicas dadas en (4.2.13) asociadas a estos equilibrios extremos.

Definimos formalmente el **Cono de escape** $\mathcal{S}$ como la región del plano de fase comprendida entre las curvas extremas:

$$\mathcal{S} := \left\{(x, y) \in \mathbb{R}^2_{\geq 0} : \psi_{\text{mín}}(x) \leq y \leq \psi_{\text{máx}}(x),\ x > 0\right\}.$$

Fuera de esta región, el flujo experimenta una repulsión radial desde el origen, simultánea a una atracción angular hacia $\mathcal{S}$, inducida por la estabilidad de los nodos en la dinámica desingularizada. Esto implica que, ante densidades bajas, la población tiende a crecer canalizándose a través de este sector, el cual actúa como una ruta preferencial de escape de la extinción (ver Figura 4.5).

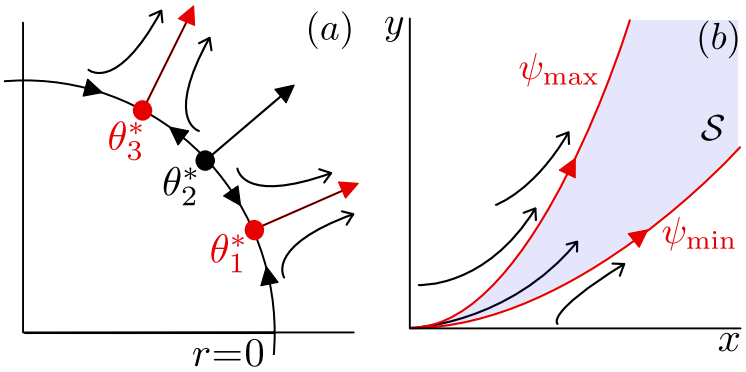


Figura 4.5: Comportamiento de (4.1.1) en una vecindad del origen cuando $\theta_i^* \in \mathbb{R}$, $Q_y > N(\Theta_i^*)$, $\forall i$. En (a) el sistema en coordenadas polares (4.2.11), en (b) el cono de escape $\mathcal{S}$ en (4.1.1).

Al variar los parámetros del sistema, es posible que los equilibrios angulares colisionen. Esto resultaría en el estrechamiento del cono $\mathcal{S}$ hasta colapsar en una única dirección privilegiada de salida, manteniendo sin embargo su caracter atrayente, así como el carácter repulsor del origen (ver Figura 4.6).

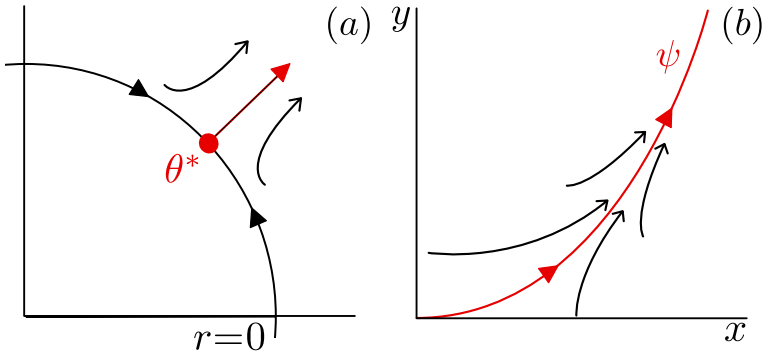


Figura 4.6: Comportamiento cualitativo en una vecindad del origen cuando $\Lambda_\Theta = \{\theta_i^*\}$, $Q_y > N(\Theta_i^*)$. En (a) el sistema en polares (4.2.11), en (b) el sistema (4.1.1).

En lo que sigue, se caracterizará la topología del espacio de fases en el cuadrante positivo.

4.3. Existencia y multiplicidad de equilibrios de coexistencia

La naturaleza trascendente del término de competencia $e^{-\sigma(x+y)}$ introduce una complejidad algebraica que impide la obtención de soluciones analíticas cerradas para los equilibrios del sistema (4.1.1). Ante la imposibilidad de caracterizar explícitamente estas raíces no polinómicas, el análisis se concentra en el propósito central de la intervención: determinar un umbral crítico para el parámetro de despliegue, γ, que garantice la convergencia de las soluciones hacia un estado estacionario cuya densidad de individuos con *Wolbachia* sea de al menos la del equilibrio endémico P_- del sistema base (3.1.1).

Durante el resto del capítulo, se asume $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2,\ \gamma > 0$, donde $\mathcal{R}_2$ es el conjunto paramétrico de biestabilidad definido en (3.1.1). La sección se organiza de la siguiente manera: En primer lugar, una proposición delimita el dominio factible donde pueden residir los puntos de equilibrio. Posteriormente, se establecen las condiciones paramétricas que aseguran la existencia y unicidad de un equilibrio de coexistencia controlado.

Proposición 4.3.1. *Si (x^*, y^*) es un equilibrio no nulo de (4.1.1), entonces satisface:*

$$x^* + y^* > v_+ := \frac{1}{\sigma}\ln(Q_y), \quad y^* > 0.$$

Demostración. Basta notar que:

$$\dot{y}|_{x+y\leq v_+} = (\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - (\omega + \delta_w))y + \frac{\gamma x}{1+y} \geq \frac{\gamma x}{1+y} > 0$$

para $x, \gamma > 0, y \geq 0$. Luego, $\dot{y} = 0 \implies x + y > v_+$ y a su vez $\dot{y}|_{y=0} = \gamma x > 0$ para $x, \gamma > 0$. □

Sean las siguientes funciones afines en la variable z:

$$\begin{aligned} a(z) &= \rho_n z - \delta_n, & b(z) &= \big((1-\eta)\rho_n + (1-\nu)\rho_w\big)z + \omega - \delta_n, \\ c(z) &= (1-\nu)\rho_w z + \omega, & \beta(z) &= \frac{\omega + \delta_w - \rho_w \nu z}{\gamma}. \end{aligned} \tag{4.3.1}$$

En la siguiente proposición se establece que el número de equilibrios no nulos del sistema (4.1.1) está determinado por las raíces de una ecuación trascendente.

Proposición 4.3.2. *El número de equilibrios positivos del sistema (4.1.1) coincide con el número de raíces reales $z \in (0, Q_y^{-1}) \cap Dom(F_\pm)$ de la ecuación escalar*

$$F_\pm(z) = \left(\frac{b(z) \pm \sqrt{\Delta(z)}}{2a(z)\beta(z)} - 1\right)\left(\frac{b(z) \pm \sqrt{\Delta(z)}}{2a(z)} + 1\right) + \frac{1}{\sigma}\ln z = 0. \tag{4.3.2}$$

Demostración. Consideremos el caso $\gamma > 0$. Para estudiar la existencia de equilibrios no nulos, restringimos el sistema (4.1.1) a las curvas de nivel de la carga poblacional total $x + y = v$, con $v > 0$. Sobre cada una de estas curvas, el término exponencial denso-dependiente es constante, definido por la transformación $z = e^{-\sigma v}$. El sistema reducido es:

$$\begin{cases} \dot{x} = \left(\dfrac{\rho_n x(x + (1-\eta)y)}{v} + \rho_w(1-\nu)y \right) z + \omega y - \delta_n x = 0, \\ \dot{y} = \rho_w \nu y z - (\omega + \delta_w)y + \dfrac{\gamma x}{1+y} = 0. \end{cases} \tag{4.3.3}$$

De la segunda ecuación se despeja x explícitamente de la forma

$$x = y(1+y)\,\beta(z), \tag{4.3.4}$$

donde $\beta(z)$ es como en (4.3.1).

Sustituyendo (4.3.4) y la relación $x = v - y$ en la primera ecuación de (4.3.3) y tras reordenar términos algebraicamente, se obtiene una ecuación cuadrática para la variable $Y = (1+y)\beta(z)$:

$$a(z)Y^2 + b(z)Y + c(z) = 0.$$

Las soluciones para Y vienen dadas por la fórmula cuadrática estándar. Deshaciendo el cambio de variable para y,

$$y_{\pm}(z) = \frac{-b(z) \pm \sqrt{\Delta(z)}}{2a(z)\beta(z)} - 1.$$

Finalmente, se impone la condición $x + y = v$. Usando (4.3.4), $x + y = y(1+y)\beta(z) + y = y[(1+y)\beta(z) + 1]$. Igualando esto a $v = -\frac{1}{\sigma}\ln z$,

$$\left(\frac{-b(z) \pm \sqrt{\Delta(z)}}{2a(z)\beta(z)} - 1 \right) \left[\left(\frac{-b(z) \pm \sqrt{\Delta(z)}}{2a(z)} \right) + 1 \right] = -\frac{1}{\sigma}\ln z,$$

que es exactamente la ecuación escalar $F_{\pm}(z) = 0$ presentada en (4.3.2). Por construcción, cada raíz z^* de esta ecuación genera un único par (x^*, y^*) que es equilibrio del sistema original. □

4.3.1. Umbral crítico γ_m y bifurcación silla–nodo

Aunque la Proposición 4.3.2 nos indique que no es posible caracterizar el número de equilibrios del sistema (4.1.1), el siguiente teorema establece la existencia de un límite para γ, a partir del cual el número de equilibrios de coexistencia del sistema (4.1.1) se reduce a uno.

Teorema 4.3.1. *Existe $\gamma_m > 0$ tal que, para $\gamma > \gamma_m$, el sistema (4.1.1) posee un único equilibrio de coexistencia $P_1 = (x_1, y_1)$, el cual cumple*

$$x_1 + y_1 > x_- + y_-, \quad y_1 > y_-,$$

donde $P_- = (x_-, y_-)$ se define en (3.1.6). Además, si $\gamma < \gamma_m$, existe un número impar de equilibrios de coexistencia $P_k = (x_k, y_k)$, $k \geq 3$.

Demostración. La demostración se dividirá en tres secciones principales: Primero se presentarán las variables que nos permitirán concluir el resultado y la forma de las nulclinas del sistema en las nuevas coordenadas. Posteriormente se estudiará la monotonía de ciertas funciones que componen a estas nulclinas. Finalmente, se concluirá la existencia de γ_m mediante un argumento geométrico, focalizado en la dependencia de las nulclinas respecto al parámetro γ.

(Paso 1) A fin de caracterizar analíticamente el número de equilibrios del sistema controlado, introducimos el cambio de variables $(x, y) \to (u, v)$ definido por la transformación lineal:

$$u = y - x, \qquad v = y + x, \tag{4.3.5}$$

donde v representa la población total y u la diferencia de densidades. Bajo este cambio, y tras aplicar un reescalamiento temporal de la forma $dt = \mathcal{P}(u, v)d\tau$, con el factor estrictamente positivo $\mathcal{P}(u, v) = \frac{e^{-v\sigma}}{4v(2+u+v)}$, el sistema (4.1.1) es topológicamente equivalente al campo vectorial dado por

$$\begin{cases} U(u,v) = u^2\eta\rho_n + v^2\left[(\eta-2)\rho_n - 2(\nu-1)\rho_w\right] - 2uv(\rho_n + (\nu-1)\rho_w) \\ \qquad\qquad - 2e^{v\sigma}v\left[v(\delta_n - \omega) - u(\delta_n + \omega)\right], \\ V(u,v) = 4v(2+v)\nu\rho_w + u^2\left[4\nu\rho_w - 4e^{v\sigma}(\delta_w + \omega)\right] \\ \qquad\qquad - 4e^{v\sigma}v\left[-2\gamma + (2+v)(\delta_w + \omega)\right] + u\left[8(1+v)\nu\rho_w - 8e^{v\sigma}(\gamma + (1+v)(\delta_w + \omega))\right]. \end{cases} \tag{4.3.6}$$

Dado que $\mathcal{P}(u, v) \neq 0$ en el dominio de interés, la cardinalidad del conjunto de puntos de equilibrio se preserva. Para facilitar el análisis de multiplicidad, definimos la pendiente $a := u/v$ y el sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} J_1(a, v) = U(av, v)/v^2 = 0, \\ J_2(a, v) = V(av, v)/(4v) = 0, \end{aligned} \quad v > 0, \quad a \in (-1, 1). \tag{4.3.7}$$

Notar que el cambio de variables (4.3.5), junto con la definición $a = u/v$, induce un homeomorfismo entre el cuadrante positivo $\mathbb{R}^2_+ \setminus \{(0, 0)\}$ y el dominio

$$\{(a, v) \in \mathbb{R}^2 : \ v > 0, \ a \in (-1, 1)\}.$$

En consecuencia, cada solución (a, v) de (4.3.7) corresponde de manera biunívoca a un único equilibrio interior del sistema (4.1.1).

Es directo que las soluciones de cada una de estas ecuaciones corresponden a

$$a = a_1^{\pm}(v) = \frac{1}{\eta\rho_n}\left[\rho_n - \rho_w(1-\nu) - e^{v\sigma}(\delta_n+\omega) \pm \sqrt{\Delta_1(v)}\right], \tag{4.3.8}$$

$$a = a_2^{\pm}(v) = \frac{1}{ve^{v\sigma}(\delta_w+\omega) - v\nu\rho_w}\left[\nu\rho_w(1+v) - e^{v\sigma}(\gamma+(1+v)(\delta_w+\omega)) \pm \sqrt{\Delta_2(v)}\right], \tag{4.3.9}$$

respectivamente, donde

$$\Delta_1(v) = \eta\rho_n\left((\eta-2)\rho_n - 2\rho_w(1-\nu) + 2e^{v\sigma}(\delta_n-\omega)\right) + \left(\rho_n - \rho_w(1-\nu) - e^{v\sigma}(\delta_n+\omega)\right)^2, \tag{4.3.10}$$

$$\Delta_2(v) = \nu^2\rho_w^2 - 2\nu\rho_w e^{v\sigma}(\gamma(1+2v)+\delta_w+\omega) + e^{2v\sigma}\left(\gamma^2 + 2(1+2v)\gamma(\delta_w+\omega) + (\delta_w+\omega)^2\right). \tag{4.3.11}$$

Notar que γ solo se encuentra presente en las soluciones de $J_2 = 0$, y las soluciones de $J_1 = 0$ sólo dependen de $z = e^{\sigma v}$, aprovecharemos estos hechos mas adelante.

(Paso 2) Ahora mostraremos que las funciones $a_1^{\pm}$, $a_2^{\pm}$ son monónonas para $v > v_+$ y veremos cuales son crecientes o decrecientes en v, donde

$$v_+ = \frac{1}{\sigma}\ln\left(\frac{\nu\rho_w}{\omega+\delta_w}\right).$$

Comencemos por $a_1^{\pm}$, para ello, notar que $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$ implica

$$\begin{aligned}
&0 < (Q_c - 1)^2 - 4\eta\frac{Q_{y,x}}{Q_x} \\
\iff &0 < \left(\delta_n\nu\rho_w + \delta_w\left(\rho_w(1-\nu) - \rho_n(1-\eta)\right) + \left(\rho_w - \rho_n(1-\eta)\right)\omega\right)^2 \\
&\quad - 4\eta\rho_n\rho_w(\delta_w+\omega)\left(\delta_w(1-\nu)+\omega\right) \\
\iff &0 < \Delta_1(v_+).
\end{aligned}$$

Luego, basta notar que $a_1^{\pm}$ es diferenciable en el interior de cada componente conexa de su dominio de definición. En consecuencia, cualquier cambio de monotonía en una de estas componentes debe ocurrir en un punto crítico, es decir, en un punto que satisface $\dfrac{da_1^{\pm}}{dv} = 0$, lo cual es equivalente a

$$\frac{da_1^{\pm}}{dz} = 0, \quad z = e^{\sigma v}. \tag{4.3.12}$$

Despejando $\sqrt{\Delta_1(z)}$ de (4.3.12) y elevando al cuadrado, se obtiene la condición equivalente

$$16\eta\rho_n\left(\delta_n^2(\nu-1)\rho_w + \delta_n\left((\eta-1)\rho_n + (\nu-1)\rho_w\right)\omega - \rho_n\omega^2\right) = 0,$$

la cual es independiente de z, y por tanto no se anula en $z > Q_y$ (equivalente a $v > v_+$), concluyendo que ninguna de las funciones $a_1^{\pm}$ sufre un cambio de monotonía.

Para el resto del paso 2 y paso 3 se asumirá que $\dfrac{d\Delta_1}{dz}(z_+) > 0$. Bajo esta hipótesis, las funciones $a_1^{\pm}$ están bien definidas para todo $z > z_+$ y sus dominios de definición son intervalos conexos. En particular, cada una de ellas posee una única rama para $z > z_+$. El caso $\frac{d\Delta_1}{dz}(z_+) \leq 0$ será tratado por separado en el Paso 4.

Bajo la hipótesis impuesta, se procede a estudiar los puntos críticos de $a_2^{\pm}$,

$$\begin{aligned}\frac{da_2^{\pm}}{dv}(v) = 0 &\iff \Delta_2 \left(2\frac{dA}{dv}B - 2A\frac{dB}{dv}\right)^2 - \left(\frac{d\Delta_2}{dv}B - 2\frac{dB}{dv}\Delta_2\right)^2 = 0 \\ &\iff -16v^2\gamma e^{v\sigma}\left(\nu\rho_w - e^{v\sigma}(\delta_w+\omega)\right)^2 F(v) = 0,\end{aligned}$$

donde

$$\begin{aligned}A(v) &= e^{v\sigma}\left(\gamma + (1+v)(\delta_w+\omega)\right) - \nu\rho_w(1+v), \\ B(v) &= v\left(\nu\rho_w - e^{v\sigma}(\delta_w+\omega)\right), \\ F(v) &= e^{\sigma v}v^2\gamma\nu^2\rho_w^2\sigma^2 + e^{\sigma v}v\gamma\nu\rho_w\sigma\left(\nu\rho_w(\sigma-2) + 2e^{\sigma v}(\delta_w+\omega)\right) \\ &\quad + \left(e^{\sigma v}(\delta_w+\omega) - \nu\rho_w\right)\left(e^{2\sigma v}\gamma(\delta_w+\omega) + e^{\sigma v}\nu\rho_w\left(\gamma(\sigma-1) + \sigma(\delta_w+\omega)\right) - \nu^2\rho_w^2\sigma\right).\end{aligned}$$

En consecuencia, probar que $a_2^{\pm}$ no posee puntos críticos se reduce a mostrar que $F(v)$ no posee ceros. Para abordar la naturaleza trascendente de la ecuación, emplearemos un método de descomposición algebraico-trascendente, tratando inicialmente a z como una variable independiente. Posteriormente, se demostrará que la función $F(v,z)$ no admite raíces reales al restringir el dominio de z en estricta observación de su dependencia funcional $z = e^{\sigma v}$, probando que no existe intersección entre las curvas dadas por $F(v,z) = 0$ y $z = e^{\sigma v}$ para $v > v_+$.

Observe que, dado $z > Q_y$,

$$\begin{aligned}F(v,z) =& zv^2\gamma\nu^2\rho_w^2\sigma^2 + zv\gamma\nu\rho_w\sigma\left(\nu\rho_w(\sigma-2) + 2z(\delta_w+\omega)\right) \\ &+ \left(z(\delta_w+\omega) - \nu\rho_w\right)\left(z^2\gamma(\delta_w+\omega) + z\nu\rho_w\left(\gamma(\sigma-1) + \sigma(\delta_w+\omega)\right) - \nu^2\rho_w^2\sigma\right),\end{aligned}$$

es una función cuadrática en v, cuyo término dominante es $v^2z\gamma\nu^2\rho_w^2\sigma^2 > 0$, y su discriminante satisface

$$\begin{aligned}&\Delta_F(z) = z\gamma\nu^3\rho_w^3\sigma^3\left(-4z^2(\delta_w+\omega)^2 + z\nu\rho_w\left(8(\delta_w+\omega) + \gamma\sigma\right) - 4\nu^2\rho_w^2\right) \geq 0 \\ \iff& -4(\delta_w+\omega)^2z^2 + \nu\rho_w\left(8(\delta_w+\omega) + \gamma\sigma\right)z - 4\nu^2\rho_w^2 \geq 0 \\ \iff& z_2^- \leq z \leq z_2^+,\end{aligned}$$

donde

$$z_2^{\pm} = Q_y + \frac{\nu\rho_w}{8(\omega+\delta_w)^2}\left(\sigma\gamma \pm \sqrt{\sigma\gamma}\sqrt{\sigma\gamma + 16(\omega+\delta_w)}\right).$$

En particular, es directo afirmar que para $z > z_2^+ > Q_y$, se tiene $\Delta_F(z) < 0$ y por lo tanto $F(v,z)$ no posee ceros independiente del valor de z. Así, sólo falta analizar el intervalo donde $\Delta_F(z) \geq 0$ y $z > Q_y$, ie

$$z \in \left(Q_y, Q_y + \frac{\nu\rho_w}{8(\omega+\delta_w)^2}\left(\sigma\gamma + \sqrt{\sigma\gamma}\sqrt{\sigma\gamma + 16(\omega+\delta_w)}\right)\right).$$

Para ello, note que dado z fijo, el vértice de la ecuación cuadrática $F(v,z)$ ocurre para

$$\begin{aligned} v = v_m(z) &= -\frac{\nu\rho_w(\sigma-2) + 2z(\delta_w+\omega)}{2\nu\rho_w\sigma}, \\ &= \frac{1}{\sigma} - \frac{1}{2} - \frac{1}{\sigma Q_y}z, \end{aligned}$$

expresión lineal decreciente en z, en donde

$$\begin{aligned} v_m(z) \leq 0 &\iff \frac{1}{\sigma} - \frac{1}{2} - \frac{1}{\sigma Q_y}z \leq 0 \\ &\iff z \leq \left(1 - \frac{\sigma}{2}\right)Q_y < Q_y. \end{aligned}$$

En particular, se satisface

$$\frac{\partial F}{\partial v}(v,z) > 0, \ \forall v > 0, \ z \in \left(Q_y, z_2^+\right).$$

Por otro lado, si se considera su dependencia respecto a z, se tiene

$$\begin{aligned} \frac{\partial F}{\partial z}(v,Q_y) &= \gamma\nu^2\rho_w^2\sigma\left(\sigma v^2 + (2-\sigma)v + 1\right) > 0 \quad (\gamma > 0), \\ \frac{\partial^2 F}{\partial z^2}(v,Q_y) &= 2\nu\rho_w(\omega+\delta_w)(\gamma(1+\sigma+2\sigma v) + \sigma(\omega+\delta_w)) > 0, \\ \frac{\partial^3 F}{\partial z^3}(v,z) &= 6\gamma(\omega+\delta_w)^2 > 0. \end{aligned}$$

Dado que F es un polinomio de grado 3 en z, existe un único punto z^* tal que $\frac{\partial^2 F}{\partial z^2}(v,z^*) = 0$, y por los signos de las expresiones anteriores $z^* < Q_y < z_+^2$, concluyendo así, en particular

$$\frac{\partial^2 F}{\partial z^2}(v,z) > 0, \quad \frac{\partial F}{\partial z}(v,z) > \frac{\partial F}{\partial z}(v,Q_y) > 0, \quad \forall z \in (Q_y, z_+^2), \ v > 0.$$

Se concluye que $F(v,e^{\sigma v})$ no posee ceros cuando $\Delta_2(e^{\sigma v}) \leq 0, \ e^{\sigma v} > Q_y$ y cada rama $a_2^{\pm}$ es monótona.

Finalmente, para ver el tipo de monotonía de cada rama basta fijar parámetros arbitrarios que satisfacen las condiciones impuestas y evaluar en cualquier v en el intervalo para concluír

$a_1^+(v),\ a_2^-(v)$ son funciones crecientes,
$a_1^-(v),\ a_2^+(v)$ son funciones decrecientes.

(Paso 3) Ahora se mostrará el comportamiento geométrico de estas funciones monótonas. Para acompañar la lectura, ver la Figura 4.7 en donde se tiene un bosquejo de los puntos y expresiones definidas en adelante.

Primero, notar que $a_2^-(v) < -1 < a_2^+(v)$ para $v > v_+$. En efecto,

$$\lim_{v\to+\infty} a_2^{\pm}(v) = -1,$$

y dada la monotonía de cada una se concluye. Así, dado que $x, y > 0 \implies a \in (-1,1),\ v > 0$, y por tanto la función $a_2^-(v)$ no aportará equilibrios positivos del sistema (4.1.1).

Por otro lado,

$$\lim_{v\to+\infty} a_1^+(v) = \frac{\delta_n - \omega}{\delta_n + \omega} \in (-1,1),\ \lim_{v\to+\infty} a_1^-(v) = -\infty.$$

Así,

$$a_1^-(v_-),\ a_1^+(v_+) \in \left(-1, \frac{\delta_n - \omega}{\delta_n + \omega}\right) \subseteq (-1,1).$$

Basta notar que γ sólo aparece en la función a_1^+, en donde satisface

$$\frac{\partial a_1^+}{\partial \gamma}(v) = \frac{e^{v\sigma}\left[-1 + \dfrac{N(v)}{\sqrt{\Delta_2(v)}}\right]}{v\left(e^{v\sigma}(\delta_w + \omega) - \nu\rho_w\right)},$$

donde Δ_2 se definió en (4.3.10) y

$$N(v) = e^{v\sigma}\left(\gamma + (1+2v)(\delta_w + \omega)\right) - \nu\rho_w(1+2v).$$

Luego, para $v > v_+$

$$\begin{aligned}
\frac{\partial a_1^+}{\partial \gamma}(v) > 0 &\iff N(v) - \sqrt{\Delta_2(v)} > 0 \\
(\text{Como } N, \Delta_2 > 0) &\iff N^2(v) - \Delta_2(v) > 0 \\
&\iff 4v(1+v)(\nu\rho_w - e^{\sigma v}(\omega + \delta_w)^2) > 0,
\end{aligned}$$

lo cual es directo para $v > v_+$, concluyendo que $\dfrac{\partial a_1^+}{\partial \gamma}(v) > 0$ y dada la monotonía de a_2^+, la existencia de un $\gamma_m > 0$ tal que no ocurra intersección entre a_2^+ y a_1^-, y aplicando el teorema del valor intermedio a la expresión $a_2^+ - a_1^+$ monótona, sumado a las condiciones en los bordes, se concluye la unicidad de la intersección entre a_2^+ y a_1^+: $P_1 = (u_1, v_1) = (a_1 v_1, v_1)$.

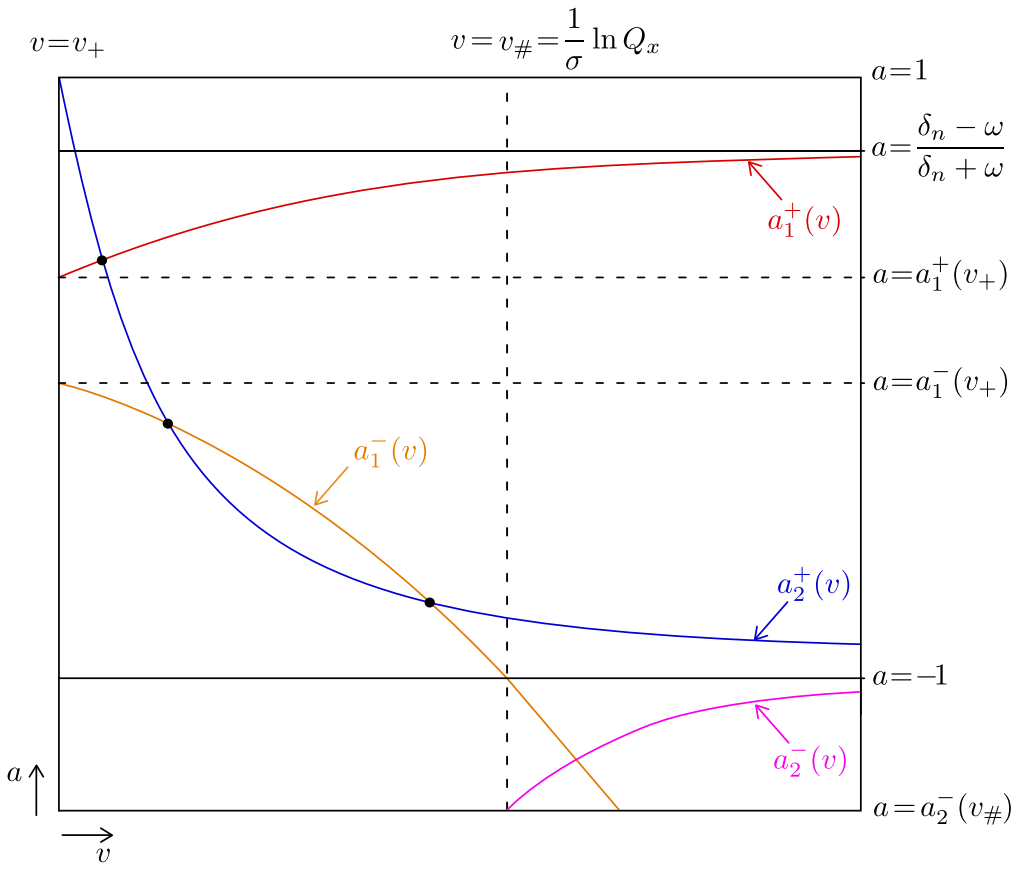


Figura 4.7: Bosquejo de las funciones $a_1^\pm, a_2^\pm$ para $v > v_+$ cuando $\dfrac{d\Delta_1}{dz}(z_+) > 0$. Los puntos negros corresponden a las soluciones de la ecuación (4.3.7).

Además, si $P_- = (x_-, y_-)$ el equilibrio de coexistencia estable para $\gamma = 0$, y $(a_- v_-, v_-) = (u_-, v_-) = (y_- - x_-, y_- + x_-)$ su evaluación en las variables auxiliares (a, u, v), entonces

$$v_- = v_+,\ a_- = a_1^+(v_+),$$

y dado que a_1^+ creciente,

$$a_1 > a_-,\ v_1 > v_+ \implies u_1 = a_1 v_1 > u_- \implies y_1 - v_1 > y_- - x_-.$$

y dado que $v_1 > v_+$ se concluye que $y_1 > y_-$.

(Paso 4) Ahora se asume

$$\frac{d\Delta_1}{dz}(z_+) < 0.$$

Como se comprobó en el paso 2, $\Delta_1(z_+) > 0$, por tanto las raíces de Δ_1, $z_1^\pm$, satisfacen

$$Q_y < z_1^- < z_1^+,$$

es sencillo comprobar que para $v_+ < v < v_1^-$, se tiene

$$\frac{d\Delta_1}{dv}(v) < 0 \implies \frac{da_1^+}{dv} < 0, \ \frac{da_1^-}{dv} > 0.$$

mientras que para $v > v_1^+$, los signos de las derivadas se invierten.

Basta notar que

$$\lim_{v\to-\infty} a_1^{\pm}(v) = \frac{\rho_n - (1-\nu)\rho_w \pm \sqrt{\rho_n^2(1-\eta)^2 - 2\rho_n\rho_w(1-\nu)(1+\eta) + \rho_w^2(1-\nu)^2}}{\eta\rho_n}.$$

Luego, al comprobar si existe una solución para la ecuación $a_{\pm}(v) = 1$, despejando la raíz y elevando al cuadrado, se obtiene

$$\lim_{v\to-\infty} a_1^{\pm}(v) = 1 \iff 4\eta(1-\nu)\rho_n\rho_w = 0,$$

lo cual no se satisface para $\nu, \eta \in (0,1)$, $\rho_n > \rho_w > 0$. Se comprueba evaluando en cualquier vector de parámetros que

$$\lim_{v\to-\infty} a_1^{\pm}(v) > 1,$$

y por la monotonía de ambas funciones, $a_1^{\pm}(v) > 1$ para $v > v_+$ (ver Figura 4.8).

Finalmente, dado que $a_2^+(v_+) = 1 > a_2^+(v)$ para $v > v_+$, entonces no existen soluciones del sistema de ecuaciones (4.3.7) que coincidan con equilibrios del sistema (4.1.1). El mismo argumento utilizado en el paso 3 vale para cierto $\gamma_m > 0$ que garantice

$$a_2^+(v) > a_1^-(v), \ \forall v > v_1^+,$$

pues $a_1^-(v)$ es decreciente para $v > v_1^+$. Así, para $\gamma > \gamma_m$, la única solución del sistema de ecuaciones (4.3.7) existente ocurre para

$$v > v_1^+ > v_1^- > v_+, \quad a_1^-(v_1^+) = a_1^+(v_1^+) < a < \frac{\delta_n - \omega}{\delta_n + \omega}.$$

La paridad del número de equilibrios positivos es una consecuencia de la topología de las nulclinas en el plano (a, v). Al poseer cada rama analítica una única componente conexa, los puntos de equilibrio interiores solo pueden emerger o extinguirse en parejas mediante bifurcaciones silla-nodo.

Bajo este marco, el umbral γ_m se establece precisamente en la condición de tangencia entre las funciones a_2^+ y a_1^-. Por consiguiente, cuando $\gamma < \gamma_m$, el sistema retiene un régimen de multiplicidad con tres o más equilibrios; al aumentar el esfuerzo de control más allá de este límite ($\gamma > \gamma_m$), dicha tangencia se rompe, haciendo desaparecer el último par de soluciones secundarias. □

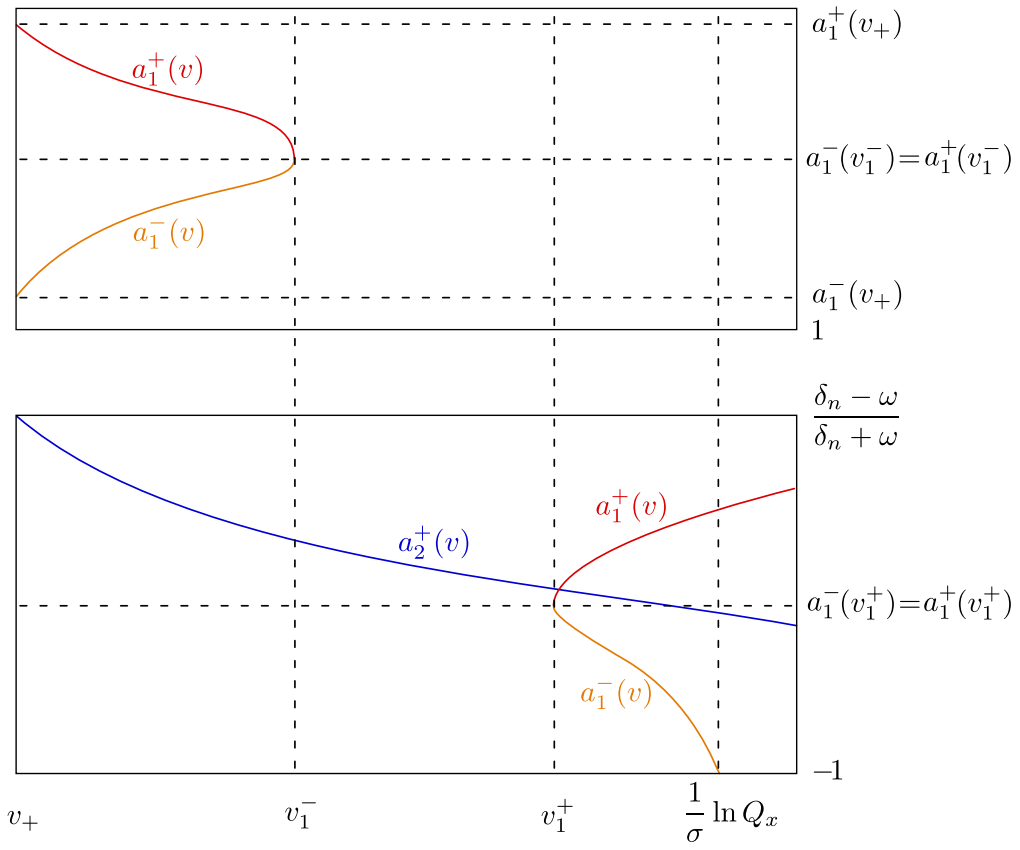


Figura 4.8: Bosquejo de las funciones $a_1^\pm, a_2^\pm$ para $v > v_+$, asumiendo $\dfrac{d\Delta_1}{dz}(z_+) < 0$.

Observación 4.3.1. *Notar que el sistema* (4.1.1) *experimenta una bifurcación silla–nodo en* $\gamma = \gamma_m$. *En efecto, en la demostración del Teorema 4.3.1 se establece que para* $\gamma = \gamma_m - \varepsilon$ *existen tres equilibrios de coexistencia, mientras que para* $\gamma > \gamma_m + \varepsilon$ *existe uno único, donde* $\varepsilon > 0$ *suficientemente pequeño. Además, en* $\gamma = \gamma_m$ *dos de dichos equilibrios colisionan, correspondiendo a una raíz doble de la ecuación que caracteriza las intersecciones de las nulclinas* (4.3.7). *Por consiguiente, al atravesar el valor crítico* γ_m *se produce la aniquilación de un par de equilibrios, fenómeno característico de una bifurcación silla–nodo. La condición de transversalidad proviene del hecho*

$$\frac{\partial a_2^+}{\partial \gamma}(v,\gamma) > 0, \quad \frac{\partial a_1^\pm}{\partial \gamma}(v,\gamma) = 0.$$

En la Figura 4.9 se muestran las nulclinas del sistema (4.1.1) en un entorno de la bifurcación *silla-nodo* que ocurre en un entorno de $\gamma = \gamma_m \approx 3.6183$ para la cepa *wAlBb*, donde $\omega = 0.0001$ y el resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. En el panel (a) se observan dos equilibrios coexistentes: P_2 y P_3, los cuales colisionan y desaparecen en el panel (b).

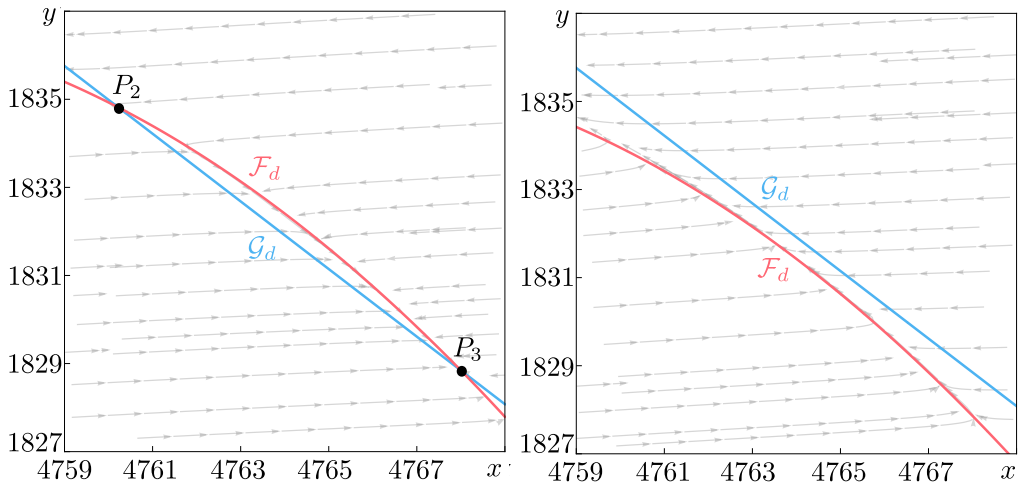


Figura 4.9: Diagramas de fase ilustrando la dinámica del sistema (4.1.1) en un entorno del valor crítico $\gamma_m \approx 3.6183$. En (a) $\gamma = \gamma_m - 5 \times 10^{-5}$, mientras que en (b) $\gamma = \gamma_m + 5 \times 10^{-5}$. Las curvas $\mathcal{F}_d$ y $\mathcal{G}_d$ son las nulclinas. Se fijó $\omega = 0.0001,\ \eta = 0.98,\ \nu = 0.99$ y el resto de parámetros según la Tabla 3.1 para la cepa *wAlBb*.

4.3.2. Cotas analíticas para γ_m

Notar que las condiciones del Teorema 4.3.1 anterior son comprobables analíticamente, pero encontrar el valor $\gamma_m > 0$ requeriría la resolución de una ecuación trascendental, ya sea una intersección tangencial entre las funciones a_1^- y a_2^+ del Teorema 4.3.1, o bien la resolución del sistema de ecuaciones

$$F_\pm(z) = 0,\ F'_\pm(z) = 0,$$

donde F se definió en la Proposición 4.3.2.

Pese a esto, se tiene una condición suficiente para γ que asegura la existencia de un único equilibrio de coexistencia P_1, la cual se presenta en el siguiente corolario.

Considere las siguientes expresiones definidas en la demostración del Teorema 4.3.1

$$v_+ = \ln Q_y/\sigma, \quad v_\# = \ln Q_x/\sigma,$$
$$a_1^-(v) = \frac{1}{\eta\rho_n}\left[\rho_n - \rho_w(1-\nu) - e^{v\sigma}(\delta_n + \omega) - \sqrt{\Delta_1(v)}\right].$$

donde

$$\Delta_1(v) = \eta\rho_n\left((\eta-2)\rho_n - 2\rho_w(1-\nu) + 2e^{v\sigma}(\delta_n - \omega)\right) + \left(\rho_n - \rho_w(1-\nu) - e^{v\sigma}(\delta_n + \omega)\right)^2.$$

Corolario 4.3.1. *Si*

$$\Delta_0 := \eta\rho_n(\delta_n - \omega) + (\delta_n + \omega)\left(-\rho_n + \rho_w(1-\nu) + \frac{\nu\rho_w(\delta_n+\omega)}{\delta_w+\omega}\right) > 0$$

entonces

$$\gamma_m < \bar{\gamma}_m := \frac{(1 + a_1^-(v_+))\left(2 + v_\#(1 + a_1^-(v_+))\right)\left(e^{\sigma v_\#}(\delta_w+\omega) - \nu\rho_w\right)}{2(1 - a_1^-(v_+))e^{\sigma v_\#}}.$$

Demostración. El resultado es directo de la monotonía de las funciones $a_1^\pm$ y a_2^+. Basta notar que

$$\gamma > \bar{\gamma}_m \iff a_2^+(v_\#) - a_1^-(v_+) > 0 \iff a_2^+(v_\#) > a_1^-(v_+),$$

donde a_1^-, a_2^+ son las funciones definidas en la demostración de la Proposición 4.3.1. Luego, dado que $\dfrac{da_2^+}{dv}(v) < 0, \dfrac{da_1^-}{dv}(v) < 0\ \forall v > v_+$, entonces

$$a_2^+(v) > a_1^-(v)\ \forall v > v_+,$$

concluyendo que la unica solución del sistema de ecuaciones (4.3.7) es la intersección entre las gráficas de a_1^+ *y* a_2^+: $P_1 = (a_1, v_1)$ (ver Figura 4.10). □

Además para el caso $\Delta_0 < 0$ se tiene un resultado análogo. Considere las cantidades

$$v_1^+ = \frac{1}{\sigma}\ln\left(\frac{\rho_n\left(\delta_n(1-\eta) + \omega(1+\eta)\right) - \rho_w(1-\nu)(\delta_n+\omega) + 2\sqrt{\Delta_1^+}}{(\delta_n+\omega)^2}\right),$$

$$\Delta_1^+ = \eta\rho_n\left(\delta_n^2\rho_w(1-\nu) + \delta_n\omega\left(\rho_n(1-\eta) + \rho_w(1-\nu)\right) + \rho_n\omega^2\right).$$

Corolario 4.3.2. *Si*

$$\Delta_0 := \eta\rho_n(\delta_n - \omega) + (\delta_n + \omega)\left(-\rho_n + \rho_w(1-\nu) + \frac{\nu\rho_w(\delta_n+\omega)}{\delta_w+\omega}\right) < 0$$

entonces

$$\gamma_m < \bar{\gamma}_m := \frac{(1 + a_1^-(v_1^+))\left(2 + v_\#(1 + a_1^-(v_1^+))\right)\left(e^{\sigma v_\#}(\delta_w+\omega) - \nu\rho_w\right)}{2(1 - a_1^-(v_1^+))e^{\sigma v_\#}}.$$

Demostración. Análoga al Corolario 4.3.1. □

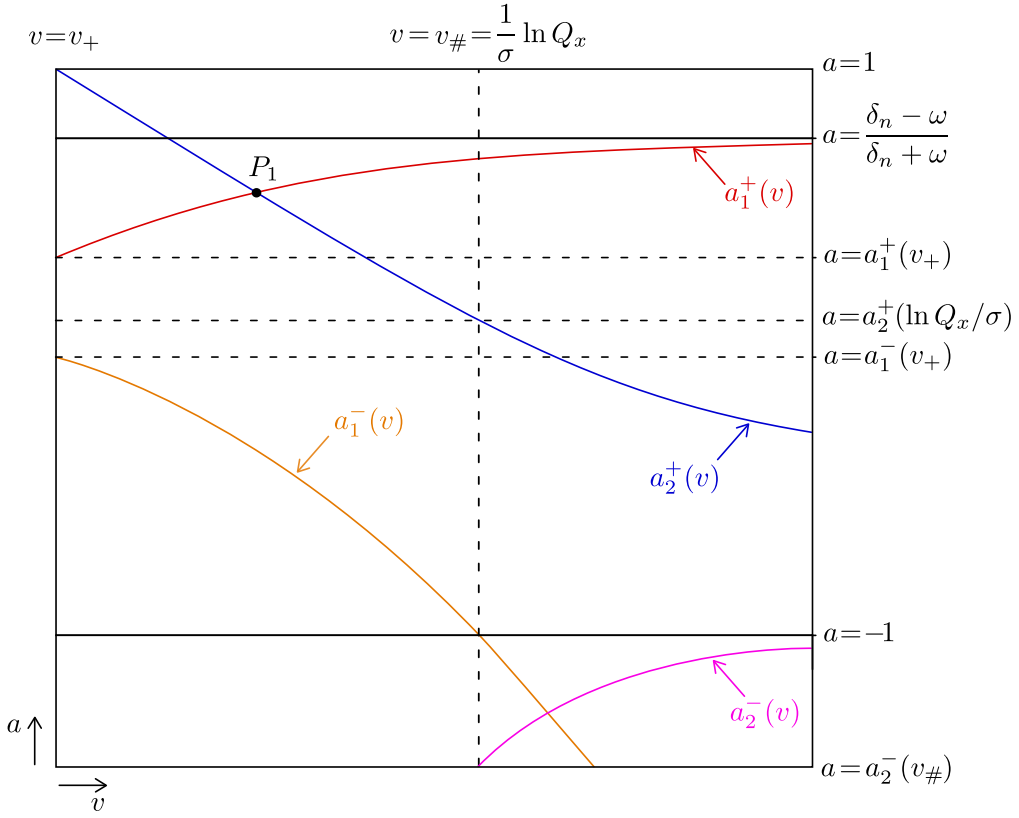


Figura 4.10: Bosquejo de las funciones $a_1^{\pm}, a_2^{\pm}$ para $\gamma > \bar{\gamma}_m > \gamma_m$. Aquí P_1 corresponde a la única solucion de la ecuación (4.3.7).

Precisión de las cotas analíticas

En la Figura 4.11 se muestran las cantidades γ_m y $\bar{\gamma}_m$ para la cepa *wAlBb* al variar los parámetros del sistema con $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$. Para $\omega > \omega^*$, $\nu < \nu^*$ y $\eta < \eta^*$ se tiene $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_1$ por tanto se omite el análisis. Los paneles 4.11(a_1) y 4.11(a_2) muestran la variación de γ_m y $\bar{\gamma}_m$ con respecto a ω, en donde se observa que ambas cantidades son crecientes respecto a la pérdida de infección por estrés térmico. En los paneles 4.11(b_1) y 4.11(b_2) se muestra la variación de γ_m y $\bar{\gamma}_m$ con respecto a ν, donde se muestra que el límite γ_m y su cota superior son decrecientes respecto a este parámetro, al igual que se observa en los paneles 4.11(c_1) y 4.11(c_2) respecto al parámetro de incompatibilidad citoplasmática η.

Si bien es cierto la cota $\bar{\gamma}_m$ está bastante lejos del valor exacto γ_m al aumentar ω o disminuir ν y η, llegando incluso a superar diez veces su valor cerca de los límites de $\mathcal{R}_2$: $\omega = \omega^*$, $\nu = \nu^*$ y $\eta = \eta^*$ (ver paneles 4.11(a_1), 4.11(b_1) y 4.11(c_1)), en el siguiente capítulo se mostrará numéricamente que, para las cepas *wAlBb* y *wMel*, la tasa de despliegue γ óptima, que minimiza el numero total de individuos desplegados en la estrategia de control se encuentra más cerca de la cota $\bar{\gamma}_m$ que del valor mínimo γ_m, por ende en tales escenarios tener una

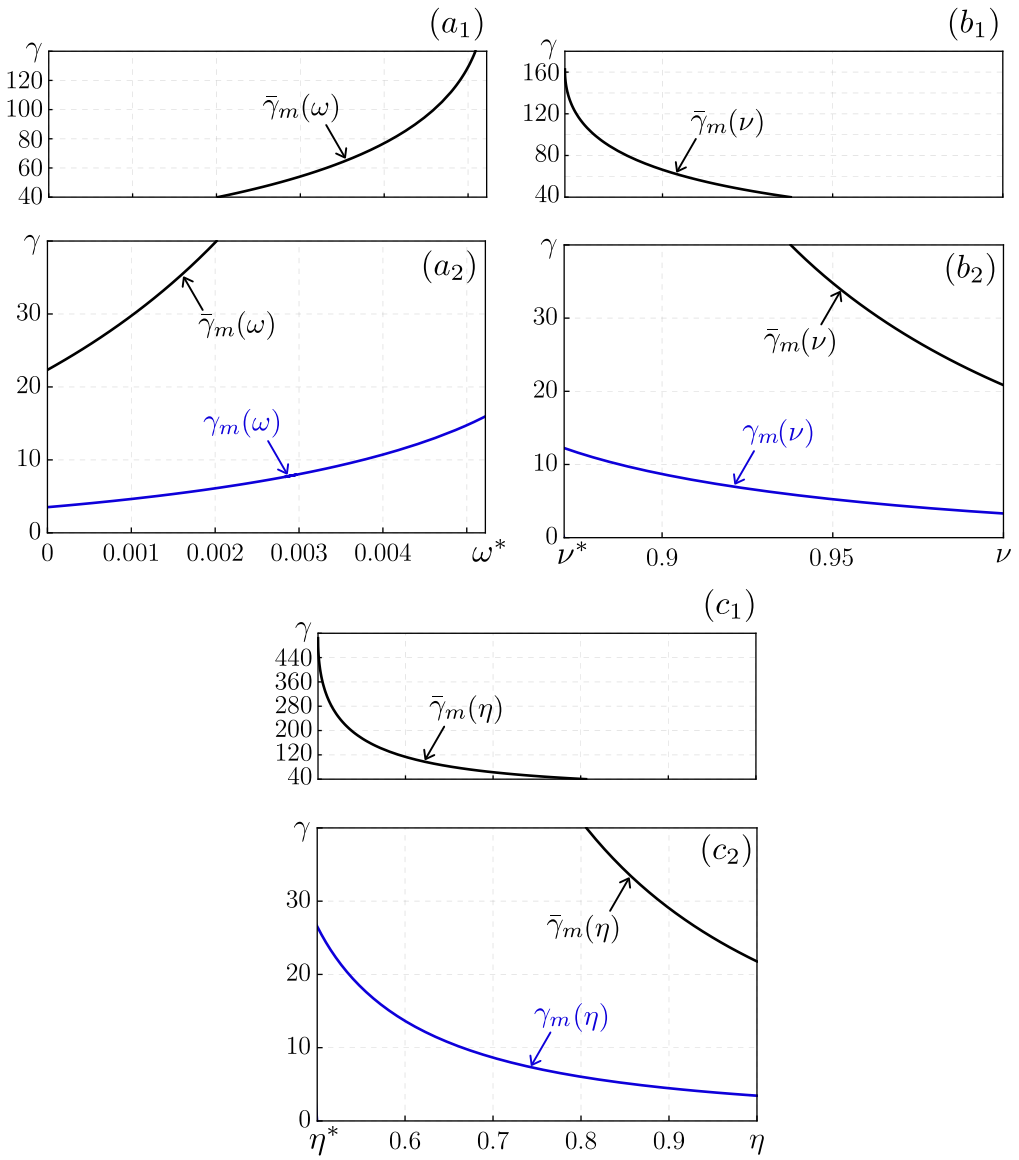


Figura 4.11: Cantidades γ_m y $\bar{\gamma}_m$ para la cepa *wAlBb* en función de ω en (a_1) y (a_2); ν en (b_1) y (b_2); η en (c_1) y (c_2). El resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1, para los cuales $\omega^* \approx 0.0052,\ \nu^* \approx 0.8713,\ \eta^* \approx 0.5002$.

opción analítica para escoger el parámetro de despliegue γ puede resultar útil.

4.3.3. Regiones de multiplicidad de equilibrios

Del desarrollo analítico del Teorema 4.3.1 se desprende que el parámetro de control γ induce una deformación continua de las nulclinas, particionando el espacio de control $\gamma > 0$ en regiones con distinto número de equilibrios a través de bifurcaciones silla–nodo, por lo tanto, es natural definir los siguientes conjuntos:

Definición 4.3.1. *Sea* $\Gamma_{2n-1} \subset [0, +\infty)$, $n \in \mathbb{N}_{\geq 1}$ *el conjunto de valores del parámetro* γ *para los cuales el sistema* (4.1.1) *admite exactamente* $2n-1$ *equilibrios positivos.*

Proposición 4.3.3. *Los conjuntos* Γ_{2n-1} *satisfacen*

$$\Gamma_1 = (\gamma_m, +\infty), \quad \Gamma_3 \supseteq [0, \gamma_0^-) \cup (\gamma_0^+, \gamma_m), \quad \Gamma_{2n-1} \subseteq (\gamma_0^-, \gamma_0^+) \ \forall n \geq 3,$$

para ciertos $\gamma_0^{\pm}$ *tal que* $0 < \gamma_0^- \leq \gamma_0^+ < \gamma_m$.

Demostración. La forma del conjunto Γ_1 es directa del Teorema 4.3.1.

Por otro lado, $\Gamma_3 \supseteq [0, \gamma_0^-)$ para cierto γ_0^-, pues es sencillo notar que los equilibrios no nulos del sistema (4.1.1) para $\gamma = 0$, corresponden a los del sistema sin control $P_{\#}$, $P_{\pm}$.

Sea (f_d, g_d) el campo vectorial del sistema con control (4.1.1) y (f, g) el campo vectorial del sistema sin control (3.1.1).

Luego, dado que $f_d(x, y) = f(x, y)$, $g_d(x, y) = g(x, y) + \dfrac{\gamma x}{1+y}$ $\forall (x, y) \in \mathbb{R}^2$, entonces

$$D(f_d, g_d)(P^*) = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial x} & \dfrac{\partial f}{\partial y} \\ \dfrac{\partial g}{\partial x} & \dfrac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} + \gamma \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \dfrac{1}{1+y} & -\dfrac{x}{(1+y)^2} \end{pmatrix}.$$

Así, dado que $P_{\#}, P_{\pm}$ son puntos de equilibrio hiperbólicos para (f, g), y se tiene que

$$D(f_d, g_d)(x, y)|_{\gamma=0} = D(f, g)(x, y),$$

por estabilidad estructural, existe el valor γ_0^- del enunciado.

A su vez, $\Gamma_3 \supseteq (\gamma_0^+, \gamma_m)$ es directo de la demostración del Teorema 4.3.1, pues el método en que desaparecen el ultimo par de equilibrios secundarios en $\gamma = \gamma_1$ es una bifurcación silla–nodo, lo cual implica que para $\gamma = \gamma_1 - \varepsilon$, $0 \leq \varepsilon \ll 1$ pequeño, existen tres equilibrios de coexistencia. Basta considerar γ_0^+ como el valor de $\gamma < \gamma_m$ donde existe otra bifurcación silla–nodo, o en su defecto se extiende este conjunto hasta $\gamma = 0$.

De esta forma, de existir Γ_{2n-1} con $n \geq 3$, debe estar confinado entre γ_0^- y γ_0^+. □

Observación 4.3.2. *A pesar de que la naturaleza trascendente de* $e^{-\sigma(x+y)}$ *impide descartar analíticamente regímenes de alta multiplicidad (*Γ_{2n-1} *con* $n \geq 3$*), las exploraciones numéricas sugieren que, bajo parámetros biológicos (véase Tabla 3.1), la dinámica se restringe exclusivamente a escenarios de uno o tres equilibrios interiores. Por tanto, se asumirá la conjetura de multiplicidad acotada, estableciendo que* $\Gamma_3 = [0, \gamma_m]$*. Bajo esta consideración, el interés principal del diseño de control radica en forzar la transición hacia la región de uniestabilidad* Γ_1*, donde se asegurará posteriormente la convergencia global hacia el escenario de alta densidad* P_1.

4.4. Estabilidad y dinámica global

En esta sección se determinarán condiciones suficientes que aseguran la ausencia de órbitas periódicas en el sistema (4.1.1) y se estudiará la estabilidad global de sus equilibrios no nulos.

4.4.1. Ausencia de órbitas periódicas

La existencia de órbitas periódicas puede alterar significativamente la dinámica asintótica del sistema, generando comportamientos recurrentes que compiten con la atracción ejercida por los puntos de equilibrio. Por esta razón, se estudiarán condiciones suficientes que garanticen la ausencia de órbitas periódicas en el sistema (4.1.1).

Para este fin, se utilizará una adaptación del criterio de Bendixson-Dulac. Comenzando con la definición de algunas expresiones auxiliares necesarias para delimitar la región de no existencia de ciclos. Sean las cantidades

$$\begin{aligned} \bar{v} &:= \frac{1}{\sigma}\ln\left(\frac{(\delta_n-\delta_w)(\rho_n-\rho_w)-\eta\rho_n(\delta_n+\delta_w)+2\sqrt{\bar{\Delta}}}{(\delta_n-\delta_w)^2}\right), \\ v_1 &:= -\frac{2\left(\eta\nu\rho_n\rho_w\sigma+\sqrt{\Delta_1}\right)}{\left((-1+\eta)^2\rho_n^2-2(1+\eta)\rho_n\rho_w+\rho_w^2\right)\sigma^2}. \end{aligned} \tag{4.4.1}$$

donde

$$\begin{aligned} \bar{\Delta} =& \eta\,\rho_n\Big(\delta_w\big(\delta_w+\delta_n(-1+\eta)\big)\rho_n+\delta_n(\delta_n-\delta_w)\rho_w\Big), \\ \Delta_1 =& -\eta\rho_n\sigma^2\left((1-\eta)^2\rho_n^3+\big(-2+\nu+\eta^2\nu-2\eta(1+\nu)\big)\rho_n^2\rho_w\right) \\ & -\eta\rho_n\sigma^2\left(-\big(-1+2(1+\eta)\nu+\eta\nu^2\big)\rho_n\rho_w^2+\nu\rho_w^3\right). \end{aligned}$$

Definimos el umbral de confinamiento v_2, el cual depende de la configuración geométrica de las nulclinas y los parámetros vitales

$$v_2 := \begin{cases} \dfrac{1}{\sigma}\ln\left(\dfrac{\rho_w}{\delta_w}\right), & \text{si } \dfrac{(\rho_n-\rho_w)e^{-\sigma\bar{v}}+\delta_w-\delta_n}{\eta\rho_n e^{-\sigma\bar{v}}}>1, \\ \bar{v}, & \text{de lo contrario.} \end{cases} \tag{4.4.2}$$

Con estas expresiones analíticas, se enuncia el siguiente resultado que garantiza la simplicidad de la dinámica asintótica.

Proposición 4.4.1. *Si se cumple*

$$v_1 < v_2, \tag{4.4.3}$$

entonces el sistema (4.1.1) no posee órbitas periódicas.

Demostración. La demostración se basa en la construcción de una región positivamente invariante de la forma:

$$\mathcal{M}_{v_2} := \left\{(x,y) \in \mathbb{R}^2_{\geq 0} \mid x+y \geq v_2\right\}, \quad v_2 \geq 0,$$

en la cual se verifica el criterio de Bendixson-Dulac, es decir, una región donde la divergencia del campo vectorial no cambie de signo.

Considere el cambio de variables $(x,y) \mapsto (u,v) = (y-x, y+x)$. Sean las siguientes funciones auxiliares en las nuevas coordenadas que representan el flujo transversal a las curvas de nivel (S) y la divergencia ponderada (C):

$$\begin{aligned} S(u,v) :&= 2\left(f_d((v-u)/2,(v+u)/2) + g_d((v-u)/2,(v+u)/2) - \frac{\gamma(v-u)}{2+u+v}\right)v \\ &= A_2(v)u^2 + B_2(v)u + C_2(v), \end{aligned} \tag{4.4.4}$$

$$\begin{aligned} C(u,v) :&= \left(\frac{\partial f_d}{\partial x} + \frac{\partial g_d}{\partial y}\right)v^2(2+u+v)^2 \\ &= A_4(v)u^4 + B_4(v)u^3 + C_4(v)u^2 + D_4(v)u + E_4(v), \end{aligned} \tag{4.4.5}$$

donde

$$\begin{aligned} A_2(v) =& \frac{1}{2}\,\eta\rho_n e^{-\sigma v}, \quad B_2(v) = \Big((\rho_w-\rho_n)e^{-\sigma v} + \delta_n - \delta_w\Big)v, \\ C_2(v) =& \Big((\rho_n+\rho_w-\tfrac{\eta\rho_n}{2})e^{-\sigma v} - \delta_w - \delta_n\Big)v^2, \\ A_4(v) =& -e^{-v\sigma}\eta\rho_n(1+v\sigma), \\ B_4(v) =& -4e^{-v\sigma}\eta\rho_n - 2e^{-v\sigma}v^2\big((-1+\eta)\rho_n+\rho_w\big)\sigma - 4e^{-v\sigma}v\eta\rho_n(1+\sigma), \\ C_4(v) =& -4e^{-v\sigma}\eta\rho_n + 2e^{-v\sigma}v^3(\rho_n-3\rho_w)\sigma - 4e^{-v\sigma}v\eta\rho_n(3+\sigma) \\ &+ e^{-v\sigma}v^2\Big(4\rho_w(\nu-2\sigma) + \rho_n(4-6\eta+8\sigma-4\eta\sigma) - 4e^{v\sigma}(\delta_n+\delta_w+\omega)\Big), \\ D_4(v) =& -8e^{-v\sigma}v\eta\rho_n + 2e^{-v\sigma}v^4\big((-1+\eta)\rho_n - 3\rho_w\big)\sigma \\ &+ v^3\Big(e^{-v\sigma}\big(4\rho_n(2+\eta(-1+\sigma)) + 8\rho_w(\nu-2\sigma)\big) - 8(\delta_n+\delta_w+\omega)\Big) \\ &+ 4e^{-v\sigma}v^2\Big(4\nu\rho_w - 2\rho_w\sigma + \rho_n(4-3\eta+2\sigma) + 2e^{v\sigma}(\gamma - 2(\delta_n+\delta_w+\omega))\Big), \\ E_4(v) =& e^{-v\sigma}v^5\big((-2+\eta)\rho_n - 2\rho_w\big)\sigma + v^2\Big(e^{-v\sigma}\big(-4(-4+\eta)\rho_n + 16\nu\rho_w\big) - 16(\delta_n+\delta_w+\omega)\Big) \\ &+ e^{-v\sigma}v^4\Big(4\rho_w(\nu-2\sigma) + \rho_n(4-\eta+4(-2+\eta)\sigma) - 4e^{v\sigma}(\delta_n+\delta_w+\omega)\Big) \\ &- 4e^{-v\sigma}v^3\Big(2\rho_w(-2\nu+\sigma) + \rho_n(-4+\eta+2\sigma-\eta\sigma) + 2e^{v\sigma}(\gamma+2(\delta_n+\delta_w+\omega))\Big). \end{aligned} \tag{4.4.6}$$

Es inmediato verificar que para v suficientemente grande, los términos exponenciales de $S(u,v)$ decrecen, haciendo que $S<0$. Sin embargo, se busca la mínima recta $v=\bar{v}$ tal que:

$$S(u,v) \geq 0 \quad \text{y} \quad C(u,v) < 0, \quad \text{para todo } v \geq \bar{v}, u \in (-v,v).$$

La condición $S(u,v) \geq 0$ asegura que el flujo del sistema apunta hacia el interior de la región $\mathcal{M}_{\bar{v}}$, garantizando la invarianza positiva.

Frontera invariante v_2. El mínimo valor de v tal que $S(u,v) \geq 0$ se encuentra analizando los extremos de la parábola $S(u,v) = 0$. La condición de tangencia con el eje cero ($\frac{\partial S}{\partial u} = 0$ y $S = 0$) conduce a que el vértice u satisface:

$$u = -\frac{B_2(v)}{2A_2(v)} = \frac{(\rho_n - \rho_w)e^{-\sigma v} + \delta_w - \delta_n}{\eta\rho_n e^{-\sigma v}} v.$$

Sustituyendo este u en $S = 0$, se obtiene una ecuación cuadrática en $e^{\sigma v}$ cuya solución positiva define $\bar{v}$. Si el vértice de la parábola cae fuera del cono físico ($|u| < v$), el mínimo relevante se encuentra en la intersección con las fronteras $u = \pm v$. Resolver $S(\pm v, v) = 0$ conduce a los valores $v_3 = \frac{1}{\sigma}\ln(\rho_w/\delta_w)$ y $v_4 = \frac{1}{\sigma}\ln(Q_x)$. Esto justifica la definición por casos de v_2 en (4.4.2): Se considera el mínimo entre el vértice (si es físico) y los bordes. Así, para todo $v \geq v_2$, se cumple $S(u,v) \geq 0$.

Divergencia Negativa. Es necesario asegurar que $C(u,v) < 0$ para $v \geq v_2$. Note que el coeficiente principal de C respecto a u es $A_4(v) \propto -e^{-v\sigma} < 0$, por lo que $C(u,v) \to -\infty$ cuando $u \to \pm\infty$. Es más, agrupando convenientemente las expresiones de $C(u,v)$, se obtiene

$$C(u,v) = -e^{-\sigma v}(u+v+2)^2 R(u,v) - 4v^2 Q(u,v), \tag{4.4.7}$$

donde

$$\begin{aligned} R(u,v) &= u^2\eta\rho_n + uv\,\eta\rho_n(2+u\sigma) + v^2\Big(-4\nu\rho_w + 2u\rho_w\sigma + \rho_n(-4+\eta-2u\sigma)\Big) \\ &\quad + v^3\Big((2-\eta)\rho_n + 2\rho_w\Big)\sigma, \\ Q(u,v) &= (\delta_n + \delta_w + \omega)\Big((u+v+2)^2 - v^2\Big) + 2\gamma(v-u). \end{aligned}$$

Es sencillo notar que $-e^{-\sigma v}(u+v+2)^2,\ -4v^2Q(u,v) < 0$, por lo tanto

$$C(u,v) \geq 0 \implies R(u,v) < 0. \tag{4.4.8}$$

Veamos que $R(u,v) = 0$ es acotada en la variable v, posee un máximo en $v = v_1$ y $R(u,v) > 0$ para $v > v_1,\ u \in (-v, v)$. En efecto, $R(u,v)$ es un polinomio cuadrático en u y cúbico en v, tal que

$$R(u,v) = 0 \iff u = u_R(v) = \frac{-v\eta\rho_n + v^2(\rho_n - \rho_w)\sigma + \sqrt{\Delta_R(v)}}{\eta\rho_n(1+v\sigma)}. \tag{4.4.9}$$

donde

$$\Delta_R(v) = v^2\left(4\eta\rho_n(\rho_n + \nu\rho_w) + 4v\eta\nu\rho_n\rho_w\sigma + v^2\left((1-\eta)^2\rho_n^2 - 2(1+\eta)\rho_n\rho_w + \rho_w^2\right)\sigma^2\right).$$

Luego,

$$\exists u \in \mathbb{R} \text{ tal que } R(u,v) = 0 \iff \Delta_R(v) > 0.$$

Notar que $\Delta_R(v) = v^2(av^2 + bv + c)$, donde

$$\begin{aligned} a =& \sigma^2((1-\eta)^2\rho_n - 2(1+\eta)\rho_n\rho_w + \rho_w^2) < 0, \\ b =& 4\sigma\nu\eta\rho_n\rho_w > 0, \quad c = 4\eta\rho_n(\rho_n + \nu\rho_w) > 0. \end{aligned}$$

El signo de b y c es directo, mientras que el signo de a se obtiene del análisis en función de η:

$$a = 0 \iff \eta = \eta_R^{\pm} = 1 + \frac{\rho_w}{\rho_n} \pm 2\frac{\sqrt{\rho_n\rho_w}}{\rho_n}.$$

Notar que $\eta_R^- < \eta_+$, con η_+ definida como en (3.1.2), pues

$$\begin{aligned} \eta_R^- &< 1 + \frac{\rho_w}{\rho_n} - 2\frac{\sqrt{\rho_w^2}}{\rho_n} = 1 - \frac{\rho_w}{\rho_n} \\ &< 1 - \frac{\rho_w}{\rho_n}\left(\frac{\nu\delta_n}{\omega + \delta_w}\right) = 1 - \frac{Q_y}{Q_x} \\ &< 1 - \frac{Q_y}{Q_x} + 2\frac{\sqrt{Q_{y,x}(Q_x - Q_y)}}{Q_x} = \eta_+, \end{aligned}$$

concluyendo que $\eta_R^- < \eta_+$, y por lo tanto $a < 0$, pues $\eta > \eta_+$ para $\mu \in \mathcal{R}_2$.

Luego, $R(u,v) = 0$ es acotada en la variable v, pues

$$\Delta_R(v) > 0 \iff v \in (v_R^-, v_R^+),$$

donde

$$v_R^{\pm} = -\frac{2\left(\eta\nu\rho_n\rho_w\sigma \pm \sqrt{\Delta_1}\right)}{a}.$$

Además, dado que $\lim_{v\to\infty} R(u,v) > 0$ para cada $u \in \mathbb{R}$ fijo, se concluye que

$$C(u,v) < 0 \ \forall v > v_R^- = v_1, \ u \in [-v, v],$$

y en particular, si $v_1 < v_2$, se concluye el resultado para todo $v > v_2$.

El conjunto $\mathcal{M}_{v_2}$ es positivamente invariante y la divergencia del campo no cambia de signo en su interior. Además, por el Lema 4.3.1, todo equilibrio positivo satisface $v = x + y \geq \frac{1}{\sigma}\ln(Q_y)$. Dado que $v_2 < v_+$, en particular la región $\mathcal{M}_{v_2}$ contiene a todos los equilibrios. Por el criterio de Bendixson-Dulac, no pueden existir órbitas periódicas contenidas en $\mathcal{M}_{v_2}$, y por la atracción de la región, la cual es no acotada por construcción, no existen fuera de ella. □

Observación 4.4.1. *La demostración de la Proposición 4.4.1 utiliza una cota polinómica para el flujo $S(u, v)$. Si bien esta podría relajarse empleando el término racional exacto, ello conduciría a desigualdades trascendentes más difíciles de tratar, incluso computacionalmente. Aunque las condiciones obtenidas son suficientes y no necesarias, la validación numérica confirma que cubren los escenarios biológicos de interés. Mediante una descomposición algebraica del espacio de parámetros, se verificó que, para $\omega \in (0, 0.1)$ y $\nu, \eta \in (0.5, 1)$, las condiciones del teorema se satisfacen siempre que $T = \rho_w/\rho_n \geq 0.5$. Los casos excluidos, $T < 0.5$, corresponden a posibles cepas excesivamente patogénicas. La Figura 4.12 muestra proyecciones de la región paramétrica donde se satisface la condición (4.4.3), y por tanto no existen órbitas periódicas, ilustrando el efecto de cada parámetro sobre su extensión.*

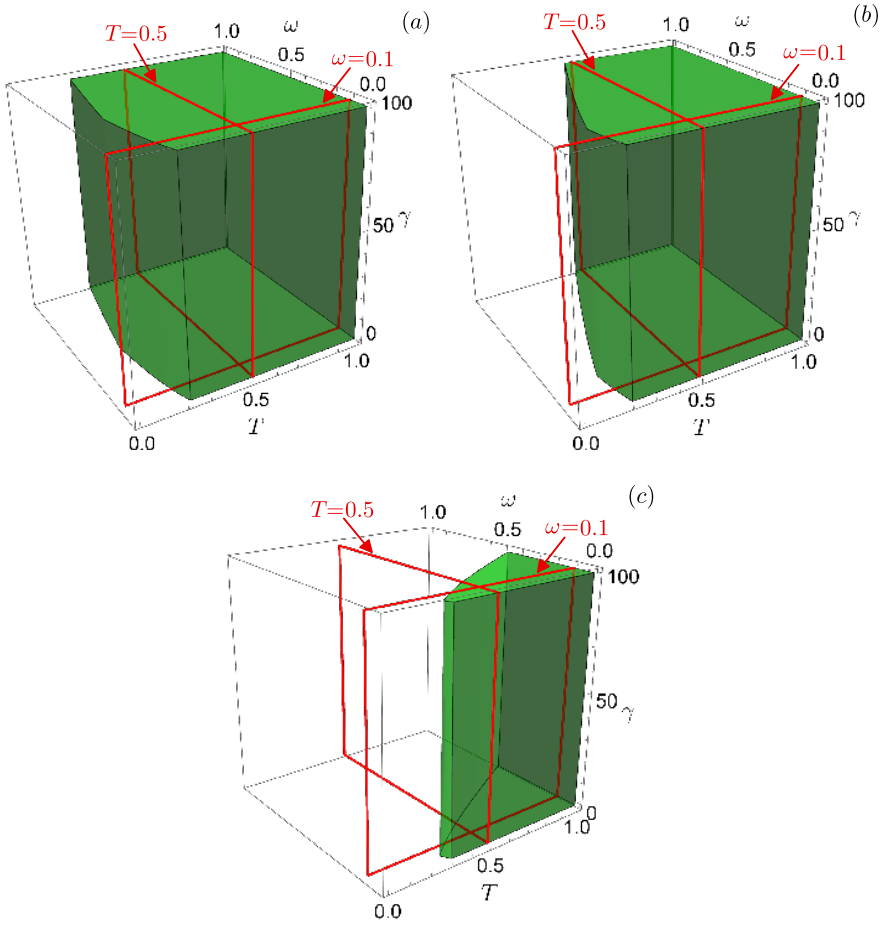


Figura 4.12: Proyección de la condición (4.4.3) sobre (T, ω, γ). La región verde indica cumplimiento del Teorema 4.4.1. El eje horizontal representa el factor de escala T, tal que $\rho_w = T\rho_n$ y $\delta_w = \delta_n/T$. En (a) se tiene $(\rho_n, \eta, \nu) = (4.55, 0.98, 0.99)$, en (b) $(\rho_n, \eta, \nu) = (4.55, 0.5, 0.5)$, mientras que en (c) $(\rho_n, \eta, \nu) = (2, 0.5, 0.5)$. Parámetros base: $\delta_n = 0.03$, $\sigma = 7.14 \times 10^{-4}$.

4.4.2. Estabilidad global de equilibrios de coexistencia

A continuación, se presenta un resultado de estabilidad global para los equilibrios de coexistencia de (4.1.1).

Teorema 4.4.1. *Si se satisfacen las condiciones de la proposición (4.4.1), entonces el sistema presenta los siguientes escenarios:*

1. *Si $\gamma > \gamma_m$ existe un único equilibrio P_1, el cual es un nodo asintóticamente estable, donde*
$$\mathcal{B}(P_1) = \overline{\mathbb{R}^2_+}\backslash\{(0,0)\}.$$
2. *Si $\gamma < \gamma_m$, entonces existen tres equilibrios $P_k = (x_k, y_k)$, $k = 1, 2, 3$, ordenados tal que $x_1 + y_1 < x_2 + y_2 < x_3 + y_3$, donde P_1 y P_3 son nodos atractores, mientras que P_2 es un punto silla. Además,*
$$\mathcal{B}(P_1) \cup \mathcal{B}(P_3) \cup W^s(P_2) = \overline{\mathbb{R}^2_+}\backslash\{(0,0)\}.$$

Demostración. La prueba se basa en el análisis geométrico de las nulclinas y en la dinámica global del sistema.

Sobre la nulclina $\mathcal{G}_d$. Observe que la derivada parcial respecto a y viene dada por:
$$\begin{aligned}\frac{\partial g_d}{\partial y} &= (1-\sigma y)\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - (\omega + \delta_w) - \frac{\gamma x}{(1+y)^2} \\ &= \rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - (\omega + \delta_w) - \left(\sigma y \rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} + \frac{\gamma x}{(1+y)^2}\right).\end{aligned}$$
Dado que el dominio de existencia es $\mathcal{G}_d \subset \left\{x + y \geq \frac{1}{\sigma}\ln Q_y\right\}$, se concluye que sobre $\mathcal{G}_d$ en el cuadrante positivo se satisface la desigualdad $\dfrac{\partial g_d}{\partial y} < 0$.

Veamos además que para cada $x \geq 0$ existe un único $y > 0$ tal que $(x, y) \in \mathcal{G}_d$, por lo que existe $y_g : (0, \infty) \to (0, \infty)$ tal que
$$\mathcal{G}_d = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2_{\geq 0} \mid y = y_g(x)\}.$$
Basta notar que dado $x \geq 0$ fijo, $(x, y) \in \mathcal{G}_d$ si y sólo si
$$H_x(y) = y(1+y)(\rho_w \nu e^{-\sigma x} e^{-\sigma y} - \omega - \delta_w) + \gamma x = 0.$$
Estudiemos entonces la función H_x, note que
$$\begin{aligned} H_x(0) = \gamma x \geq 0, \quad \lim_{y\to\infty} H_x(y) = -\infty, \\ H'_x(x) = (1+2y)(\rho_w \nu e^{-\sigma x} e^{-\sigma y} - \omega - \delta_w) - \sigma y(1+y)\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)}, \end{aligned}$$

por lo tanto existe almenos un $y \geq 0$ tal que $(x, y) \in \mathcal{G}_d$, y para la unicidad es sencillo notar que

$$\begin{aligned} x + y > \ln Q_y/\sigma &\implies \delta_w + \omega - \rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} > 0 \\ &\implies H_x'(y) < 0, \end{aligned}$$

concluyendo, por Teorema del valor Medio sobre la función monótona H_x, que existe un único $y \geq 0$ tal que $H_x(y) = 0$ y por tanto existe la función y_g cuya gráfica corresponde a la nulclina $\mathcal{G}_d$ sobre el cuadrante positivo.

Sobre la nulclina $\mathcal{F}_d$. Considere el cambio de coordenadas lineal definido por $u = y - x$ y $v = y + x$. En estas coordenadas rotadas, la ecuación $f_d\left(\frac{v-u}{2}, \frac{v+u}{2}\right) = 0$ se transforma en una estructura cuadrática respecto a la variable u:

$$A(v)u^2 + B(v)u + C(v) = 0. \tag{4.4.10}$$

El discriminante de esta ecuación, denotado por $\Delta_u(v)$, determina la existencia de soluciones reales. Un análisis algebraico muestra que $\Delta_u(v)$ se anula en $v = 0$ y en los valores críticos $v_\pm$ definidos por:

$$v_\pm = \frac{1}{\sigma} \ln \left(\frac{C_0 \pm 2\sqrt{C_1}}{(\delta_n + \omega)^2} \right), \tag{4.4.11}$$

donde los coeficientes auxiliares son:

$$\begin{aligned} C_0 &= (-1 + \nu)\rho_w(\delta_n + \omega) + \rho_n\big(\delta_n(1 - \eta) + \omega(1 + \eta)\big), \\ C_1 &= \eta\rho_n\Big(\delta_n^2(1 - \nu)\rho_w + \delta_n\omega\big((1 - \eta)\rho_n + (1 - \nu)\rho_w\big) + \rho_n\omega^2\Big). \end{aligned}$$

Se procede a descartar las ramas que no pertenecen a la región biológica de interés ($\{x > 0, y > 0\}$).

Primero, analizando el valor crítico v_-. Este valor es real si el argumento del logaritmo es positivo. Asumiendo su existencia y resolviendo la cuadrática para u en $v = v_-$, se obtiene la solución correspondiente $x_- = (v_- - u_-)/2$. Dado que $0 < \eta \leq 1$ y los parámetros son positivos, se verifica la desigualdad $\eta\rho_n\omega < \sqrt{C_1}$, lo cual implica algebraicamente que $x_- < 0$. Por consiguiente, la rama asociada a v_- se encuentra fuera del cuadrante positivo y no contribuye a la existencia de equilibrios de coexistencia.

A continuación, se analiza el valor crítico v_+. Este valor es real si $\rho_n > \frac{1-\nu}{(1+\sqrt{\eta})^2}\rho_w$, condición que se satisface trivialmente bajo la hipótesis biológica $\rho_n > \rho_w$. Fijamos $v = v_+$ y analizamos la coordenada $y_+ = (v_+ + u_+)/2$ (dado que es directo comprobar que $x_+ > 0$). Se demuestra que $y_+ > 0$ si y solo si se cumple la condición:

$$\eta > \frac{\omega}{\delta_n}. \tag{4.4.12}$$

Esto define la geometría de $\mathcal{F}_d$ en dos casos:

(i) Si $\eta \leq \omega/\delta_n$, $y_+ < 0$ y para cada $v > \ln Q_x/\sigma$, existe un único $u \in (-v, v]$ tal que $(u, v) \in \mathcal{F}_d$.

(ii) Si $\eta > \omega/\delta_n$, $v = v_+$ se encuentra en el primer cuadrante $(x, y > 0)$. Así,

$$\mathcal{F}_d \cap \{v < v_+\} = \emptyset,$$

y para $v > v_+$ existen dos ramas de la misma.

En el primer caso (i), se estudia el signo de la derivada parcial respecto a x. Observamos que $\frac{\partial f_d}{\partial x}(0, y) < 0$ sobre el eje y. Además, el comportamiento asintótico de la nulclina satisface:

$$\lim_{v\to\infty} \mathcal{F}_d = \left\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid y = \frac{\delta_n}{\omega} x\right\}.$$

Dado que la asíntota tiene pendiente positiva, se tiene que $\frac{\partial f_d}{\partial x}(x, y) < 0$ para $(x, y) \in \mathcal{F}_d$ con $v = x + y$ suficientemente grande.

Así, podemos descomponer $\mathcal{F}_d$ en la unión de dos subconjuntos disjuntos (salvo puntos de tangencia vertical), clasificados por su monotonia

$$\mathcal{F}_d^+ = \left\{(x, y) \in \mathcal{F}_d \mid \frac{\partial f_d}{\partial y} > 0\right\}, \quad \mathcal{F}_d^- = \left\{(x, y) \in \mathcal{F}_d \mid \frac{\partial f_d}{\partial y} < 0\right\}.$$

Geométricamente, $\mathcal{F}_d^+$ corresponde a los tramos donde la nulclina es creciente (pendiente positiva), mientras que $\mathcal{F}_d^-$ corresponde a los tramos decrecientes.

Para establecer el ordenamiento de estos conjuntos, se recurre nuevamente al comportamiento asintótico. Dado que para $v \to \infty$ la nulclina se aproxima a la recta $y = \frac{\delta_n}{\omega} x$ (cuya pendiente es positiva), se deduce que la rama superior de la nulclina (valores grandes de x e y) pertenece necesariamente a $\mathcal{F}_d^+$. En consecuencia, al recorrer la curva disminuyendo el valor de v desde el infinito hacia v_+, la nulclina reside inicialmente en $\mathcal{F}_d^+$. Si la geometría de la curva lo implica, la transición a $\mathcal{F}_d^-$ ocurre a través de un punto de tangencia vertical donde $\frac{\partial f_d}{\partial y} = 0$.

Para el segundo caso (ii), la única diferencia es que existe un extremo local $v_+ > 0$ en la nulclina $\mathcal{F}_d$, y por tanto podría existir un fragmento de la curva donde $\left.\frac{\partial f_d}{\partial x}\right|_{\mathcal{F}_d} > 0$.

Primer equilibrio P_1. Sea $P_1 = (x_1, y_1)$ el equilibrio con menor valor en la coordenada auxiliar $v = x + y$. Asumamos por el momento que $f_y(P_1) \neq 0$ (el caso donde esta derivada se anula se trata al final de esta demostración). Bajo este supuesto, observemos

que $\det(DX(x^*, y^*)) < 0$ si y sólo si ocurre alguno de los siguientes casos:

$$\begin{cases} f_y(P_1) < 0 \quad \text{y} \quad -\dfrac{f_x}{f_y}(P_1) > -\dfrac{g_x}{g_y}(P_1), \\ \\ f_y(P_1) > 0 \quad \text{y} \quad -\dfrac{f_x}{f_y}(P_1) < -\dfrac{g_x}{g_y}(P_1). \end{cases}$$

Es directo verificar que si $f_y(P_1) > 0$, $f_x(P_1) < 0$, entonces para $0 < \varepsilon \ll 1$ tal que $P_1^{\pm} = (x_1 \pm \varepsilon, y_g(x_1 \pm \varepsilon)) \in \mathcal{G}_d$, se tiene:

$$f_d(P_1^+) > 0, \quad f_d(P_1^-) < 0.$$

Sabiendo que $f_d|_{x=0,y>0} > 0$ y que $\mathcal{G}_d$ está unívocamente determinada para cada $v = x+y > 0$ fijo (intersectando al eje y en su v mínimo), se aplica el teorema del valor medio sobre $f_d(x, y_g(x))$, concluyendo que existe $0 < v_0 < v_1 = x_1 + y_1$ y un punto $P_0 = (x_0, y_0) \in \mathcal{G}_d \cap \{x + y = v_0\}$ tal que $f_d(P_0) = 0$. Esto contradice que P_1 sea el equilibrio positivo con menor $v = x + y$.

Por otro lado, si $f_y(P_1) < 0$, $f_x(P_1) < 0$, se tiene en particular que $-\dfrac{f_x}{f_y}(P_1) < -1$. Se analizará la pendiente de $\mathcal{G}_d$, dada por $-\dfrac{g_x}{g_y}(P_1)$. Se probará que esta pendiente es estrictamente mayor a -1 en todo el cuadrante positivo. Recordando la expresión:

$$\begin{aligned} g_d\left(\frac{v-u}{2}, \frac{v+u}{2}\right) = {} & \frac{1}{4}e^{-v\sigma}u^2\Big(\nu\rho_w - e^{v\sigma}(\delta_w + \omega)\Big) \\ & + \frac{1}{4}v\Big(2\gamma + e^{-v\sigma}(2+v)\nu\rho_w - (2+v)(\delta_w + \omega)\Big) \\ & + \frac{1}{2}e^{-v\sigma}u\Big((1+v)\nu\rho_w - e^{v\sigma}\big(\gamma + (1+v)(\delta_w + \omega)\big)\Big). \end{aligned}$$

Si existiese un punto sobre $\mathcal{G}_d$ con pendiente -1, equivaldría a resolver el sistema

$$g_d\left(\frac{v-u}{2}, \frac{v+u}{2}\right) = 0, \quad \frac{\partial}{\partial u} g_d\left(\frac{v-u}{2}, \frac{v+u}{2}\right) = 0.$$

Esto implica satisfacer

$$\begin{aligned} & \nu^2\rho_w^2 - 2e^{v\sigma}\nu\rho_w(\gamma + 2v\gamma + \delta_w + \omega) \\ & \quad + e^{2v\sigma}\left(\gamma^2 + 2(1+2v)\gamma(\delta_w + \omega) + (\delta_w + \omega)^2\right) = 0. \end{aligned} \tag{4.4.13}$$

Definiendo $S = e^{\sigma v}$ (o equivalentemente $v = \dfrac{1}{\sigma}\ln S$), al resolver (4.4.13) en función de v, se obtiene la relación equivalente:

$$v = T(S) = -\frac{(\nu\rho_w - S(\gamma + \delta_w + \omega))^2}{4S\gamma\left(-\nu\rho_w + S(\delta_w + \omega)\right)}. \tag{4.4.14}$$

Es sencillo ver que el numerador $(\nu\rho_w - S(\gamma + \delta_w + \omega))^2$ es no negativo. Dado que $v > \frac{1}{\sigma}\ln Q_y$, se tiene $S > Q_y = \frac{\rho_w \nu}{\omega + \delta_w}$, lo cual implica que el denominador $4S\gamma\left(-\nu\rho_w + S(\delta_w + \omega)\right) > 0$. Por lo tanto, se tendría $T(S) \leq 0$, lo cual contradice el hecho directo de que $v = \frac{1}{\sigma}\ln S > 0$ para $S > 1$.

Concluyendo así, que no hay solución $v > \frac{1}{\sigma}\ln Q_y$ de (4.4.13), y por tanto $-\frac{g_x}{g_y}(P_1) > -1$. Así, para $f_x(P_1) < 0$, el equilibrio P_1 satisface siempre $\det DX(P_1) > 0$.

Cuando $f_x(P_1) > 0$ el análisis es similar. Note que sobre los segmentos de $\mathcal{F}_d$ donde $f_y < 0$, si por contradicción se supone $-\frac{f_x}{f_y}(P_1) > -\frac{g_x}{g_y}(P_1)$, entonces para $0 < \varepsilon \ll 1$ y $P_1^{\pm} = (x_1 \pm \varepsilon, y_g(x_1 \pm \varepsilon)) \in \mathcal{G}_d$ se tiene:

$$f_d(P_1^+) > 0, \quad f_d(P_1^-) < 0.$$

Sin embargo, el mínimo v de la curva $\mathcal{F}_d$ se alcanza en v_+, y dado que f_d es positivo sobre el cuadrante positivo, por el teorema del valor medio aplicado a la expresión $f_d\left((v-u)/2, (v+u)/2\right)$ restringido a la curva $\mathcal{G}_d$, existiría un $0 < v_0 < v$ para el cual $f_d = 0$. Esto implicaría que P_1 no es el primer equilibrio (respecto al orden creciente de la variable auxiliar $v = x + y$). El caso $f_y > 0$ se argumenta de forma análoga.

Se concluye así que el equilibrio P_1 siempre es un nodo estable.

Segundo y tercer equilibrio. Este resultado es directo al notar que si P_i, P_{i+1} son dos intersecciones consecutivas entre dos funciones de variable real $y_f(x), y_g(x)$, con $y_f'(P_i) - y_g'(P_i) \neq 0$ y $y_f'(P_{i+1}) - y_g'(P_{i+1}) \neq 0$, entonces por continuidad se tiene:

$$\left(y_f'(P_i) - y_g'(P_i)\right)\left(y_f'(P_{i+1}) - y_g'(P_{i+1})\right) < 0.$$

Basta considerar por separado cada sección de $\mathcal{F}_d$ donde se mantiene el signo de f_y y parametrizar en cada una de ellas las curvas $\mathcal{F}_d$ y $\mathcal{G}_d$ por funciones y_f e y_g respectivamente. Concluyendo que entre P_i y P_{i+1} ocurre una de dos situaciones: o bien se invierte el orden de las pendientes, o bien existe un cambio de signo en f_y sobre $\mathcal{F}_d$. Ambos escenarios implican

$$\det DX(P_i)\det DX(P_{i+1}) < 0.$$

Dado que P_1 es un nodo estable y $\mathrm{tr}DX(P_i) < 0$, $\forall i$, se deduce que, de existir P_2 y P_3, estos corresponden a una silla hiperbólica y un nodo estable respectivamente.

Caso $f_y(P_i) = 0$. Este caso se concluye por argumentos de continuidad e hiperbolicidad de los equilibrios. Note que:

$$\frac{\partial g_d}{\partial \gamma} = \frac{x}{1+y} > 0.$$

Por lo tanto, todo punto sobre la nulclina con $x, y > 0$ es desplazado al variar γ; en particular, el equilibrio P_i. Por la dependencia continua respecto a los parámetros, si para un γ_0 se tiene que $P_i(\gamma_0)$ es un equilibrio hiperbólico con $f_y(P_i(\gamma_0)) = 0$, entonces para $\gamma_0 \pm \varepsilon$ (con ε suficientemente pequeño), el equilibrio perturbado $P_i(\gamma_0 \pm \varepsilon)$ sigue siendo hiperbólico pero con $f_y(P_i(\gamma_0 \pm \varepsilon)) \neq 0$. Por el análisis previo (Puntos 3 y 4), $P_i(\gamma_0 + \varepsilon)$ debe ser un nodo atractor o una silla hiperbólica. Concluimos que $P_i(\gamma_0)$ preserva estas características de estabilidad.

Cuencas de atracción. Finalmente, la determinación de las cuencas de atracción viene dada únicamente gracias a la proposición 4.4.1, la cual descarta la posibilidad de órbitas periódicas. □

Observación 4.4.2. *Cabe señalar que, en caso de existir los dominios de alta multiplicidad Γ_{2n-1} con $n \geq 3$, la estructura topológica de los equilibrios y sus propiedades de estabilidad conservarían una naturaleza análoga al escenario $\gamma \in \Gamma_3$. Específicamente, los posibles régimenes con mayor número de estados estacionarios se rige por la aparición de pares nodales sucesivos, donde cada nuevo nodo asintóticamente estable es introducido junto a un punto silla adyacente cuya variedad estable delimita y separa su respectiva cuenca de atracción. Por consiguiente, la conjetura de multiplicidad acotada adoptada en este estudio no altera cualitativamente la validez de los mecanismos analíticos empleados, garantizando la consistencia global del análisis de estabilidad del modelo.*

Retrato de fase global para la cepa *wAlBb*

La dinámica global del sistema se ilustra mediante los retratos de fase en la Figura 4.13. En el panel 4.13(a), se tiene un régimen de biestabilidad. Aquí, el sistema posee dos equilibrios atractores P_1, P_3, cuyas cuencas de atracción estan separadas solamente por la variedad estable de la silla P_2. Al cruzar γ_m (ver panel 4.13(b)), los equilibrios P_2 y P_3 colisionan y desaparecen. Aquí, cualquier condición inicial no nula se encuentra en la cuenca de atracción del único atractor remanente, que ahora corresponde a la configuración de alta densidad de infectados P_1.

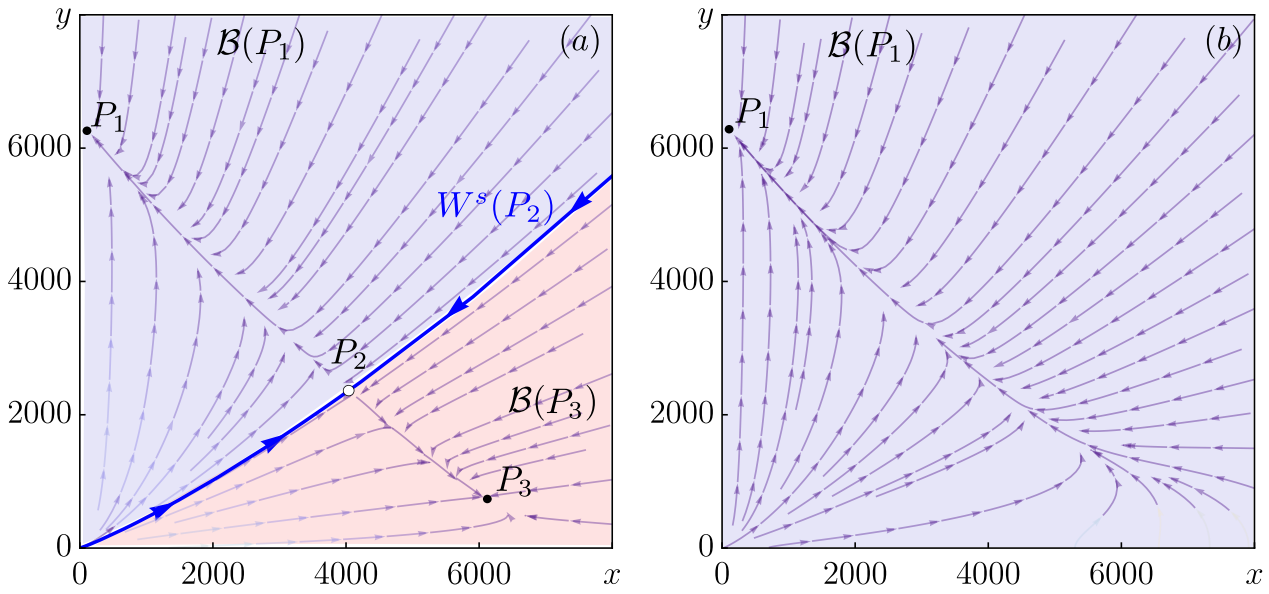


Figura 4.13: Retratos de fase de la cepa *wAlBb*. En (a) $\gamma = 1 \in \Gamma_3$ y en (b) $\gamma = 10 \in \Gamma_1$. Aquí $\gamma_m \approx 3.6183$, $\omega = 0.0001$ y el resto de parámetros se mantuvo fijo según la Tabla 3.1.

Capítulo 5

Control poblacional en tiempo finito y análisis numérico

En este capítulo se presenta la noción de control en tiempo finito y esfuerzo mínimo asociados al sistema (3.1.1). A su vez, se presentan distintos controles en lazo abierto y cerrado, que posteriormente son comparados numéricamente en función de la cepa de *Wolbchia* y el esfuerzo del despliegue asociado a cada uno de ellos.

5.1. Estrategias de control en tiempo finito

Considere el siguiente problema de valor inicial

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = \left(\dfrac{\rho_n x(x+(1-\eta)y)}{x+y} + \rho_w(1-\nu)y \right) e^{-\sigma(x+y)} + \omega y - \delta_n x, \\ \dfrac{dy}{dt} = \rho_w \nu y e^{-\sigma(x+y)} - \omega y - \delta_w y + \mathcal{C}(x,y,t), \\ (x_{\mathcal{C}}(t_0), y_{\mathcal{C}}(t_0)) = P_{\#}, \end{cases} \tag{5.1.1}$$

donde $\mathcal{C}(x,y,t)$ es una función de control definida para $t \in (t_0, T)$, con $T \geq t_0$ desconocido o prescrito según la estrategia.

La intervención se considera exitosa si

$$(x_{\mathcal{C}}(T), y_{\mathcal{C}}(T)) \in \mathcal{B}(P_-).$$

Para $T > t_0$ fijo, se define el número total de individuos liberados durante la intervención como

$$R_{\mathcal{C}}^T = \int_{t_0}^{T} \mathcal{C}(x_{\mathcal{C}}(t), y_{\mathcal{C}}(t), t)\, dt. \tag{5.1.2}$$

Además, de existir, es natural definir la cota inferior del tiempo necesario para que la trayectoria controlada entre en la cuenca $\mathcal{B}(P_-)$:

$$T_{\mathcal{C}} \;=\; \text{ínf}\{\, t > 0 \;:\; (x_{\mathcal{C}}(t), y_{\mathcal{C}}(t)) \in \mathcal{B}(P_-)\,\}. \tag{5.1.3}$$

Definición 5.1.1. *Dada una condición inicial $(x_{\mathcal{C}}(t_0), y_{\mathcal{C}}(t_0)) \in \mathbb{R}^2_{\geq 0}$, si $T_{\mathcal{C}} < \infty$, entonces se define el esfuerzo mínimo asociado al control $\mathcal{C}$ como:*

$$R_{\mathcal{C}}^{T_{\mathcal{C}}} \;=\; \int_{t_0}^{T_{\mathcal{C}}} \mathcal{C}(x_{\mathcal{C}}(t), y_{\mathcal{C}}(t), t)\, dt, \tag{5.1.4}$$

es decir, el total de individuos liberados hasta el instante en que la trayectoria controlada alcanza el borde de $\mathcal{B}(P_-)$.

A continuación se presentarán las distintas funciones de control a estudiar.

5.1.1. Control denso-dependiente

Definición 5.1.2 (Control denso-dependiente $\mathcal{C}_1$)**.** *Sea $(x_{\mathcal{C}_1}(t), y_{\mathcal{C}_1}(t))$ la solución del PVI correspondiente (5.1.1) y las cantidades $R_{\mathcal{C}_1}^T, T_{\mathcal{C}_1}$ y $R_{\mathcal{C}_1}$ definidas en (5.1.2), (5.1.3) y (5.1.4) con*

$$\mathcal{C} \equiv \mathcal{C}_1(x, y, t) = \frac{\gamma x}{1+y}\mathbf{1}_{(t_0,T)}(t), \quad \gamma > 0,\ T \geq T_{C_1}. \tag{5.1.5}$$

Notar que $\mathcal{C}_1$ es la función de despliegue estudiada en el Capítulo 4 aplicada en el intervalo de tiempo (t_0, T). La siguiente proposición garantiza que existe un rango para el parámetro γ para el cual el control $\mathcal{C}_1$ es exitoso.

Proposición 5.1.1. *Suponiendo que se satisfacen las hipótesis de la Proposición 4.4.1. Entonces existe $\gamma_M > \gamma_m$ tal que, para todo $\gamma \in (\gamma_m, \gamma_M)$, existe $T > t_0$ para el cual $(x_{\mathcal{C}_1}(t), y_{\mathcal{C}_1}(t))$ converge asintóticamente a P_-. Aquí γ_m es el valor de bifurcación para el parámetro de despliegue γ presentado en el Teorema 4.3.1.*

Demostración. El resultado se deduce de manera directa del Teorema 4.3.1. Sea $(x(t), y(t))$ la solución del sistema (4.1.1) que satisface la condición inicial $(x(0), y(0)) = P_{\#}$. Entonces, $(x(t), y(t))$ converge al único equilibrio no nulo del sistema con control, denotado por P_1, el cual corresponde a la continuación del equilibrio P_- al aumentar el parámetro γ desde cero.

Dado que P_1 es globalmente asintóticamente estable, para toda vecindad V_1 de P_1 existe $T > 0$ tal que $(x(t), y(t)) \in V_1$ para todo $t \geq T$. En particular, si $P_1 \in \mathcal{B}(P_-)$, cuenca de

atracción del equilibrio P_- asociada al sistema sin control (3.1.1), entonces existe $T > 0$ tal que $(x(T), y(T)) \in \mathcal{B}(P_-)$, concluyéndose el resultado.

Resta entonces determinar bajo qué condiciones se tiene $P_1 \in \mathcal{B}(P_-)$. Se procede por contradicción. Asumiendo que $P_1 \notin \mathcal{B}(P_-)$, considere las nulclinas del sistema (4.1.1)

$$\mathcal{F} = \left\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid f_d(x, y) = 0\right\},$$
$$\mathcal{G} = \left\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid g_d(x, y) = 0\right\}.$$

donde (f_d, g_d) son las componentes del campo vectorial del sistema (4.1.1)

$$f_d(x, y) = \left(\frac{\rho_n x(x + (1 - \eta)y)}{x + y} + \rho_w(1 - \nu)y\right) e^{-\sigma(x+y)} + \omega y - \delta_n x,$$
$$g_d(x, y) = \rho_w \nu y e^{-\sigma(x+y)} - \omega y - \delta_w y + \frac{\gamma x}{1 + y}.$$

Observe que la nulclina $\mathcal{F}$ no depende del parámetro γ, por lo que coincide antes y después del tiempo de término del control T. En particular, tanto P_- como P_1 pertenecen a la misma curva $\mathcal{F}$.

Dado que $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$, el sistema sin control (3.1.1) posee exactamente dos equilibrios asintóticamente estables en el primer cuadrante, P_- y $P_\#$, separados por la variedad estable $W^s(P_+)$. Por lo tanto, si $P_1 \notin \mathcal{B}(P_-)$, necesariamente se cumple que

$$P_1 \in W^s(P_+) \cup \mathcal{B}(P_\#).$$

Sean $\mathcal{F}_-$ y $\mathcal{F}_\#$ las componentes de $\mathcal{F}$ contenidas en las cuencas de atracción de P_- y $P_\#$ respectivamente. Se mostrará que existe γ_M tal que, para $\gamma > \gamma_M$, se tiene $P_1 \in \mathcal{F}_\#$.

En primer lugar, se observa que

$$\mathcal{F} \subset \mathcal{T} := \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid \omega y - \delta_n x < 0\},$$

pues $\dot{x} - (\omega y - \delta_n x) > 0$ para todo $x, y > 0$. Además,

$$\mathcal{G} \cap \mathcal{T} = \left\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid h_1(x) = h_2(x),\ y = \frac{\delta_n}{\omega} x\right\},$$

donde

$$h_1(x) = \rho_w \nu \exp\left(-\sigma\left(1 + \frac{\delta_n}{\omega}\right) x\right) - \omega - \delta_w, \qquad h_2(x) = -\frac{\gamma\omega^2}{\delta_n(\omega + \delta_n x)}.$$

Si $Q_y > 1$, se tiene que $h_1'(x) < 0$ y $h_2'(x) > 0$ para todo $x > 0$, por lo que existe una única intersección $x^*(\gamma) > 0$, la cual satisface

$$x^*(\gamma) > \frac{1}{\sigma\left(1 + \frac{\delta_n}{\omega}\right)} \ln Q_y.$$

Si se define la función auxiliar $A(x;\gamma) := h_1(x) - h_2(x;\gamma)$, entonces

$$\frac{\partial A}{\partial \gamma} = \frac{\omega^2}{\delta_n(\omega+\delta_n x)} > 0,$$

$$\frac{\partial A}{\partial x} = -\left(\sigma\left(1+\frac{\delta_n}{\omega}\right)\nu\rho_w e^{\sigma\left(1+\frac{\delta_n}{\omega}\right)x} + \frac{\gamma\omega}{(\omega+\delta_n x)^2}\right) < 0,$$

$$\implies \frac{\partial x^*}{\partial \gamma} = -\frac{\partial A/\partial\gamma}{\partial A/\partial x}\bigg|_{x=x^*(\gamma)} = \frac{\omega^2}{\delta_n(\omega+\delta_n x)\sigma\left(1+\frac{\delta_n}{\omega}\right)\nu\rho_w e^{-\sigma\left(1+\frac{\delta_n}{\omega}\right)x} + \frac{\gamma\omega}{\omega+\delta_n x}} > 0.$$

Es más, es fácil ver que su denominador es acotado para $x > 0, \gamma > 0$, pues es suma de espresiones acotadas, y por lo tanto $\dfrac{\partial x^*}{\partial \gamma} > a > 0$ para cierto valor a. En particular, dado $x_0 \gg 1$, existe $\bar{\gamma}$ tal que $x^*(\bar{\gamma}) > x_0$.

Por otro lado, note que, para todo $x > 0$ fijo, la ecuación $g_d(x,y) = 0$ admite una única solución $y = y(x) > 0$. En efecto, la función $y \mapsto g_d(x,y)$ es continua, estrictamente decreciente en $(0,\infty)$, satisface $g_d(x,0^+) > 0$ y $\lim_{y\to\infty} g_d(x,y) = -\infty$.

En consecuencia, la interseccion entre las nulclinas $\mathcal{F}$ y $\mathcal{G}$ queda completamente determinada por los valores de x, y ocurre únicamente para $\widetilde{x} > x^*$. En particular, dado $(x_s, y_s) \in W^s(P_+) \cap \mathcal{F} \setminus \{P_+\}$, existe γ_M tal que $P_1 = (x_s, y_s)$. De este modo, si $\gamma > \gamma_M$, se tiene $P_1 \in \mathcal{B}(P_\#)$, mientras que si $\gamma \in (\gamma_m, \gamma_M)$, entonces $P_1 \in \mathcal{B}(P_-)$ para el sistema sin control (3.1.1). □

5.1.2. Aproximación operativa al control denso-dependiente

En aplicaciones reales, el monitoreo continuo de las subpoblaciones $(x(t), y(t))$ no suele ser viable debido a limitaciones operativas, logísticas y económicas. Por ello, aunque el control densodependiente $\mathcal{C}_1$ es conceptualmente adecuado como control en lazo cerrado, su implementación directa requiere una aproximación compatible con observaciones discretas en el tiempo.

Adoptamos un intervalo de observación de 14 días. Esta elección se fundamenta en las escalas demográficas consideradas en el modelo, según las cuales la esperanza de vida de las hembras adultas es aproximadamente de 33 días para la población silvestre y de entre 16 y 30 días para las hembras infectadas con *Wolbachia*, dependiendo de la cepa. De este modo, el intervalo considerado permite una renovación parcial de la población adulta, en concordancia con la dinámica de generaciones superpuestas característica de *Aedes aegypti* [32].

Así, consideraremos instantes de observación

$$t_j = t_0 + 14j, \qquad j = 0, 1, \ldots, n,$$

de modo que las subpoblaciones son observadas puntualmente cada 14 días.

Supuesto conocido el estado de las poblaciones al tiempo t_j, se considera el problema con control densodependiente $\mathcal{C}_1$ y condición inicial

$$(x(t_j), y(t_j)) = (x_j, y_j).$$

Integrando dicho sistema sobre el intervalo $D_j = [t_j, t_{j+1})$, se define la tasa de liberación para el intervalo siguiente mediante el promedio temporal

$$C_j = \frac{1}{14} \int_{t_j}^{t_{j+1}} \frac{\gamma x(t)}{1 + y(t)}\, dt. \tag{5.1.6}$$

La relación anterior define recursivamente la sucesión $(C_j)_{j\geq 0}$ asociada a la siguiente discretización temporal del control $\mathcal{C}_1$.

Definición 5.1.3 (Control operativo asociado a $\mathcal{C}_1$)**.** *Sea $(x_{\mathcal{C}_2}(t), y_{\mathcal{C}_2}(t))$ la solución del PVI correspondiente (5.1.1) y las cantidades $R^T_{\mathcal{C}_2}, T_{\mathcal{C}_2}$ y $R_{\mathcal{C}_2}$ definidas en (5.1.2), (5.1.3) y (5.1.4) con*

$$\mathcal{C} \equiv \mathcal{C}_2(t) = \sum_{j=0}^{n} C_j\, \mathbf{1}_{D_j}(t), \qquad D_j = [t_0 + 14j, t_0 + 14(j+1)), \tag{5.1.7}$$

donde la sucesión $(C_j)_{j\geq 0}$ está dada recursivamente por (5.1.6).

La siguiente proposición garantiza que existe un rango para los parámetros C_j para el cual el control $\mathcal{C}_2$ es exitoso.

Proposición 5.1.2. *Suponiendo que se satisfacen las hipótesis de la Proposición 4.4.1. Entonces existen $C_{\text{mín}}, C_{\text{máx}} > 0$ y $N \in \mathbb{N}$, tal que, si*

$$C_{\text{mín}} < C_j < C_{\text{máx}}, \qquad j = 0, \ldots, n, \quad n > N$$

Entonces la solución del PVI (5.1.1) con $\mathcal{C} \equiv \mathcal{C}_2$ converge asintóticamente a P_-.

Demostración. El argumento es similar al utilizado en la Proposición 5.1.1. Aquí la nulclina $\mathcal{F}$ coincide con la asociada al control $\mathcal{C}_1$, mientras que

$$\mathcal{G} = \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 \;\middle|\; g_d(x, y) = y(\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - \omega - \delta_w) + \sum_{j=1}^{n} C_j \mathbf{1}_{D_j}(t) = 0 \right\}.$$

Sobre cada intervalo $D_j \subset \mathcal{R}$, el control se reduce a la constante C_j, de modo que el sistema queda dado por

$$\begin{cases} \dot{x} = f_d(x,y) = \left(\dfrac{\rho_n x(x+(1-\eta)y)}{x+y} + \rho_w(1-\nu)y \right) e^{-\sigma(x+y)} + \omega y - \delta_n x, \\ \dot{y} = g_j(x,y) = y(\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - \omega - \delta_w) + C_j. \end{cases}$$

Demostraremos primero la existencia de al menos un equilibrio positivo. En efecto, la nulclina $\mathcal{G}_j$ puede parametrizarse como una función continua

$$y = y_g(x),$$

la cual es estrictamente decreciente para $x + y > v_+$, pues

$$\frac{\partial g_j}{\partial x} = -\sigma \rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} < 0, \quad \frac{\partial g_j}{\partial y} = (1-\sigma y)\rho_w \nu e^{-\sigma(x+y)} - \omega - \delta_w < 0.$$

En consecuencia,

$$y_g'(x) = -\frac{\partial g_j/\partial x}{\partial g_j/\partial y} < 0.$$

Además, $\mathcal{G}_j$ puede escribirse explícitamente como

$$x = x_g(y) = \frac{1}{\sigma} \ln \left(\frac{\rho_w \nu e^{-\sigma y}}{\omega + \delta_w - \frac{C_j}{y}} \right).$$

La función anterior sólo está definida para

$$y > \frac{C_j}{\omega + \delta_w} =: y_0.$$

Por otra parte,

$$\left. \frac{\partial g_j}{\partial y} \right|_{x=0} = \nu \rho_w e^{-\sigma y} - \omega - \delta_w - \sigma y \nu \rho_w e^{-\sigma y} < 0, \qquad \forall y > \frac{\ln Q_y}{\sigma}.$$

Así, $g_j(0,y)$ es estrictamente decreciente para $y \geq v_+$, satisface

$$g_j(0, v_+) = C_j > 0, \qquad \lim_{y \to \infty} g_j(0,y) = -\infty,$$

y por lo tanto existe un único $y_1 > v_+$ tal que

$$g_j(0, y_1) = 0.$$

En consecuencia,

$$y_g(0) = y_1, \qquad \lim_{x \to \infty} y_g(x) = y_0.$$

Además, para cada $y \in (y_0, y_1]$, existe al menos un valor $x \geq 0$ tal que $f_d(x, y) = 0$, es decir, la nulclina $\mathcal{F}$ intersecta cada recta horizontal correspondiente a dichos valores de y.

Como $\mathcal{G}_j$ conecta continuamente los niveles y_1 y y_0, se concluye por continuidad que las nulclinas $\mathcal{F}$ y $\mathcal{G}_j$ se intersectan al menos en un punto del cuadrante positivo. En consecuencia, el sistema posee al menos un equilibrio positivo.

Ahora, dado que

$$y > \frac{C_j}{\omega + \delta_w} \qquad \text{sobre } \mathcal{G}_j,$$

todo equilibrio positivo (x_j, y_j) satisface

$$x_j + y_j \geq y_j > \frac{C_j}{\omega + \delta_w}.$$

Por lo tanto,

$$x_j + y_j \to \infty \qquad \text{cuando } C_j \to \infty.$$

Así, dado $v_j > 0$, existe $C_j^0 > 0$ tal que para todo $C_j > C_j^0$, cualquier equilibrio positivo del sistema pertenece a la región

$$x + y \geq v_j.$$

Finalmente, para $x + y \gg 1$, la nulclina $\mathcal{F}$ es asintóticamente equivalente a la recta

$$y = \frac{\delta_n}{\omega} x,$$

y por lo tanto puede parametrizarse mediante una función $y_f(x)$ con

$$y_f'(x) > 0.$$

Como $y_g'(x) < 0 < y_f'(x)$, las nulclinas poseen pendientes de signo opuesto en dicha región, y en consecuencia pueden intersectarse en a lo más un punto. Por lo tanto, existe $C_{\text{mín}} > 0$ tal que para todo $C_j > C_{\text{mín}}$ el sistema posee un único equilibrio positivo P_j.

Para la estabilidad, basta notar que bajo las condiciones descritas y la parametrización de las nulclinas por las funciones y_f, y_g se obtiene directamente que

$$\frac{\partial f_d}{\partial x}, \ \frac{\partial g_d}{\partial y}, \ \frac{\partial g_d}{\partial x} < 0, \ \frac{\partial f_d}{\partial y} > 0,$$

y dado que $y_g'(x_j) < 0 < y_f'(x_j)$, se concluye que la traza de la linealización en torno a P_j es negativa y su determinante positivo, por lo tanto P_j es localmente asintóticamente estable.

Por otro lado, para el máximo $C_{\text{máx}}$ vale el mismo argumento presentado en la demostración de la Proposición 5.1.1.

En efecto, basta notar que $g_d = 0$ sobre $\omega y - \delta_n x = 0$ si y solo si

$$h_1(x) = \rho_w \nu \exp\left(-\sigma\left(1 + \frac{\delta_n}{\omega}\right)x\right) - \omega - \delta_w = -\frac{\omega C_j}{\delta_n x} = h_2(x).$$

y al igual que para el control $\mathcal{C}_1$, los puntos de h_2, en particular el que marca el equilibrio del sistema P_j, depende inversamente del parámetro de despliegue, y por tanto se marca la existencia de $C_{\text{máx}}$ sobre el cual

$$P_j \in W^s(P_+)$$

marcando el valor límite para el cual el control es exitoso en tiempo finito si se mantuviese la tasa constante C_j para todo tiempo.

Note que si esto se satisface para todo j, entonces existirá $N \in \mathbb{N}$ tal que $14 \cdot N$ es un tiempo suficiente para que la solución entre a la cuenca de atracción de P_- del sistema sin control.

Las condiciones para la extensión global de la cuenca de atracción de P_j vienen de la demostración de la Proposición 4.4.1 sujeta a $\gamma = 0$, pues allí se construyó un conjunto atrayente no acotado con divergencia negativa, el cual contenía a $\{(x, y) \mid x + y > v_+\}$ para el sistema con despliegue $\mathcal{C}(x, y) = \dfrac{\gamma x}{1 + y}$ (4.1.1). Dado que los equilibrios del sistema con despliegue a tasa constante C_j tambien están contenidos en el mismo conjunto, basta considerar en este caso

$$\begin{aligned} S(u, v) &= v(f_d((v - u)/2, (v + u)/2) + g_d((v - u)/2, (v + u)/2)), \\ C(u, v) &= v^2\left(\frac{\partial f_d}{\partial x} + \frac{\partial g_d}{\partial y}\right). \end{aligned}$$

□

La Proposición 5.1.2 muestra que el control por tramos constituye una aproximación operacionalmente viable del control $\mathcal{C}_1$, preservando su capacidad para guiar la dinámica hacia la cuenca de atracción de un equilibrio de coexistencia.

Por último, se presenta la versión mas sencilla de control en lazo cerrado.

5.1.3. Control a tasa constante

Definición 5.1.4 (Control a tasa constante $\mathcal{C}_3$)**.** *Sea $(x_{\mathcal{C}_3}(t), y_{\mathcal{C}_3}(t))$ la solución del PVI correspondiente (5.1.1) y las cantidades $R^T_{\mathcal{C}_3}, T_{\mathcal{C}_3}$ y $R_{\mathcal{C}_3}$ definidas en (5.1.2), (5.1.3) y (5.1.4) con*

$$\mathcal{C} \equiv \mathcal{C}_3(t) = C_3 \mathbf{1}_{(t_0, T)}(t). \tag{5.1.8}$$

Note que al considerar $n = 1$ en la Proposición 5.1.2 se tiene la existencia de umbrales $C_{\text{mín}}, C_{\text{máx}} > 0$ que aseguran el éxito del control en tiempo finito para $C \in (C_{\text{mín}}, C_{\text{máx}})$.

Debido a la forma constante del control, dado $C_3 \in (C_{min}, C_{max})$ el esfuerzo mínimo asociado se reduce a

$$R_{\mathcal{C}_3} = T_{\mathcal{C}_3} C_3.$$

Esta estrategia presenta como principal ventaja su simplicidad operativa: no requiere mediciones del estado del sistema ni ajustes dinámicos, siendo robusta frente a errores de monitoreo. Sin embargo, al no incorporar realimentación, $\mathcal{C}_3$ no se adapta a variaciones de la dinámica y en principio puede generar sobredespliegues.

5.2. Análisis numérico

En esta sección se realiza un análisis numérico comparativo del esfuerzo mínimo requerido por cada una de las estrategias de control presentadas previamente, incluyendo el control impulsivo, denotada por $\mathcal{C}_0$, y su correspondiente esfuerzo R_0. En particular, se estudia la dependencia de dicho esfuerzo respecto de los parámetros ω, η y ν, considerando además las distintas cepas de interés: *wAlbB*, *wMel* y *wMelPop*.

Para cada cepa, el análisis se realiza exclusivamente sobre la región $\mathcal{R}_2$. En consecuencia, al estudiar la dependencia respecto de un parámetro particular, éste se hace variar únicamente dentro del intervalo para el cual el conjunto de parámetros permanece en $\mathcal{R}_2$, manteniendo fijos los restantes parámetros de la cepa considerada. Más precisamente, los rangos de estudio corresponden a

$$\omega \in [0, \omega_*), \qquad \eta \in (\eta_*, 1], \qquad \nu \in (\nu_*, 1],$$

donde ω_*, η_* y ν_* representan los valores críticos asociados al borde de la región $\mathcal{R}_2$, cuyos valores correspondientes a cada cepa se presentan en la Tabla 5.1.

Cepa	ω_*	η_*	ν_*
wAlbB	5.22×10^{-3}	0.5	0.871
wMel	6.31×10^{-3}	0.36	0.826
wMelPop	1.15×10^{-3}	0.891	0.972

Cuadro 5.1: Valores críticos ω_*, η_* y ν_* para cada cepa dentro de la región $\mathcal{R}_2$.

5.2.1. Cepa wAlBb

La cepa *wAlbB* es una de las más utilizadas en programas de reemplazo poblacional debido a su combinación favorable entre costo de establecimiento y capacidad de bloqueo viral. Si bien su aptitud biológica relativa es inferior a la de *wMel* ($r_w = 0.8$ según Tabla 3.1), estudios experimentales y de campo han mostrado que la cepa *wAlbB* mantiene una elevada capacidad de bloqueo viral tanto en condiciones de laboratorio como tras su establecimiento en poblaciones naturales de *Aedes aegypti* [1, 17, 28]. Este balance entre aptitud biológica y eficacia de bloqueo ha motivado su uso en múltiples intervenciones de campo. A continuación se estudia el esfuerzo mínimo requerido para establecer esta cepa bajo las distintas estrategias de control consideradas.

En la Figura 5.1 se muestra el esfuerzo minimo de despliegue para el control $\mathcal{C}_1$ ($R_{\mathcal{C}_1}$) en función de la tasa de despliegue γ para la cepa *wAlBb* con una alta pérdida de infección por estrés térmico $\omega = 0.005$. En ella se observa que existe un valor $\gamma = \gamma_1$ para el cual el total de individuos desplegados es mínimo, con $R_1 = R_{\mathcal{C}_1} \approx 10213$. Por otro lado, al escoger $\gamma = \bar{\gamma}_m \approx 130$, se tiene un esfuerzo de $R_{\mathcal{C}_1} = 10921$, el cual supera en aproximadamente un 6.93 % al valor mínimo R_1 para este conjunto de parámetros.

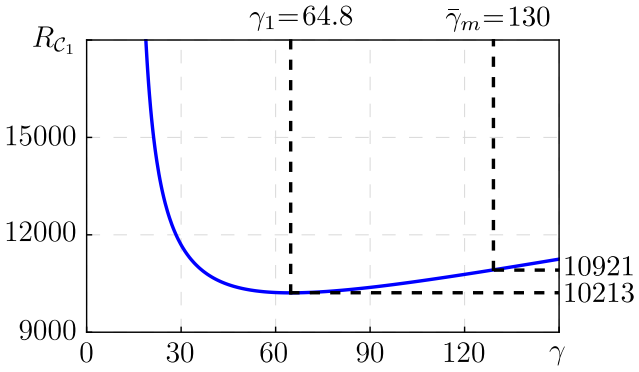


Figura 5.1: Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wAlBb* en función de γ. γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1 con $\omega = 0.005$.

Gracias a la Proposición 5.1.1, para $\gamma \in (\gamma_m, \gamma_M)$ el control es exitoso, el cual es un conjunto acotado y por lo tanto, para todo $\boldsymbol{\mu} \in \mathcal{R}_2$ existe el mínimo R_1 observado en la Figura 5.1, el cual se alcanzará en el compacto $[\gamma_m, \gamma_M]$.

En la Figura 5.2 se muestra el esfuerzo de despliegue y el tiempo mínimo requerido para alcanzar la cuenca $\mathcal{B}(P_-)$ para la cepa *wAlBb* al variar los parámetros ω y γ bajo el control en lazo cerrado $\mathcal{C}_1$, definido en (5.1.2). En el panel (a) se representan distintas elecciones de

la tasa de despliegue $\gamma = \gamma(\omega)$ en escala logarítmica. La curva óptima $\gamma_1(\omega)$ corresponde, para cada valor de ω, a la tasa que minimiza el esfuerzo total del despliegue, mientras que la curva en verde $\bar{\gamma}_m$ corresponde a la cota encontrada analíticamante para γ_m, la cual se observa que para todo ω supera el valor de aquella que minimiza el esfuerzo, ie.

$$\gamma_1(\omega) < \bar{\gamma}_m(\omega), \quad \forall \omega.$$

El panel (b) muestra el tiempo requerido (en escala logarítmica) para alcanzar el umbral de éxito asociado a cada elección de $\gamma(\omega)$, la flecha indica el sentido de crecimiento de γ para cada ω. Se observa que la tasa que minimiza el esfuerzo, $\gamma_1(\omega)$, no coincide con la que minimiza el tiempo de implementación: valores mayores de γ reducen el tiempo de control, aun cuando incrementan el esfuerzo total. A su vez, para $\gamma = \bar{\gamma}_m$, se requiere ligeramente un menor tiempo de implentación del control comparado al caso $\gamma = \gamma_1$. En los paneles (c) y (d) se representa el esfuerzo del control asociado a elecciones de $\gamma(\omega)$ tales que $\gamma \leq \gamma_1(\omega)$ y $\gamma \geq \gamma_1(\omega)$, respectivamente. En verde se muestra el esfuerzo total asociado a $\gamma = \bar{\gamma}_m$. Este valor es ligeramente superior al mínimo requerido para cada ω. Además, la diferencia respecto de $R_1(\omega)$ aumenta conforme crece la pérdida de infección por estrés térmico. Es importante notar que el esfuerzo mínimo $R_1(\omega)$ no coincide ni con la menor ni con la mayor tasa de despliegue consideradas; por el contrario, para cada ω existe un valor finito $\gamma_1(\omega)$ que minimiza esta cantidad. Así, la función $R(\gamma)$ no es monótona en γ, esto refuerza que, para reducir el esfuerzo total, es necesario analizar cuidadosamente cada caso particular y no asumir que aumentar o disminuir la tasa de despliegue mejorará el desempeño del control.

De ahora en adelante, los esfuerzos mínimos asociados a cada estrategia de control se denotarán por

$$R_i := \min R_{\mathcal{C}i}, \qquad i = 1, 2, 3.$$

En particular,

$$R_1 = \min_{\gamma} R_{\mathcal{C}1}(\gamma), \qquad R_3 = \min_{C_3} R_{\mathcal{C}_3}(C_3).$$

Para el control $\mathcal{C}_2$, el parámetro γ se fijó igual al valor que minimiza el esfuerzo asociado al control $\mathcal{C}_1$, es decir,

$$\gamma_2 = \arg\min_{\gamma} R_{\mathcal{C}_1}(\gamma) = \gamma_1.$$

En la Figura 5.3 se compara el esfuerzo mínimo asociado a las estrategias de control $\mathcal{C}_0$, $\mathcal{C}_1$, $\mathcal{C}_2$ y $\mathcal{C}_3$. En los paneles (a), (c) y (e) se muestran los valores de γ y C_3 que minimizan el esfuerzo de liberación para los controles $\mathcal{C}_1$ y $\mathcal{C}_3$ respectivamente. Por otra parte, los paneles (b), (d) y (f) presentan las curvas del número total de individuos desplegados R_i, $i = 0, 1, 2, 3$, en función de los parámetros ω, η y ν respectivamente. Como se aprecia en los paneles (b), (d)

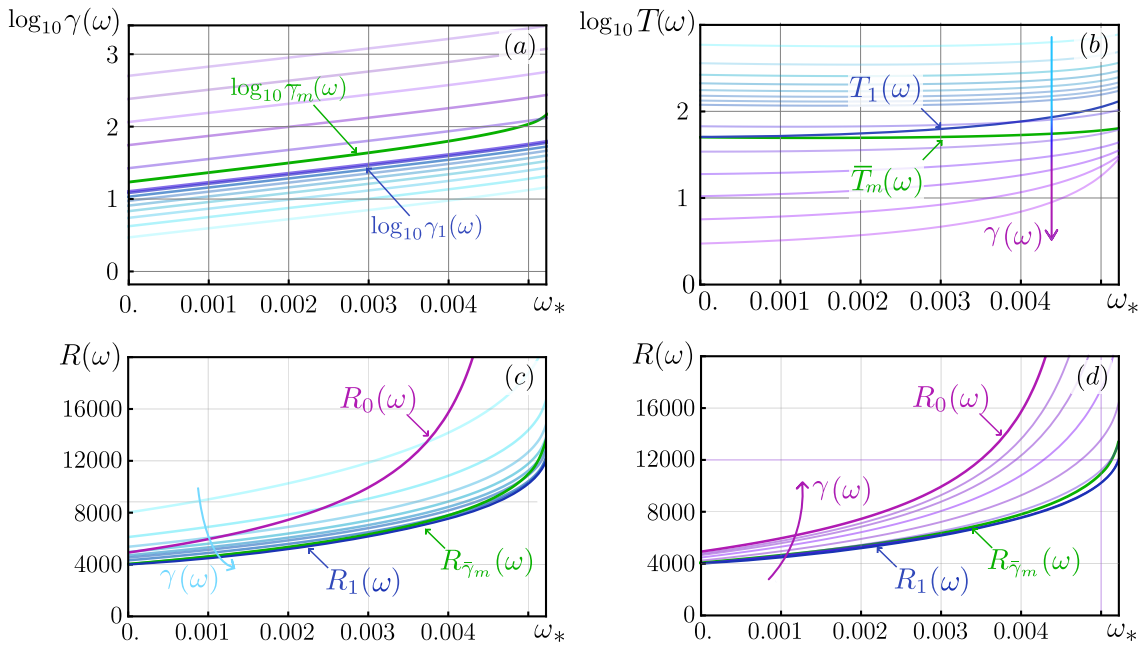


Figura 5.2: Control en lazo cerrado $\mathcal{C}_1$ para la cepa *wAlBb*. En (a) se muestran distintas curvas $\gamma(\omega)$ y en (b) el tiempo asociado a cada una. En (c) y (d) se representa el esfuerzo total $R_{\mathcal{C}_1}$ para $\gamma \leq \gamma_1(\omega)$ y $\gamma \geq \gamma_1(\omega)$, en cada caso el sentido de la flecha indica la dirección creciente de γ para cada ω. $R_0(\omega)$ corresponde al total desplegado por el control impulsivo $\mathcal{C}_0$ para cada ω fijo. Aquí $\omega_* = 5.18 \times 10^{-3}$ es el extremo de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$, el resto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1.

y (f), al escoger un valor adecuado de C_3, los mínimos obtenidos con $\mathcal{C}_3$ son similares a los de $\mathcal{C}_1$ para toda la gama de parámetros considerados. En contraste, la estrategia $\mathcal{C}_2$ siempre presenta un esfuerzo mayor que $\mathcal{C}_1$. Esto se debe a que $\mathcal{C}_2$ evalúa el estado del sistema únicamente cada 14 días mediante una función escalón, de modo que si el tiempo real T necesario para entrar en la cuenca $\mathcal{B}(P_-)$ satisface $T \in (14j, 14(j+1))$ para algún $j \in \mathbb{N}$, el sistema continúa liberando individuos hasta completar el siguiente múltiplo de 14 días. El exceso asociado es

$$\Delta R = (14(j+1) - T)C_j,$$

lo que explica por qué $R_{\mathcal{C}_2} \geq R_{\mathcal{C}_1}$ y por qué en ciertos puntos estas curvas coinciden.

Finalmente, la estrategia de liberación instantánea $\mathcal{C}_0$ no resulta más eficiente que los controles con realimentación para la cepa *wAlBb* en los rangos explorados. No obstante, es relevante destacar que en escenarios favorables, ω pequeño y η, ν cercanos a uno, las curvas optimizadas de esfuerzo de las distintas estrategias se vuelven muy cercanas entre sí. En este régimen favorable, las diferencias en el total de individuos desplegados se reducen considerablemente, por lo que un esquema de liberación instantánea $\mathcal{C}_0$ podría constituir una

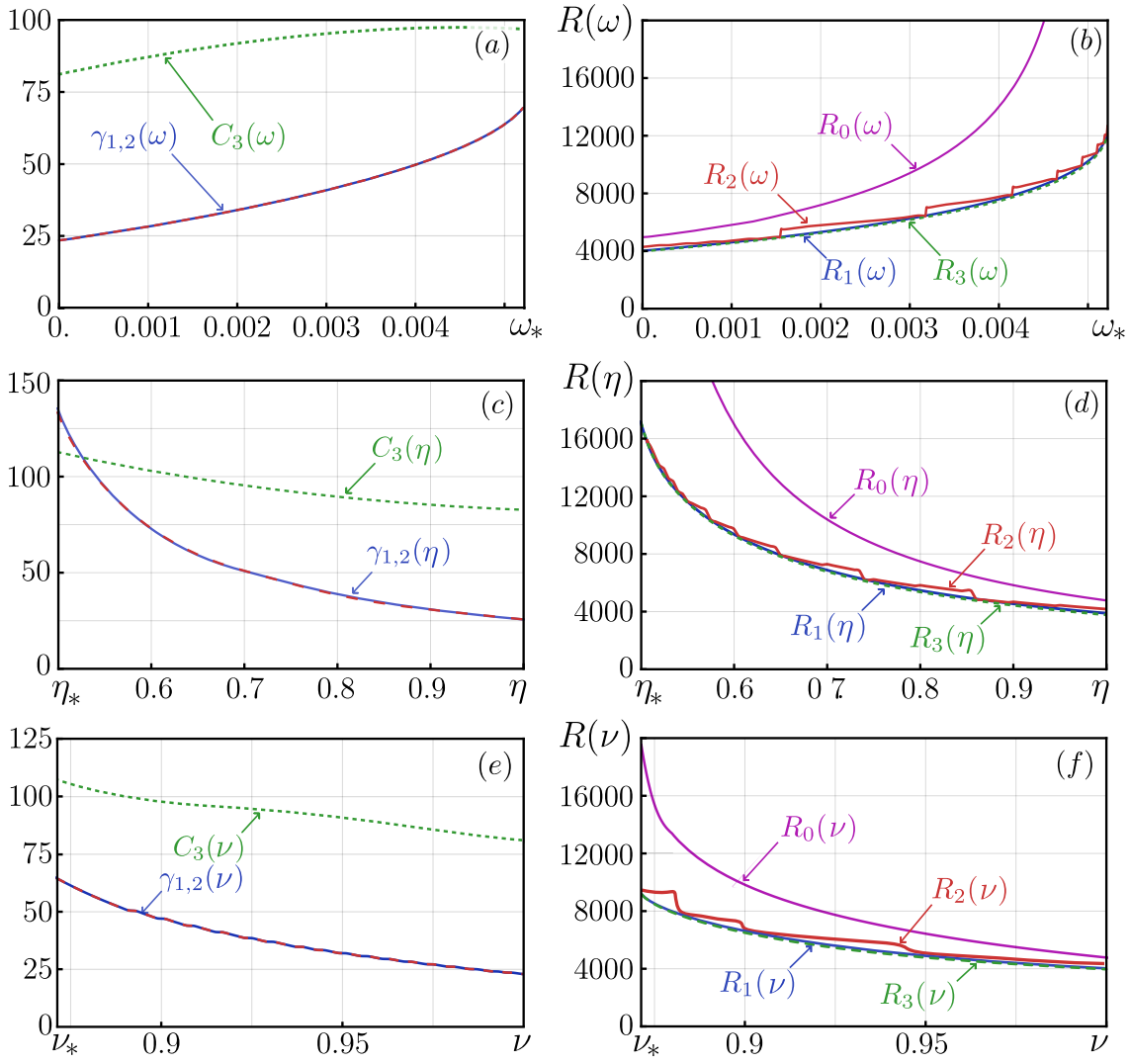


Figura 5.3: Comparación de controles $\mathcal{C}_i,\ i = 0, 1, 2, 3$, para la cepa *wAlBb*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro.

alternativa viable cuando se dispone de recursos suficientes y se prioriza una aplicación rápida del control.

5.2.2. Cepa wMel

Esta cepa se caracteriza por presentar una elevada aptitud biológica relativa, lo que favorece su establecimiento y persistencia en poblaciones naturales de mosquitos. En contraste, su capacidad de bloqueo viral suele ser menor que la observada en otras cepas como *wAlbB* o *wMelPop* [16, 36]. En el conjunto de parámetros utilizado en este trabajo, esta ventaja competitiva se refleja en el mayor valor de aptitud biológica relativa entre las cepas consideradas ($r_w = 0.9$ para los valores de parámetros en la Tabla 3.1). Así, resulta de interés analizar cómo se traducen estas características en los requerimientos de despliegue necesarios para lograr el establecimiento de la infección.

En la Figura 5.4 se muestra el esfuerzo minimo de despliegue para el control $\mathcal{C}_1$ ($R_{\mathcal{C}_1}$) en función de la tasa de despliegue γ para la cepa *wMel* con una alta pérdida de infección por estrés térmico $\omega = 0.005$. En ella se observa nuevamente la existencia de $\gamma_1 \approx 25.5$ para el cual el total de individuos desplegados es mínimo, con $R_1 = R_{\mathcal{C}_1} \approx 5017$. Para esta cepa, el esfuerzo extra de despliegue al elegir la tasa $\bar{\gamma}_m \approx 27.6$ es de solamente 3 individuos más que el mínimo encontrado numéricamente R_1, lo que corresponde a menos de 0.06 % de dicho valor. Esto indica que $\bar{\gamma}_m$ constituye una excelente aproximación de la tasa óptima γ_1 para la cepa *wMel*.

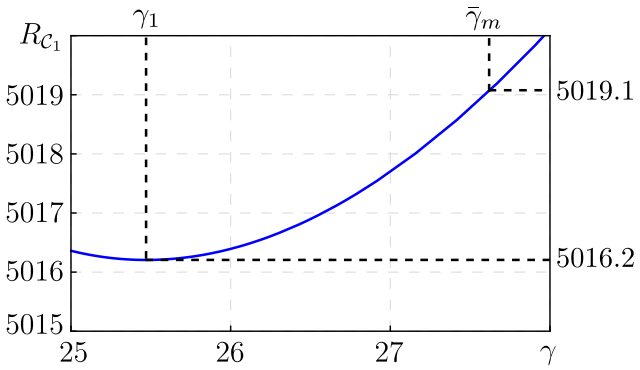


Figura 5.4: Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wMel* en función de γ. La cantidad γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1 con $\omega = 0.005$.

En la Figura 5.5 se tiene la comparativa del esfuerzo mínimo asociado a los controles $\mathcal{C}_i$, $i = 0, 1, 2, 3$ para esta cepa. En los paneles (a), (c) y (e) se muestran las constantes de despliegue

asociadas a cada control que exhiben el comportamiento mostrado en los paneles (b), (d)

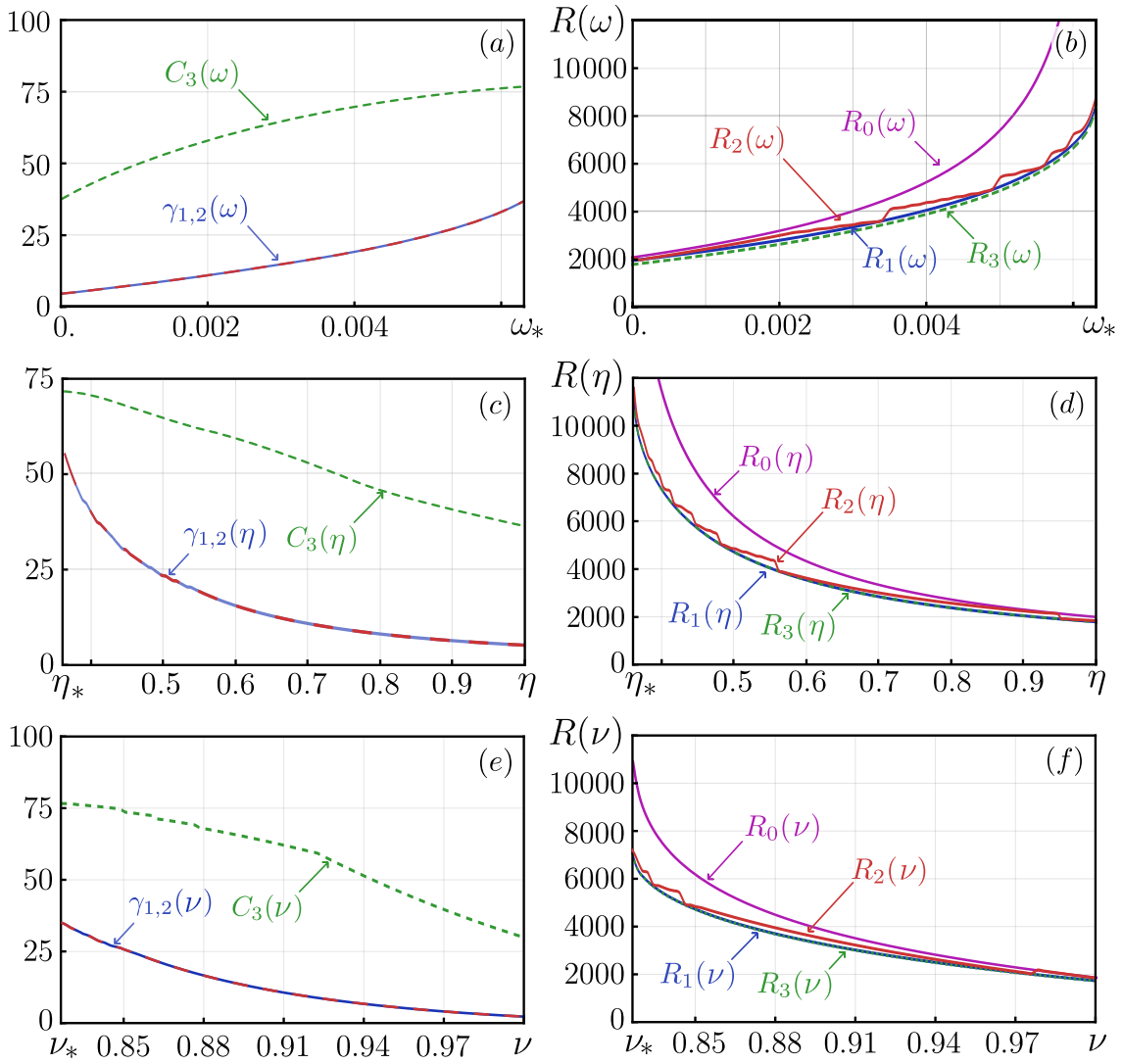


Figura 5.5: Comparación de controles $\mathcal{C}_i,\ i = 0, 1, 2, 3$, para la cepa *wMel*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro.

y (f). Cualitativamente, se exhiben las mismas diferencias entre los controles a las observadas para *wAlBb*, aunque sistemáticamente se requiere un menor esfuerzo en comparación con lo observado para la cepa *wAlBb*. Mediante estos gráficos, es claro que, bajo una elección minimal de las constantes de despliegue γ y C_3 respectivamente, cualquiera de estos controles puede lograr resultados similares.

5.2.3. Cepa wMelPop

La cepa *wMelPop* representa un caso extremo dentro de las cepas consideradas. Aunque posee una elevada capacidad para inhibir la replicación de distintos arbovirus, también induce importantes costos fisiológicos sobre su huésped [26], lo cual se ve reflejado en una aptitud biológica relativa reducida, con $r_w = 0.5$ según los valores de parámetros en la Tabla 3.1, la menor entre las cepas estudiadas. Estas características sugieren una mayor dificultad para alcanzar el establecimiento de la infección, por lo que resulta particularmente interesante cuantificar el esfuerzo de despliegue requerido por las distintas estrategias de control. Asimismo, los resultados permitirán evaluar el impacto que estos costos biológicos tienen sobre la factibilidad de implementar una cepa cuyo principal atractivo radica en su alta capacidad de bloqueo viral.

En la Figura 5.6 se muestra el esfuerzo minimo de despliegue para el control $\mathcal{C}_1$ ($R_{\mathcal{C}_1}$) en función de la tasa de despliegue γ para esta cepa, con una pérdida de infección por estrés térmico $\omega = 0.0001$ en el panel (a), y $\omega = 0.0009$ en el panel (b). Al igual que en las cepas anteriores, se observa nuevamente la existencia de γ_1. Para esta cepa, la expresión $\bar{\gamma}_m$ dista mucho de γ_1 en ambos escenarios, además, del panel (a) se desprende que se requiere de aproximadamente un 26.7 % extra de individuos para un control exitoso con $\gamma = \bar{\gamma}_m$ comparado con γ_1 cuando se tiene un bajo extrés térmico ($\omega = 0.0001$), mientras que ese porcentaje asciende a 40 % en el caso de un elevado estrés térmico ($\omega = 0.0009$) (ver panel (b)). Por lo tanto, para la cepa *wMelPop*, la cota analítica $\bar{\gamma}_m$ constituye una aproximación menos precisa de la tasa óptima γ_1 que en las cepas previamente estudiadas. Aunque garantiza el éxito del control, su utilización puede incrementar de forma significativa el esfuerzo de despliegue respecto del mínimo alcanzable.

En la Figura 5.7 se grafica el total de individuos desplegados para esta cepa en función del parámetro ω para los controles $\mathcal{C}_0$ y $\mathcal{C}_1$, este último para distintos valores del parámetro γ, en donde se aprecia la diferencia de magnitudes entre ellos. Esto nos aclara que un control instantáneo en esta cepa no es óptimo en ningún caso. Además, la curva correspondiente al control impulsivo $\mathcal{C}_0$ finaliza en un valor crítico de ω ($\omega_0 \approx 0.000296$), a partir del cual deja de existir un despliegue instantáneo exitoso. Este comportamiento se explica por el resultado obtenido en el Capítulo 3 (Teorema 3.3.1), donde se muestra la existencia de una subregión paramétrica de $\mathcal{R}_2$ en la que un único pulso de liberación resulta estructuralmente inviable. En consecuencia, para valores de ω superiores a dicho umbral no existe un valor finito de R_0 que garantice el establecimiento de la infección, razón por la cual la curva deja de representarse. Este fenómeno resulta especialmente marcado para la cepa *wMelPop*, cuya

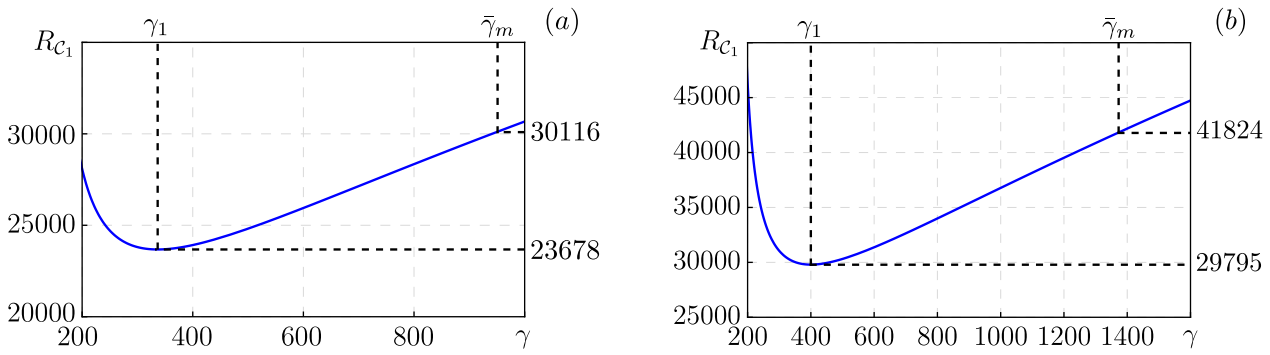


Figura 5.6: Esfuerzo de despliegue $R_{\mathcal{C}_1}$ para la cepa *wMelPop* en función de γ. La cantidad γ_1 corresponde a la tasa de despliegue que minimiza $R_{\mathcal{C}_1}$, el conjunto de parámetros se fijó según la Tabla 3.1. En (a) se fijó $\omega = 0.0001$, donde $\gamma_1 = 337$ y $\bar{\gamma}_m = 951.5$; en (b) $\omega = 0.0009$, donde $\gamma_1 = 400$ y $\bar{\gamma}_m = 1372.78$.

menor aptitud biológica relativa ($r_w = 0.5$) hace que el régimen de inviabilidad se alcance para valores menores de estrés térmico.

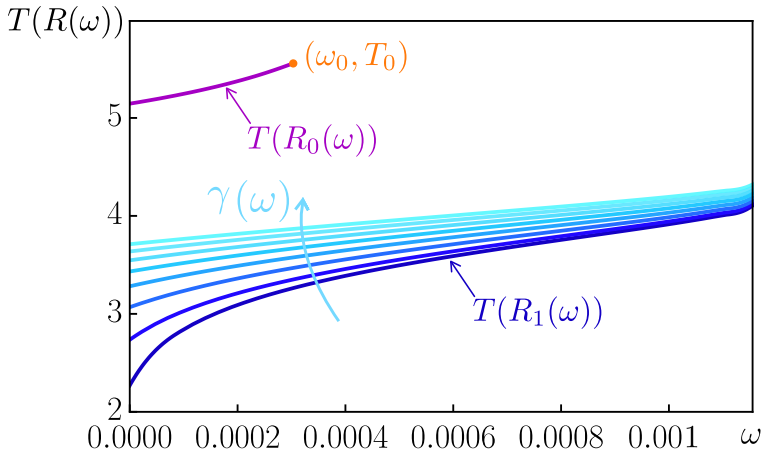


Figura 5.7: Total de individuos desplegados para la cepa *wMelPop* en función de ω bajo la escala logarítmica $T(R) = \log_{10}(R - 23000)$. R_0 corresponde al despliegue instantáneo $\mathcal{C}_0$, mientras que R_1 el control denso-dependiente óptimo. En celeste otros $R_{\mathcal{C}_1}$ para distintos $\gamma > \gamma_1$, la flecha indica el sentido de crecimiento de γ para cada ω. En $\omega = \omega_0$ se tiene $M = x_{\#}$, donde M es definido en el Teorema 3.3.1.

La Figura 5.8 muestra los resultados del análisis numérico para la cepa *wMelPop*. A diferencia de las cepas *wAlBb* y *wMel*, los mínimos de esfuerzo asociados a cada estrategia aumentan de forma considerable: los despliegues optimizados R_i alcanzan valores en el rango de $23\text{k} - 35\text{k}$ al variar ω, aproximadamente $20\text{k} - 40\text{k}$ al variar η, y alrededor de $20\text{k} - 30\text{k}$ al variar ν (ver paneles (b), (d), (f)). Dado que la cepa *wMelPop* afecta fuertemente la esperanza

de vida de sus portadores, las dinámicas bajo control requieren esfuerzos mucho mayores para alcanzar la cuenca de atracción del equilibrio de coexistencia P_-, y dicha cuenca se reduce significativamente al variar cada parámetro.

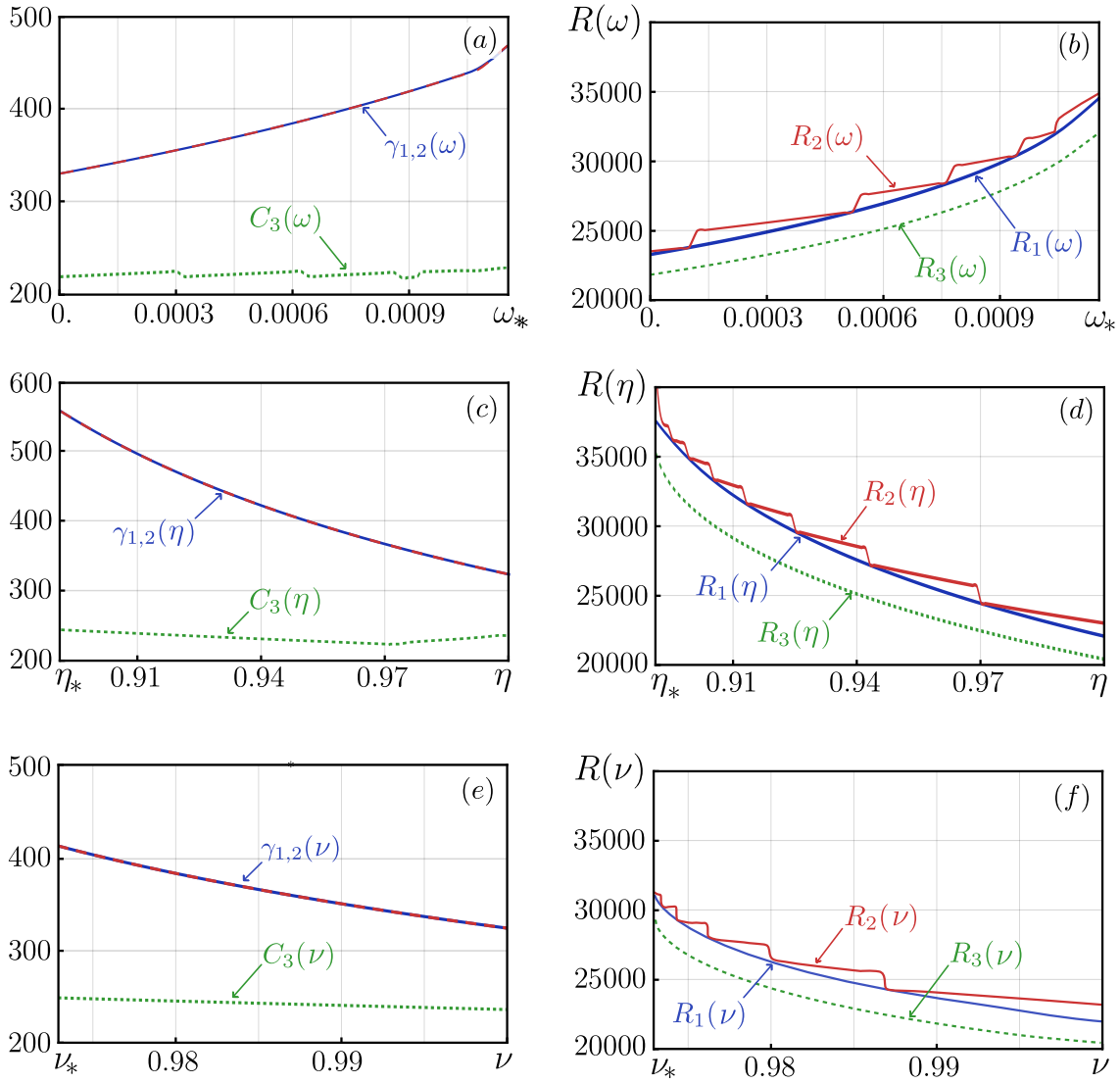


Figura 5.8: Comparación de controles $\mathcal{C}_i,\ i = 1, 2, 3$, para la cepa *wMelPop*. En $(b), (d)$ y (f) se graficaron las curvas mínimas de despliegue $R_i = R_{\mathcal{C}_i}$ en función de los parámetros ω, η, ν respectivamente. En $(a), (c)$ y (e) se graficaron los valores de γ para $\mathcal{C}_1$ y de C_3 para $\mathcal{C}_3$ con las que se obtuvieron los despliegues minimos respectivos, para $\mathcal{C}_2$ se escogió $\gamma = \gamma_1$. Las cantidades ω_*, η_* y ν_* corresponden a los extremos de definición del conjunto paramétrico $\mathcal{R}_2$ para cada parámetro.

En términos cualitativos, la relación entre los controles en lazo cerrado $\mathcal{C}_1$ y $\mathcal{C}_2$ es similar a la observada para *wAlBb*: las curvas asociadas a $\mathcal{C}_2$ presentan un esfuerzo sistemáticamente mayor que $\mathcal{C}_1$ debido al desfase temporal impuesto por la evaluación escalonada cada 14 días,

pero mantienen la misma tendencia global en cada barrido de parámetros. Sin embargo, la principal diferencia respecto del caso *wAlBb* se manifiesta al comparar los controles en lazo cerrado con el control en lazo abierto $\mathcal{C}_3$. Como se aprecia en los paneles (b), (d) y (f), la curva mínima asociada a $\mathcal{C}_3$, correspondiente a una tasa de despliegue constante C_3, resulta incluso menor que la obtenida para el control denso-dependiente $\mathcal{C}_1$ en todo el rango de parámetros analizados. En concordancia con esta inversión de comportamiento, los parámetros óptimos de despliegue también cambian de orden: mientras que para *wAlBb* se observa típicamente que C_3 toma valores mayores que γ, para *wMelPop* ocurre lo contrario, pues en todos los rangos γ supera sistemáticamente a C_3 (ver paneles (a), (c), (e)).

5.3. Discusión comparativa

Los resultados obtenidos muestran que la dificultad de establecer una infección por *Wolbachia* depende fuertemente de la aptitud biológica relativa de la cepa considerada. En particular, la cepa *wMel*, que presenta el mayor valor de r_w entre las cepas estudiadas, requiere sistemáticamente los menores esfuerzos de despliegue para todas las estrategias de control analizadas. Por el contrario, la cepa *wMelPop*, caracterizada por una aptitud biológica considerablemente menor, requiere esfuerzos varias veces superiores para alcanzar el establecimiento de la infección. La cepa *wAlbB* exhibe un comportamiento intermedio entre ambos extremos. Así, los resultados numéricos muestran una clara correspondencia entre la aptitud biológica relativa de la cepa y el esfuerzo mínimo necesario para lograr un reemplazo poblacional exitoso.

Por otra parte, la existencia de una tasa óptima de despliegue constituye una característica robusta de los controles con realimentación considerados. En el caso del control $\mathcal{C}_1$, para las cepas *wAlbB* y *wMel*, la cota analítica $\bar{\gamma}_m$ proporciona una aproximación cercana al valor óptimo γ_1, permitiendo implementar el control con un esfuerzo muy próximo al mínimo. En contraste, para la cepa *wMelPop* las diferencias entre ambos valores pueden ser significativas, por lo que la determinación numérica de γ_1 resulta especialmente relevante. Este comportamiento indica que aumentar indiscriminadamente la intensidad del control no necesariamente conduce a estrategias más eficientes, pues para cada conjunto de parámetros existe una tasa de despliegue finita que minimiza el esfuerzo total requerido.

Respecto de la comparación entre estrategias, los controles $\mathcal{C}_1$ y $\mathcal{C}_3$ presentan desempeños similares para las cepas *wAlbB* y *wMel*, alcanzando esfuerzos mínimos prácticamente equivalentes en gran parte de los rangos estudiados. Por su parte, el control $\mathcal{C}_2$ exhibe

sistemáticamente esfuerzos superiores a los de $\mathcal{C}_1$, debido al desfase temporal introducido por la evaluación periódica del estado del sistema. Sin embargo, este incremento suele ser moderado, por lo que $\mathcal{C}_2$ continúa representando una alternativa viable cuando la implementación continua del control no resulta factible. El control impulsivo $\mathcal{C}_0$ presenta un comportamiento diferente. Para las cepas *wAlbB* y *wMel*, sus requerimientos de despliegue pueden aproximarse a los de los controles con realimentación cuando las condiciones son favorables, es decir, para valores pequeños de pérdida de infección por estrés térmico y altos niveles de incompatibilidad citoplasmática y transmisión materna. En tales escenarios, las diferencias entre estrategias se reducen considerablemente y una liberación instantánea puede constituir una alternativa atractiva por su simplicidad operativa. Sin embargo, para la cepa *wMelPop* el esfuerzo asociado a $\mathcal{C}_0$ supera ampliamente al requerido por los controles con realimentación en todo el rango estudiado, por lo que esta estrategia deja de ser competitiva desde un punto de vista práctico.

Capítulo 6

Conclusiones y Proyecciones

El presente trabajo abordó el problema del establecimiento de *Wolbachia* como estrategia de control del dengue bajo escenarios en que la incompatibilidad citoplasmática (CI) y la transmisión materna (MT) se ven debilitadas por el estrés térmico. En este contexto, el objetivo principal consistió en determinar hasta qué punto distintas estrategias de despliegue permiten garantizar la persistencia de la bacteria y comprender cómo la estructura del sistema dinámico condiciona la eficacia de cada una de ellas. Los resultados obtenidos permiten confirmar la hipótesis planteada al inicio de esta investigación: existe un régimen paramétrico, caracterizado por altos niveles de estrés térmico y una reducción simultánea de la CI y la MT, en el cual un despliegue impulsivo deja de ser suficiente para establecer la bacteria, mientras que una estrategia de control con retroalimentación continúa siendo capaz de garantizar su persistencia. En consecuencia, el éxito del establecimiento de *Wolbachia* no depende únicamente del esfuerzo de liberación, sino también de la estructura cualitativa del sistema dinámico que gobierna la interacción entre ambas poblaciones.

El estudio del sistema sin control permitió establecer que la eficacia de un despliegue impulsivo depende fuertemente de la cepa utilizada y del nivel de estrés térmico presente en la población. En particular, el análisis mostró que el esfuerzo mínimo requerido para garantizar el establecimiento de *Wolbachia* aumenta significativamente conforme se debilitan la incompatibilidad citoplasmática y la transmisión materna, alcanzando incrementos de varios órdenes de magnitud para cepas con menor aptitud relativa, como *wMelPop*. Desde una perspectiva dinámica, esta pérdida de eficacia se explicó mediante la modificación de la geometría de las nulclinas del sistema, la cual altera la posición de los equilibrios y sus cuencas de atracción, restringiendo progresivamente el conjunto de condiciones iniciales desde las cuales un despliegue impulsivo logra conducir el sistema hacia el establecimiento de la

bacteria.

El principal aporte matemático de esta investigación surgió del análisis del sistema dinámico (4.1.1) asociado a una estrategia de control densodependiente, donde se establecieron condiciones suficientes sobre su parámetro de control que garantizan el establecimiento de *Wolbachia*. En particular, se demostró que, para toda disposición de parámetros del sistema base (3.1.1) que satisface las condiciones biológicas (3.1.4), existe un rango del parámetro de despliegue para el cual el sistema controlado (4.1.1) posee un único equilibrio de coexistencia asintóticamente estable y toda condición inicial biológicamente admisible converge hacia un estado con alta prevalencia de *Wolbachia*. Este resultado muestra que, incluso en escenarios donde un despliegue impulsivo resulta insuficiente, la incorporación de retroalimentación permite modificar la dinámica global del sistema y garantizar el éxito del proceso de establecimiento de la bacteria. Asimismo, se obtuvo una expresión analítica para el parámetro de control que garantiza el éxito de la intervención y se verificó numéricamente que, para las cepas con alta aptitud relativa (*wMel* y *wAlbB*), dicha expresión conduce a esfuerzos de despliegue muy cercanos al mínimo alcanzable.

Desde la perspectiva del control en tiempo finito, se estudiaron tres estrategias de despliegue: el control densodependiente continuo $\mathcal{C}_1$, una aproximación práctica basada en mediciones puntuales del estado del sistema $\mathcal{C}_2$ y un control en lazo abierto mediante una tasa constante de despliegue $\mathcal{C}_3$. Para cada una de estas estrategias se garantizó la existencia de condiciones teóricas sobre sus parámetros de control que garantizan la convergencia hacia un equilibrio de coexistencia con alta prevalencia de *Wolbachia*. En particular, los experimentos numéricos mostraron que la estrategia $\mathcal{C}_2$ alcanza esfuerzos de despliegue muy cercanos a los obtenidos mediante el control continuo $\mathcal{C}_1$, llegando incluso a coincidir para determinadas configuraciones paramétricas. De manera similar, el control a tasa constante $\mathcal{C}_3$ también puede alcanzar esfuerzos mínimos próximos a los del control continuo, siempre que su parámetro de despliegue sea seleccionado adecuadamente. Estos resultados muestran que es posible aproximar, e incluso superar, el desempeño del control continuo mediante estrategias considerablemente más simples desde el punto de vista operacional.

El análisis numérico desarrollado desempeñó un papel fundamental tanto en la validación de los resultados analíticos como en el estudio de aspectos que permanecen fuera del alcance del tratamiento teórico. En particular, permitió aproximar el umbral crítico γ_m, evaluar la precisión de sus cotas analíticas, comparar los esfuerzos mínimos asociados a las distintas estrategias de control y cuantificar la influencia conjunta de la incompatibilidad citoplasmática, la transmisión materna y el estrés térmico sobre el establecimiento de *Wolbachia*. En conjunto, los resultados obtenidos muestran que el diseño de mecanismos de

control efectivos debe entenderse como un problema de modificación de la dinámica global del sistema y no únicamente como un problema de incremento del esfuerzo de despliegue.

A pesar de la solidez de los resultados obtenidos, este trabajo presenta algunas limitaciones que delimitan su alcance. Desde el punto de vista matemático, aún resta obtener una expresión analítica explícita para el umbral crítico γ_m asociado al control denso-dependiente $\mathcal{C}_1$ y demostrar rigurosamente la bifurcación de tipo silla–nodo que explica la transición entre los distintos regímenes dinámicos del sistema controlado. Asimismo, la estabilidad asintótica global del equilibrio de coexistencia se estableció mediante condiciones suficientes que garantizan la ausencia de órbitas periódicas, sin que se disponga todavía de condiciones necesarias que permitan caracterizar completamente esta propiedad. Por otra parte, el modelo considera parámetros biológicos constantes y supone una estructura poblacional simplificada, sin distinguir estados de desarrollo ni variaciones estacionales, hipótesis que facilitan el análisis matemático, pero limitan la representación de la dinámica observada en poblaciones naturales.

Estas limitaciones abren diversas líneas de investigación futura. En primer lugar, resulta de especial interés obtener una expresión analítica para el umbral crítico γ_m y una caracterización rigurosa de las bifurcaciones asociadas a la dinámica del sistema controlado. En segundo lugar, una extensión natural consiste en incorporar variaciones temporales en los parámetros biológicos, considerando el factor de pérdida de infección por estrés térmico como una función periódica o cuasiperiódica del tiempo, con el propósito de estudiar cómo la estacionalidad modifica las condiciones de éxito y el esfuerzo mínimo requerido por cada estrategia de control. Este tipo de modelos no autónomos abre naturalmente la posibilidad de estudiar la existencia de soluciones periódicas, sus bifurcaciones y la aplicación de teoría del promedio para describir la dinámica del sistema. Finalmente, otra dirección prometedora consiste en incorporar incertidumbre paramétrica mediante modelos estocásticos, lo que permitiría analizar la robustez de las estrategias propuestas frente a la variabilidad inherente de los sistemas biológicos y estudiar el efecto del ruido ambiental sobre la dinámica del establecimiento de *Wolbachia*.

Bibliografía

[1] N. A. Ahmad, M.-V. Mancini, T. H. Ant, et al., *Wolbachia strain* wAlbB *maintains high density and dengue inhibition following introduction into a field population of* Aedes aegypti, Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, **376**(1818), 20190809, (2021).

[2] L. Almeida, Y. Privat, M. Strugarek, and N. Vauchelet, *Optimal releases for population replacement strategies: application to* Wolbachia, SIAM Journal on Mathematical Analysis, **51**(4), 3170–3194, (2019).

[3] L. Almeida, M. Duprez, Y. Privat, and N. Vauchelet, *Optimal control strategies for the sterile mosquitoes technique*, Journal of Differential Equations, **311**, 229–266, (2022).

[4] J. Alves, C. E. Schaerer, and C. P. Ferreira, *Impulsive Release Strategies for* Wolbachia*-Infected Mosquitoes under Temperature-Induced Infection Loss*, arXiv preprint arXiv:2602.07231, (2026).

[5] D. Arrowsmith y C. Place, *An Introduction to Dynamical Systems*, Cambridge University Press, 1990.

[6] J. F. Beckmann, J. A. Ronau y M. Hochstrasser, *A toxin–antitoxin system informs the molecular basis of* Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility*, Nature Microbiology, **1**(2), 17007, (2017).

[7] S. Bhatt, P. W. Gething, O. J. Brady, J. P. Messina, et al., *The global distribution and burden of dengue*, Nature, **496**(7446), 504–507, (2013).

[8] P. A. Bliman, M. S. Aronna, F. C. Coelho, and M. A. Da Silva, *Ensuring successful introduction of* Wolbachia *in natural populations of* Aedes aegypti *by means of feedback control*, Journal of Mathematical Biology, **76**(5), 1269–1300, (2018).

[9] D. E. Campo-Duarte, O. Vasilieva, and D. Cardona-Salgado, *Optimal control for enhancement of* Wolbachia *frequency among* Aedes aegypti *females*, Int. J. Pure Appl. Math., **112**(2), 219–238, (2017).

[10] D. E. Campo-Duarte, O. Vasilieva, D. Cardona-Salgado, and M. Svinin, *Optimal control approach for establishing* wMelPop Wolbachia *infection among wild* Aedes aegypti *populations*, Journal of Mathematical Biology, **76**(7), 1907–1950, (2018).

[11] F. Dumortier, *Singularities of vector fields on the plane*, Journal of Differential Equations, **23**(1), 53–106, (1977).

[12] L. Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*, Classics in Applied Mathematics, SIAM, 2005.

[13] F. A. Gorter, M. Manhart y M. Ackermann, *Understanding the evolution of interspecies interactions in microbial communities*, Phil. Trans. R. Soc. B, **375**(1790), 20190256, (2020).

[14] J. Guckenheimer y P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer-Verlag, 1983.

[15] H. Guo, *Accelerating mosquito population replacement: a two-dimensional model with periodic release of* Wolbachia*-infected males*, Adv. Contin. Discret. Models, **2025**(1), 35, (2025).

[16] A. A. Hoffmann, B. L. Montgomery, J. Popovici, et al., *Successful establishment of* Wolbachia *in* Aedes aegypti *to suppress dengue transmission*, Nature, **476**(7361), 454–457, (2011).

[17] A. A. Hoffmann, N. W. Ahmad, W. M. Keong, et al., *Introduction of* Aedes aegypti *mosquitoes carrying* wAlbB Wolbachia *sharply decreases dengue incidence in disease hotspots*, iScience, **27**(2), 108942, (2024).

[18] Y. Huang, M. Tang, and J. Yu, *Wolbachia infection dynamics by logistic growth models with periodic impulsive releases of infected mosquitoes*, Journal of Mathematical Biology, **71**(1), 273–304, (2015).

[19] H. Hughes and N. F. Britton, *Modelling the use of* Wolbachia *to control dengue fever transmission*, Bulletin of Mathematical Biology, **75**(5), 796–818, (2013).

[20] F. M. Jiggins, *The spread of* Wolbachia *through mosquito populations*, PLoS Biology, **15**(6), e2002780, (2017).

[21] M. U. G. Kraemer, et al., *Past and future spread of the arbovirus vectors* Aedes aegypti *and* Aedes albopictus, Nature Microbiology, **4**(5), 854–863, (2019).

[22] Y. A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, 3ra Edición, Springer, 2023.

[23] A. Lim, F. M. Shearer, K. Sewalk, D. M. Pigott, J. Clarke, A. Ghouse, et al. The overlapping global distribution of dengue, chikungunya, Zika and yellow fever. *Nature Communications*, 16(1):3418, 2025. doi:10.1038/s41467-025-58609-5.

[24] L. Lopes, C. P. Ferreira and S. M. Oliva, *Exploring the impact of temperature on the efficacy of replacing a wild* Aedes aegypti *population by a* Wolbachia*-carrying one*, Applied Mathematical Modelling, **123**, 392–405, (2023).

[25] J. P. Messina, O. J. Brady, N. Golding, et al., *The current and future global distribution and population at risk of dengue*, Nature Microbiology, **4**(9), 1508–1515, (2019).

[26] L. A. Moreira, I. Iturbe-Ormaetxe, J. A. Jeffery, et al., *A* Wolbachia *symbiont in* Aedes aegypti *limits infection with dengue, chikungunya, and plasmodium*, Cell, **139**(7), 1268–1278, (2009).

[27] J. D. Murray, *Mathematical Biology: I. An Introduction*, Springer, 2002.

[28] W. A. Nazni, A. A. Hoffmann, A. NoorAfizah, et al., *Establishment of* Wolbachia *Strain* wAlbB *in Malaysian Populations of* Aedes aegypti *for Dengue Control*, Current Biology, **29**(24), 4241–4248.e5, (2019).

[29] S. T. Ogunlade, A. I. Adekunle, M. T. Meehan, et al., *Modeling the potential of* wAu-Wolbachia *strain invasion in mosquitoes to control* Aedes*-borne arboviral infections*, Scientific Reports, **10**(1), 16812, (2020).

[30] J. L. Orozco-Gonzales, A. dos Santos Benedito, D. Cardona-Salgado, et al., *Comparing the long-term persistence of different* Wolbachia *strains after the release of bacteria-carrying mosquitoes*, Mathematical Biosciences, **372**, 109190, (2024).

[31] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer, 2001.

[32] J. L. Rasgon, T. W. Scott, *Impact of population age structure on* Wolbachia *transgene driver efficacy: Ecologically complex factors and release of genetically modified mosquitoes*, Insect Biochemistry and Molecular Biology, **34**(7), 707–713, (2004).

[33] P. A. Ross, I. Wiwatanaratanabutr, J. K. Axford, et al., *Wolbachia Infections in* Aedes aegypti *Differ Markedly in Their Response to Cyclical Heat Stress*, PLoS Pathogens, **13**(1), e1006006, (2017).

[34] A. L. Shilnikov, L. P. Shilnikov, D. Turaev y L. O. Chua, *Methods of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics (Part I)*, World Scientific, 1998.

[35] M. Turelli, *Cytoplasmic incompatibility in populations with overlapping generations*, Evolution, **64**(1), 232–241, (2010).

[36] T. Walker, et al., *The* wMel Wolbachia *strain blocks dengue transmission and propagates in* Aedes aegypti, Nature, **476**(7361), 450–453, (2011).

[37] S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, Springer, 2003.

[38] L. Xue, C. A. Manore, P. Thongsripong, and J. M. Hyman, *Modeling the transmission of* Wolbachia *in mosquitoes for controlling mosquito-borne diseases*, SIAM J. Appl. Math., **78**(2), 1269–1288, (2018).

[39] B. Zheng, W. Guo, L. Hu, M. Huang, and J. Yu, *Complex* Wolbachia *infection dynamics in mosquitoes with imperfect maternal transmission*, Math. Biosci. Eng., **15**(2), 523–541, (2018).

[40] R. Zug and P. Hammerstein, *Still a host of hosts for* Wolbachia*: Analysis of recent data suggests that 40 % of terrestrial arthropod species are infected*, PLoS ONE, **7**(6), e38544, (2012).