BIFURCACIONES DE CODIMENSIÓN DOS EN UN MODELO ENZIMÁTICO

L. Pizarro, E. Freire, A.J. Rodríguez–Luis y F. Fernández

Departamento de Matemática Aplicada II, Universidad de Sevilla,
E.S.Ingenieros, Reina Mercedes s/n, 41012 Sevilla.

Abstract

A planar five–parameter system that models an enzymatic reaction is studied. By means of numerical and analytical tools, different bifurcation phenomena up to codimension two (of equilibria, periodic orbits and homoclinic connections) are pointed out.

1 Introducción

Distintos procesos químicos aparecen modelados por ecuaciones de reacción–difusión. En este trabajo nos centramos en un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que surge a partir de uno en derivadas parciales propuesto para el estudio de reacciones enzimáticas ([2]).

Aunque el sistema planteado ha sido estudiado previamente por diversos autores ([3], [5] y [6]), éstos solamente habían puesto de manifiesto la existencia de bifurcaciones de Hopf con alguna degeneración. Con nuestro trabajo analítico y numérico conseguimos poner de manifiesto que la conducta de bifurcaciones de dicho sistema (bidimensional y con cinco parámetros) es mucho más rica.

En concreto, como bifurcaciones de codimensión uno aparecen bifurcaciones de Hopf y de sillas–nodo (tanto de equilibrios como de órbitas periódicas). Además, las órbitas periódicas dan lugar a la aparición de conexiones homoclinas (tanto cóncavas como convexas). Todas estas curvas de bifurcación surgen de puntos de codimensión dos. En concreto, para los equilibrios aparecen bifurcaciones de Takens–Bogdanov, cúspides de sillas–nodo de equilibrios y Hopf degenerada (corrrespondiente a la anulación del término cúbico de su forma normal). Las sillas–nodo de órbitas periódicas colapsan también en cúspides y las conexiones homoclinas se degeneran de distintas maneras (homoclinas con traza cero, homoclinas dobles, homoclinas tipo silla–nodo).

La conducta de bifurcaciones es aún más compleja, puesto que a su vez todas estas bifurcaciones surgen de puntos con degeneraciones de más alto orden. El análisis de estos puntos ha sido terminado recientemente ([7]).

2 Origen del Sistema

Las reacciones bioquímicas ocurren continuamente en todos los organismos vivos. En la mayoría de estas reacciones intervienen ciertas proteínas llamadas *enzimas*, las cuales actúan como catalizadores extraordinariamente eficientes. Las enzimas actúan selectivamente sobre determinados compuestos llamados *sustratos*, y son importantes en la regulación de los procesos biológicos, por ejemplo activando o inhibiendo una reacción.

Consideremos, siguiendo a Murray en [2], el mecanismo propuesto para explicar determinados fenómenos relativos a la *melanogénesis* (síntesis de *melanina* en la piel y el pelo de los mamíferos; la melanina es un pigmento que proviene de la oxidación de la *dihidrofenilalanina*, que a su vez se obtiene de la oxidación de la *tirosina* por la acción de la enzima *tirosinasa*). Sean dos sustancias, un sustrato (la tirosina) y un cosustrato (un activador que gobierna la iniciación de la melanogénesis), cuyas concentraciones respectivas denotamos por S y A, cantidades que son funciones tanto del tiempo como de las variables espaciales. Se supone que estas sustancias están contenidas en un depósito con concentraciones constantes, S_0 y A_0, respectivamente. Desde este depósito se difunden a través de una membrana inactiva de grosor L_1 hacia una membrana activa de grosor L_2, donde se encuentra inmovilizada la enzima tirosinasa, que permite a S y a A reaccionar con la siguiente velocidad:

$$R = \frac{V_m A S}{K_m + S + S^2/K_S} \tag{1}$$

donde V_m, K_m y K_S son parámetros característicos de la enzima y se suponen constantes y positivos. Es evidente, a partir de la forma de R en (1), que S inhibe la reacción cuando su concentración es alta, mientras que A la activa.

Las ecuaciones que gobiernan este proceso enzimáticamente catalizado, vienen dadas por el siguiente sistema de ecuaciones en derivadas parciales.

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{\partial S}{\partial t} & = & \dfrac{D'_S}{L_1 L_2}(S_0 - S) - \dfrac{V_m A S}{K_m + S + S^2/K_S} + D_S \Delta S \\ \dfrac{\partial A}{\partial t} & = & \dfrac{D'_A}{L_1 L_2}(A_0 - A) - \dfrac{V_m A S}{K_m + S + S^2/K_S} + D_A \Delta A \end{array} \right. \tag{2}$$

donde D'_S y D'_A son los coeficientes de difusión para S y A, respectivamente, en la membrana inactiva, y D_S y D_A son los coeficientes de difusión para S y A, respectivamente, en la membrana activa (Δ representa el operador laplaciano). El primer sumando en cada miembro de la derecha de las ecuaciones de (2) describe el flujo de la sustancia S o A (según se trate de la primera o de la segunda ecuación, respectivamente) desde el depósito a la membrana activa; el segundo sumando mide la pérdida debida a la reacción, mientras que el tercer sumando corresponde a la difusión sobre la membrana activa.

Los sistemas que presentan una estructura análoga al dado en (2) se denominan *sistemas de reacción–difusión*.

Con el objeto de adimensionalizar tanto las variables de estado como los parámetros, realizamos el siguiente escalado

$$\begin{array}{llll} s = \dfrac{S}{K_m}, & a = \dfrac{A}{K_m}, & t^\star = \dfrac{D'_S}{L_1 L_2} t, & \Delta^\star = L_1 L_2 \dfrac{D_S}{D'_S} \Delta \\ \alpha = \dfrac{D'_A}{D'_S}, & \rho = V_m \dfrac{L_1 L_2}{D'_S}, & \kappa = \dfrac{K_m}{K_S}, & \beta = \dfrac{D_A}{D_S} \end{array}$$

que transforma el sistema (2) en

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{\partial s}{\partial t} & = & s_0 - s - \rho \dfrac{s a}{1 + s + \kappa s^2} + \Delta s \\ \dfrac{\partial a}{\partial t} & = & \alpha(a_0 - a) - \rho \dfrac{s a}{1 + s + \kappa s^2} + \beta \Delta a \end{array} \right. \tag{3}$$

(donde hemos suprimido, por conveniencia de notación, los asteriscos de t y Δ). El parámetro κ es llamado *parámetro de inhibición*.

Hacemos la observación de que el sistema dado en (3) modela diferentes reacciones bioquímicas enzimáticamente catalizadas, además de la propuesta en [2] (por ejemplo, la acción de la enzima uricasa sobre ácido úrico y oxígeno para dar lugar a alantoína y otros productos).

La reacción bioquímica que el sistema (3) modela impone que sean positivos tanto los parámetros como las variables de estado, hecho éste importante en el análisis de este sistema.

En el caso en que las concentraciones del sustrato y del cosustrato no dependan de la posición de éstos sobre la membrana activa, los términos de difusión pueden ser eliminados y, en consecuencia, (3) adquiere la forma de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, que puede ser abordado con las técnicas de estudio de las bifurcaciones de sistemas dinámicos. Así, (3) queda de la forma

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dot{s} & = & s_0 - s - \rho\, \dfrac{sa}{1+s+\kappa s^2} \\ \dot{a} & = & \alpha(a_0 - a) - \rho\, \dfrac{sa}{1+s+\kappa s^2} \end{array}\right. \tag{4}$$

con s, a, a_0, s_0, ρ, α y κ positivos.

El estudio analítico y numérico de las diferentes bifurcaciones de codimensión dos que experimenta este sistema será objeto de estudio en el resto de este trabajo.

3 Bifurcaciones de Silla–nodo y Cúspide de Equilibrios

Comencemos, pues, con el estudio de las bifurcaciones de silla–nodo y de cúspide que experimentan los equilibrios del sistema enzimático dado en (4).

En el lema que sigue, y con el objeto de simplificar el estudio analítico de las bifurcaciones que experimenta (4), demostramos que este sistema racional puede ser expresado equivalentemente en la forma de un sistema polinomial.

Lema 3.1 *El sistema dado en (4) es, para $s > 0$, $C^\infty-$equivalente al sistema*

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dot{u} & = & u^2 + F_1(v)u + F_2(v) \\ \dot{v} & = & uv \end{array}\right. \tag{5}$$

donde

$$\begin{array}{rcl} F_1(v) & = & -\kappa(\alpha+2)v^3 + (\kappa s_0 - 1 - \alpha - \rho)v^2 - \alpha v - s_0, \\ F_2(v) & = & vp(v)h(v) \\ p(v) & = & 1 + v + \kappa v^2 \\ h(v) & = & -\alpha\kappa v^3 + [\alpha(s_0\kappa - 1) - \rho]v^2 + \\ & + & [\rho(s_0 - \alpha a_0) + \alpha(s_0 - 1)]v + \alpha s_0 \end{array} \tag{6}$$

Demostración:

La reparametrización del tiempo dada por

$$t \longrightarrow (1 + s + \kappa s^2)\, t$$

(obsérvese que $1 + s + \kappa s^2 > 0$ para $s > 0$) transforma el sistema (4) en

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dot{s} & = & (s_0 - s)(1 + s + \kappa s^2) - \rho\, s\, a \\ \dot{a} & = & \alpha(a_0 - a)(1 + s + \kappa s^2) - \rho\, s\, a \end{array}\right. \tag{7}$$

El cambio de variables

$$\begin{array}{rcl} u & = & (s_0 - s)(1 + s + \kappa s^2) - \rho\, s\, a \\ v & = & s \end{array} \tag{8}$$

permite expresar (7) en la forma

$$\left\{\begin{array}{rcl}\dot{u} & = & [-p(v)+(s_0-v)p'(v)]u-\rho\,\alpha\,a_0\,v\,p(v)+\\ & + & \dfrac{1}{v}\left[-u+\alpha v p(v)+\rho v^2\right][(s_0-v)\,p(v)-u]\\ \dot{v} & = & u\end{array}\right. \tag{9}$$

donde $p(v)=1+v+\kappa v^2$.

Una nueva reparametrización del tiempo dada por

$$t \longrightarrow v\,t \quad (v>0)$$

transforma (9) en el sistema dado en el enunciado, lo que demuestra el lema. ∎

Los equilibrios del sistema (5) se encuentran, al ser $v>0$, en los puntos $(0,v_\star)$, donde $F_2(v_\star)=0$. La linealización de (5) en el equilibrio $(0,v_\star)$ viene dada por la matriz

$$A=\begin{pmatrix} F_1(v_\star) & F_2'(v_\star)\\ v_\star & 0\end{pmatrix} \tag{10}$$

(donde $'=\frac{d}{dv_\star}$).

El polinomio característico

$$\lambda^2-F_1(v_\star)\,\lambda-v_\star F_2'(v_\star)=0$$

nos proporciona los autovalores

$$\lambda=\frac{F_1(v_\star)\pm\sqrt{F_1^2(v_\star)+4v_\star F_2'(v_\star)}}{2} \tag{11}$$

Puesto que $F_2(v_\star)=v_\star p(v_\star)\,h(v_\star)$ y $p(v_\star)>0$, los equilibrios corresponden a los ceros del polinomio cúbico $h(v_\star)$. Por tanto, el sistema tendrá un equilibrio como mínimo y tres como máximo. Se verifica que $\det A=-v_\star F_2'(v_\star)$, y al ser negativo el coeficiente del término de mayor grado de $h(v_\star)$ y positivo su término independiente, se sigue que, en el caso en que $h(v_\star)=0$ tenga tres ceros, la pendiente de h en los ceros de los extremos es negativa, y positiva en el del medio, de donde, de los tres equilibrios, el del medio es una silla y los de los extremos son focos o nodos; en el caso en que $h(v_\star)=0$ tenga un único cero, la pendiente de h en este cero es positiva, de donde se sigue que el único equilibrio es de tipo silla. Las dos situaciones límite, a saber, la existencia de dos equilibrios, uno doble, y la existencia de un equilibrio triple nos proporcionan las degeneraciones que buscamos en esta sección:

- si se tiene $F_2(v_\star)=F_2'(v_\star)=0$ y $F_2''(v_\star)\neq 0$, el equilibrio $(0,v_\star)$ experimenta una bifurcación de silla–nodo. Para α y κ constantes, esta bifurcación determina en el espacio de parámetros (a_0,s_0,ρ) una superficie que puede ser parametrizada mediante las ecuaciones

$$\left\{\begin{array}{rcl} s_0 & = & \dfrac{v_\star^2\,(\rho+\alpha p'(v_\star))}{\alpha\,(v_\star p'(v_\star)-p(v_\star))}\\ a_0 & = & \dfrac{(\alpha p(v_\star)+\rho v_\star)^2}{\alpha^2\,(v_\star p'(v_\star)-p(v_\star))\,\rho}\end{array}\right.$$

- si se tiene $F_2(v_\star) = F_2'(v_\star) = F_2''(v_\star) = 0$ y $F_2'''(v_\star) \neq 0$, el equilibrio $(0, v_\star)$ experimenta una bifurcación de cúspide. Para α y κ constantes, esta bifurcación determina en el espacio de parámetros (a_0, s_0, ρ) una curva que puede ser parametrizada mediante las ecuaciones (no hacemos explícita la dependencia de $v_\star$ de los polinomios $p(v_\star), p'(v_\star)$ y $p''(v_\star)$)
$$\left\{\begin{array}{lcl} a_0 &=& \dfrac{2(v_\star p' - p)\left[2(v_\star p' - p)^2 + v_\star^2 p(p'' - p')\right]}{\alpha(v_\star^2 p'' - 2v_\star p' + 2p)p'(2v_\star p' - 2p - v_\star p)} \\ s_0 &=& v_\star + \dfrac{2v_\star(v_\star p' - p)}{v_\star^2 p'' - 2(v_\star p' - p)} \\ \rho &=& \dfrac{2\alpha p'(v_\star p' - p) - \alpha v_\star p p''}{v_\star^2 p'' - 2(v_\star p' - p)} \end{array}\right.$$

En la figura 2 representamos la curva de cúspides de equilibrios proyectada en los planos coordenados del espacio de parámetros (a_0, s_0, ρ), para los valores $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$.

4 Bifurcación de Hopf y Degeneraciones Relacionadas

Dado un equilibrio $(0, v_\star)$ del sistema (5), a partir de la matriz de la linealización dada en (10) y de sus autovalores, expresados en (11), es inmediato constatar que dicho equilibrio experimenta una bifurcación de Hopf si $F_1(v_\star) = 0$ y $F_2'(v_\star) < 0$. La condición de transversalidad viene dada por
$$\mathrm{Re}\left(\frac{\partial\lambda}{\partial v_\star}\right) = \frac{1}{2}F_1'(v_\star) \neq 0 \tag{12}$$
donde hemos tomado $v_\star$ como parámetro de bifurcación.

De la condición
$$F_1(v_\star) = v_\star(s_0 - v_\star)p'(v_\star) - (\alpha v_\star + s_0)p(v_\star) - \rho v_\star^2 = 0$$
obtenemos
$$s_0 = v_\star + \frac{v_\star}{\kappa v_\star^2 - 1}\left[\rho v_\star + (\alpha + 1)p(v_\star)\right]$$
que nos permite expresar, para cada valor de ρ, α y κ, la curva de Hopf en el plano $(v_\star, s_0)$. Es fácil comprobar que la curva tiene una asíntota vertical en $v_\star = \frac{1}{\sqrt{\kappa}}$ y una asíntota oblicua en la recta $s_0 = (\alpha + 2)v_\star + \frac{\rho+\alpha+1}{\kappa}$. Para los valores de $v_\star$ en el intervalo $\left(0, \frac{1}{\sqrt{\kappa}}\right)$, el valor de s_0 es negativo, situación no permitida, por lo que el rango de $v_\star$ será el intervalo $\left(\frac{1}{\sqrt{\kappa}}, +\infty\right)$. En la figura 1 representamos la curva de Hopf en el plano $(v_\star, s_0)$, para $\alpha = 0.2$, $\kappa = 0.1$ y $\rho = 1$.

De las condiciones de Hopf, $F_1(v_\star) = 0$, y de equilibrio, $F_2(v_\star) = 0$, podemos obtener una parametrización de la superficie de bifurcación de Hopf en el espacio de parámetros (a_0, s_0, ρ), para α y κ constantes. Ésta viene dada por las ecuaciones
$$\left\{\begin{array}{lcl} a_0 &=& \dfrac{(s_0 - v_\star)\left[v_\star p'(v_\star)(v_\star - s_0) + p(v_\star)s_0\right]}{\alpha\left[v_\star p'(v_\star - s_0) + p(v_\star)(\alpha v_\star + s_0)\right]} \\ \\ \rho &=& \dfrac{v_\star(s_0 - v_\star)p'(v_\star) - (\alpha v_\star + s_0)p(v_\star)}{v^2} \end{array}\right.$$
siempre que $F_2'(v_\star) < 0$.

La traslación del equilibrio $(0, v_\star)$ al origen, dada por

$$\begin{array}{rcl} u & \longrightarrow & u \\ v & \longrightarrow & v + v_\star, \end{array}$$

seguida de la reparametrización de las variables de estado, dada por

$$\begin{array}{rcl} u & \longrightarrow & \dfrac{1}{\sqrt{-F_2'(v_\star)}}\, u \\ v & \longrightarrow & \dfrac{1}{\sqrt{v_\star}}\, v, \end{array}$$

nos permite escribir el sistema (5) en la forma

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\omega_0 \\ \omega_0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(u,v) \\ g(u,v) \end{pmatrix} \tag{13}$$

donde

$$\begin{aligned} \omega_0 &= \sqrt{-v_\star F_2'(v_\star)} \\ f(u,v) &= \sqrt{-F_2'(v_\star)}u^2 + F_1\left(\sqrt{v_\star}v + v_\star\right)u + \\ &+ \frac{F_2\left(\sqrt{v_\star}v + v_\star\right) - F_2'(v_\star)\sqrt{v_\star}v}{\sqrt{-F_2'(v_\star)}} \\ g(u,v) &= \sqrt{-F_2'(v_\star)}uv \end{aligned}$$

Al sistema (13) podemos aplicarle el algoritmo desarrollado en [1] para el cálculo de la forma normal de la bifurcación de Hopf, obteniendo el siguiente coeficiente cúbico:

$$a_1 = \frac{1}{16}\frac{v_\star F_1''(v_\star)F_2'(v_\star) - v_\star F_2''(v_\star)F_1'(v_\star) + 2F_1'(v_\star)F_2'(v_\star)}{F_2'(v_\star)} \tag{14}$$

En el espacio de parámetros (a_0, s_0, ρ) (para α y κ constantes) la condición de anulación del coeficiente cúbico de la forma normal, $a_1 = 0$, junto con las condiciones de Hopf y de equilibrio, determinan dos curvas de degeneración de la bifurcación de Hopf, que hemos continuado numéricamente y que aparecen representadas en la figura 2 para los valores $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$.

5 Bifurcaciones de Takens–Bogdanov

Abordamos en esta sección el estudio para el sistema enzimático (5) de la bifurcación de Takens–Bogdanov.

Un equilibrio $(0, v_\star)$ de (5) experimenta una bifurcación de Takens–Bogdanov si la linealización del sistema en dicho equilibrio, dada en (10), posee traza y determinante nulos, es decir, si

$$F_1(v_\star) = F_2'(v_\star) = 0.$$

Con el objeto de analizar esta bifurcación, vamos a escribir primeramente el sistema (5) en la forma

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{u} & = & u\,v \\ \dot{v} & = & v^2 + F_1(u)\,v + F_2(u) \end{array} \right. \tag{15}$$

donde simplemente hemos intercambiado las variables u y v y el orden de las ecuaciones.

Sea $(u_\star, 0)$ un equilibrio de (15) que experimenta una bifurcación de Takens–Bogdanov. La reparametrización del tiempo dada por

$$t \longrightarrow \frac{t}{u_\star}$$

transforma (15) en el sistema $C^\infty-$equivalente

$$\left\{\begin{array}{lcl} \dot{u} & = & \dfrac{1}{u_\star} u\, v \\ \\ \dot{v} & = & \dfrac{1}{u_\star}\Big(v^2 + F_1(u)\, v + F_2(u)\Big) \end{array}\right. \tag{16}$$

La linealización de este sistema en $(u_\star, 0)$ viene dada por la matriz

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

de forma que podemos aplicar al sistema (16) el algoritmo desarrollado en [4] para el cálculo de los coeficientes de la forma normal de la bifurcación de Takens–Bogdanov. Obtenemos que (16) es $C^\infty-$conjugado, en un entorno del equilibrio $(u_\star, 0)$, a un sistema que, cortado a segundo orden, tiene la forma

$$\left\{\begin{array}{lcl} \dot{u} & = & v \\ \\ \dot{v} & = & \dfrac{1}{2u_\star} F_2''(u_\star)\, u^2 + \dfrac{1}{u_\star} F_1'(u_\star)\, uv \end{array}\right. \tag{17}$$

En el caso en que $F_1'(u_\star)$ y $F_2''(u_\star)$ sean ambos no nulos, tenemos una bifurcación de Takens–Bogdanov no degenerada de codimensión dos, siendo, en este caso, el sistema (16) $C^\infty-$conjugado, en un entorno del equilibrio $(u_\star, 0)$, al dado por (17).

De las condiciones $F_1(u_\star) = F_2(u_\star) = F_2'(u_\star) = 0$ (equivalentes a $F_1(u_\star) = h(u_\star) = h'(u_\star) = 0$) podemos deducir una expresión paramétrica para la curva de bifurcación de Takens–Bogdanov en el espacio (a_0, s_0, ρ). En efecto, se tiene

$$\begin{array}{rcl} 0 & = & \alpha F_1(u_\star) + \left(h(u_\star) - u_\star h'(u_\star)\right) = \\ & = & (1-\alpha)\, u_\star^2 \left(\rho - \dfrac{\alpha^2}{1-\alpha} \dfrac{p(u_\star)}{u_\star}\right) \end{array} \tag{18}$$

Análogamente, se tiene

$$\begin{array}{rcl} 0 & = & F_1(u_\star) + \left(h(u_\star) - u_\star h'(u_\star)\right) = \\ & = & (1-\alpha)\left(u_\star p'(u_\star) - p(u_\star)\right) \left[(s_0 - u_\star) - \dfrac{u_\star p(u_\star)}{\left(u_\star p'(u_\star) - p(u_\star)\right)(1-\alpha)}\right] \end{array} \tag{19}$$

Despejando a_0 de $F_2(u_\star) = 0$, y a partir de (18) y (19), se obtiene, para los valores de α en el intervalo $(0, 1)$, una expresión paramétrica de la curva de puntos de Takens–Bogdanov:

$$\left\{\begin{array}{lcl} a_0 & = & \dfrac{u_\star p(u_\star)}{\alpha^2\left(u_\star p'(u_\star) - p(u_\star)\right)(1-\alpha)} \\ \\ s_0 & = & u_\star + \dfrac{u_\star p(u_\star)}{\left(u_\star p'(u_\star) - p(u_\star)\right)(1-\alpha)} \\ \\ \rho & = & \dfrac{\alpha^2 p(u_\star)}{u_\star(1-\alpha)} \end{array}\right. \tag{20}$$

que aparece representada en la figura 2 para los valores $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$.

6 Bifurcaciones Homoclinas

Hemos localizado y continuado numéricamente cada uno de los tipos de homoclinas mencionados a continuación:

1. De codimensión uno:

   (a) Homoclinas izquierdas no degeneradas (HI);

   (b) Homoclinas derechas no degeneradas (HD);

   (c) Homoclinas cóncavas inferiores no degeneradas (HCI);

   (d) Homoclinas cóncavas superiores no degeneradas (HCS).

2. De codimensión dos:

   (a) Homoclinas izquierdas con traza cero (HID);

   (b) Homoclinas cóncavas inferiores con traza cero ($HCID$);

   (c) Homoclinas silla–nodo derechas ($HSN - D$);

   (d) Homoclinas silla–nodo izquierdas ($HSN - I$);

   (e) Homoclinas silla–nodo cóncavas inferiores derechas ($HSN - CID$);

   (f) Homoclinas silla–nodo cóncavas inferiores izquierdas ($HSN - CII$);

   (g) Homoclinas silla–nodo cóncavas superiores izquierdas ($HSN - CSI$);

   (h) Homoclinas dobles (HH).

En la figura 3 mostramos la proyección sobre el plano de parámetros (a_0, s_0) de las diferentes curvas de conexiones homoclinas de codimensión dos obtenidas numéricamente para los valores $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$. Para un estudio detallado, ver [7].

Agradecimientos

Los autores desean dar las gracias a la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía por su financiación parcial de este trabajo.

Bibliografía

[1] Freire, E.; Gamero, E.; Ponce, E., *An Algorithm for Symbolic Computation of Hopf Bifurcation*, Computers and Mathematics, E. Kaltofen & S. M. Watt (eds.) Springer–Verlag, pp. 109–118 (1989).

[2] Murray, J.D., *A Pre–pattern Formation Mechanism for Animal Coat Markings*, J. Theor. Biol., **88**, pp. 161–199 (1981).

[3] Doedel, E.J.; Keller, H.B..; Kernévez, J.P., *Numerical Analysis and Control of Bifurcation Problems, Part I: Bifurcation in Finite Dimensions*, Int. J. Bifurcation and Chaos, **1**, 3, pp. 493–520 (1991).

[4] Gamero, E., *Computación Simbólica y Bifurcaciones de Sistemas Dinámicos*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla (1990).

[5] Hassard, B.; Jiang, K., *Unfolding a Point of Degenerate Hopf Bifurcation in an Enzyme–Catalyzed Reaction Model*, SIAM J. Math. Anal., vol. 23, **5**, pp. 1291–1304 (1992).

[6] Hassard, B.; Jiang, K., *Degenerate Hopf Bifurcation and Isolas of Periodic Solutions in an Enzyme–Catalyzed Reaction Model*, Journal of Mathematical Analysis and Applications, **177**, pp. 170–189 (1993).

[7] Pizarro, L., *Bifurcaciones Múltiples en Sistemas Dinámicos Planos*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla (1995).

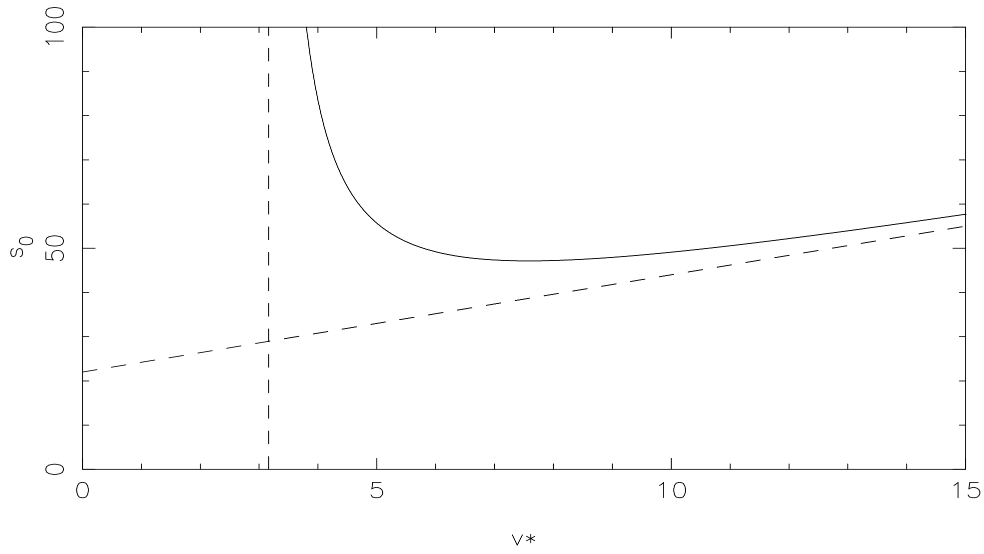

Figura 1 Curva de bifurcación de Hopf (en trazo continuo) y sus asíntotas (en trazo discontinuo) obtenidas para $\alpha = 0.2$, $\kappa = 0.1$ y $\rho = 1$.

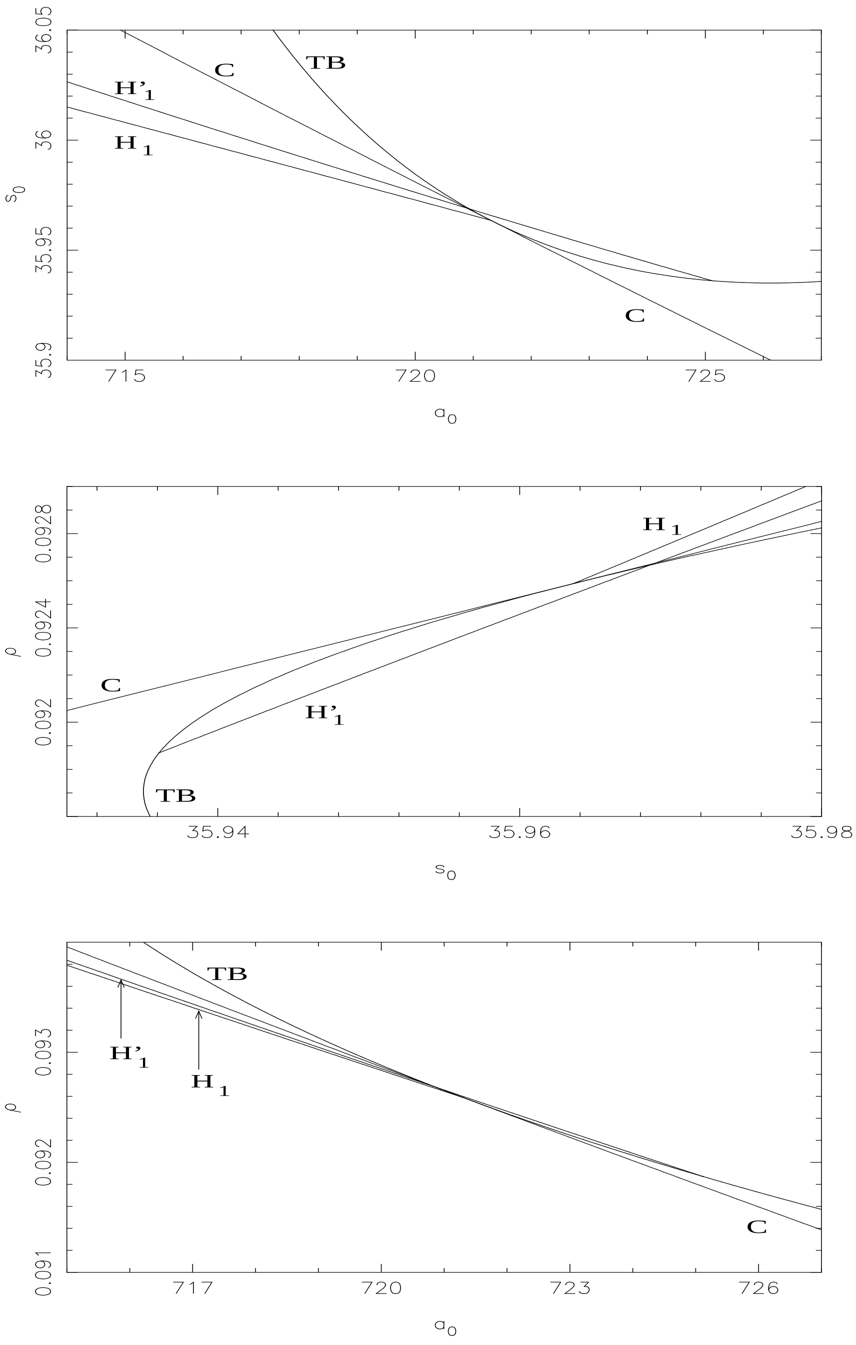

Figura 2 Diferentes proyecciones de las curvas de Takens–Bogdanov (TB), Hopf degenerado (H_1 y H_1') y cúspide de equilibrios (C) obtenidas para $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$.

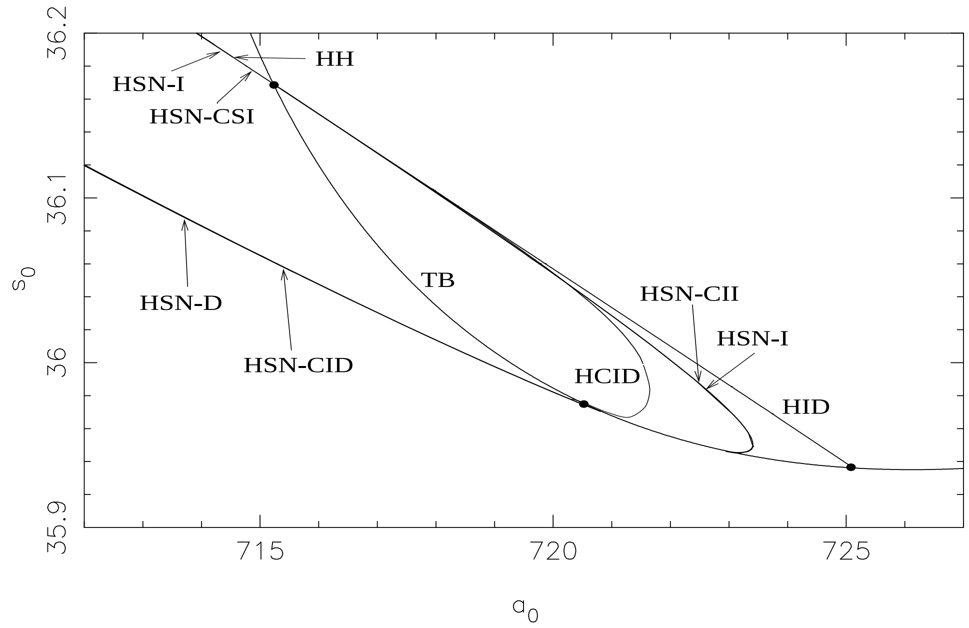

Figura 3 Curvas de bifurcación de Takens–bogdanov y de conexiones homoclinas de codimensión dos obtenidas numéricamente para $\alpha = 0.2$ y $\kappa = 0.1$.