# Introducción al Modelamiento en Biomatemática

Apuntes Curso Código 525380 Segundo Semestre 2009

Raimund Bürger Centro de Investigación en Ingeniería Matemática (CI<sup>2</sup>MA) & Departamento de Ingeniería Matemática Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas Universidad de Concepción Casilla 160-C Concepción, Chile

7 de enero de 2012

# Índice general

Literatura	5
<ul> <li>Capítulo 1. Dinámica de poblaciones de especies individuales. Parte I: Modelos de primer orden</li> <li>1.1. Modelos discretos</li> <li>1.1.1. Dinámica de poblaciones de insectos</li> <li>1.1.2. Modelos de poblaciones de insectos con competencia</li> <li>1.1.3. Estabilidad de modelos discretos de primer orden</li> <li>1.2. Modelos continuos</li> <li>Literatura citada en este capítulo</li> </ul>	$7 \\ 7 \\ 7 \\ 9 \\ 11 \\ 13 \\ 16$
<ul> <li>Capítulo 2. Dinámica de poblaciones de especies individuales. Parte II: Modelos edad-estructurados</li> <li>2.1. Los conejos de Fibonacci</li> <li>2.2. Matrices de Leslie</li> <li>2.3. Matrices no negativas</li> <li>2.4. La ecuación de Euler-Lotka</li> <li>2.5. Aproximación de McKendrick para la estructura de edad</li> <li>Literatura citada en este capítulo</li> </ul>	$17 \\ 17 \\ 19 \\ 20 \\ 24 \\ 26 \\ 29$
<ul> <li>Capítulo 3. Dinámica de poblaciones interactuantes. Parte I: Modelos de predador-presa</li> <li>3.1. El modelo de Nicholson y Bailey</li> <li>3.2. El modelo de Lotka y Volterra</li> <li>3.3. El modelo de Rosenzweig y MacArthur</li> <li>3.4. Competencia</li> <li>3.5. Conclusiones</li> <li>3.6. Estabilidad y bifurcaciones</li> <li>3.6.1. Ecuaciones de diferencias de primer orden</li> <li>3.6.2. Teoría de bifurcaciones para ecuaciones diferenciales ordinarias</li> <li>Literatura citada en este capítulo</li> </ul>	31 31 34 38 41 43 44 45 49 51
<ul> <li>Capítulo 4. Dinámica de poblaciones interactuantes. Parte II: Metapoblaciones</li> <li>4.1. Introducción</li> <li>4.2. Modelos de una especie</li> <li>4.2.1. Modelo de Levins</li> <li>4.3. Modelos de especies interactuantes</li> <li>4.3.1. Competencia entre dos metapoblaciones</li> <li>4.3.2. Modelo de predador-presa</li> <li>4.3.3. Coexistencia de metapoblaciones competitivas debido a predación Literatura citada en este capítulo</li> </ul>	$53 \\ 53 \\ 53 \\ 53 \\ 56 \\ 56 \\ 58 \\ 61 \\ 62$
<ul> <li>Capítulo 5. Enfermedades infecciosas. Parte I</li> <li>5.1. Introducción y consideraciones preliminares</li> <li>5.2. Modelo SI epidémico</li> <li>5.3. Modelo SIS epidémico</li> </ul>	63 63 65 66

Índice	general
--------	---------

5.4. Modelo SIR epidémico Literatura citada en este capítulo	71 76
Capítulo 6. Enfermedades infecciosas. Parte II	77
6.1. Modelo SIR endémico	77
6.1.1. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad	78
6.1.2. Modelo SIR endémico con muerte por enfermedad	81
6.2. Vacunación y control de enfermedades	86
6.2.1. Modelo SIR epidémico con vacunación	87
6.2.2. Modelo SIR endémico con vacunación	88
6.2.3. Conclusiones	88
6.3. Modelos edad-estructurados	90
Literatura citada en este capítulo	92
Capítulo 7. Enfermedades infecciosas. Parte III	93
7.1. Enfermedades transmitidas por vectores	93
7.2. Enfermedades macroparasitarias	94
Capítulo 8. Modelamiento espacial. Parte I: Movimiento biológico	97
8.1. Introducción	97
8.2. Teoría macroscópica del movimiento	97
8.3. Movimiento dirigido (taxias)	99
8.4. Estados estacionarios y tiempos de travesía	100
Capítulo 9. Movimiento biológico. Parte II: Invasiones biológicas	103
9.1. Una invasión biológica: un modelo de la propagación del ratón almizclero	103
9.2. La propagación del roble común en Gran Bretaña (Skellam, 1951)	105
9.3. Soluciones de onda viajera para sistemas de reacción-difusión: propagación de epidemias	106
Literatura citada en este capítulo	108
Capítulo 10. Formacion de patrones: Leyes de Fick e inestabilidad de Turing	109
10.1. Leyes de difusión de Fick	109
10.1.1. Primera ley de difusión de Fick	109
10.1.2. Segunda ley de difusión de Fick	109
10.2. Computación de la difusión por una membrana	111
10.3. El modelo de inestabilidad de Turing	115
10.4. Sistema activador-inhibidor	120
10.5. Formación de patrones	122
10.6. Formación de patrones en dos dimensiones espaciales	124
Literatura citada en este capítulo	134

#### Literatura

- 1. F. Brauer, C. Castillo-Chávez, Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology, Springer-Verlag, New York, 2001.
- 2. N.F. Britton, Essential Mathematical Biology. Springer-Verlag, London, 2003.
- 3. R.S. Cantrell, C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*, Wiley, Chichester, UK, 2003.
- L. Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*. Random House, New York, 1988; reprinted by SIAM, Philadelphia, PA, 2005.
- D.S. Jones, B.D. Sleeman, Differential Equations and Mathematical Biology, Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL; 2003.
- J.D. Murray, Mathematical Biology. I: An Introduction. Third Edition, Springer-Verlag, New York, 2002.
- 7. J.D. Murray, Mathematical Biology. II: Spatial Models and Biomedical Applications. Third Edition, Springer-Verlag, New York, 2003.
- A. Okubo, S.A. Levin, Diffusion and Ecological Problems. Modern Perspectives, Springer-Verlag, New York, 2001.
- 9. B. Perthame, Transport Equations in Biology, Birkhäuser, Basel, 2007.
- 10. E. Renshaw, *Modelling Biological Populations in Space and Time*, Cambridge University Press, 1991.

LITERATURA

#### Capítulo 1

## Dinámica de poblaciones de especies individuales. Parte I: Modelos de primer orden

#### 1.1. Modelos discretos

En este capítulo trataremos primeramente de modelos simples de primer orden, donde se supone la información acerca de la población tales como las tasas de nacimiento y de mortalidad está dada en ciertos momentos dados, pero no se considera su fluctuación continua sobre intervalos de tiempo.

El modelamiento parte de la hipótesis general que el número de individuos, es decir, el tamaño de la población  $N_{n+1}$  en el instante n + 1 puede ser calculado directamente desde el tamaño en el instante  $N_n$ , además sea d la probabilidad de muerte de cualquier individuo dado entre dos pasos temporales (la llamada mortalidad per cápita), y sea b el número promedio de partos de un individuo entre dos pasos temporales (la llamada mortalidad per cápita), y sea b el número promedio de partos de un individuo entre dos pasos temporales (la llamada producción o reproducción per cápita. Concluimos que dN es el número de las defunciones y bN el número de nacimientos de una población dada del tamaño N durante un paso temporal. Precisamente, obtenemos la ecuación recursiva

$$N_{n+1} = N_n - dN_n + bN_n = (1 - d + b) \cdot N_n = \lambda \cdot N_n,$$
(1.1)

donde definimos el parámetro

$$\lambda := 1 - d + b.$$

Este modelo es el modelo más simple lineal de primer orden, done *lineal* significa que la ecuación de diferencias (1.1) es lineal, y el modelo se llama *de primer orden* dado que  $N_{n+1}$  depende solamente de  $N_n$ , pero no depende de N en instantes anteriores. La ecuación se llama *ecuación de Malthus* y fue descrita por primera vez en 1798 por el matemático Thomas Malthus. El parámetro  $\lambda$  se llama *tasa de crecimiento neta*. Ahora, si  $N_0$  es el tamaño de la población al inicio del periodo investigado, y si se supone que  $\lambda$  es constante, obtenemos

$$N_n = \lambda^n N_0, \quad n = 1, 2, \dots,$$

es decir obtenemos un crecimiento exponencial.

**1.1.1. Dinámica de poblaciones de insectos.** La observación de poblaciones de insectos es particularmente conveniente puesto que la distancia entre las generaciones es exactamente un año, es decir una población vive precisamente un año, y en al año siguiente hay que contar solamente los descendientes. Estas observaciones implican algunas modificaciones para el modelo descrito arriba.

#### 1. MODELOS DE PRIMER ORDEN

Primeramente definimos una nueva variable  $R_0$  que denota el número de huevos puestos por individuo, y que dan orígen a individuos nuevos que salen del huevo el año siguiente y que sobreviven. Aquí no se considera ninguna condición de competencia. Entonces, este modelo está caracterizado por los valores

$$d = 1$$
,

puesto que al final de un año se mueren todos los individuos de una población, y

$$b=R_0,$$

puesto que la tasa de nacimientos corresponde al número de huevos por individuo. Ahora, suponiendo que una población observada puede ser descria por un crecimiento de acuerdo a la ecuación de Malthus (1.1) ("crecimiento Malthusiano"), obtenemos la tasa de crecimiento neta

$$\lambda = R_0$$

Entonces, un modelo muy simple de una población de insectos está dado por

$$N_{n+1} = R_0 N_n, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$
(1.2)

Ahora, si una población se desarrolla de acuerdo al modelo (1.2), va a crecer monotonamente y su tamaño superará cualquier límite. Tal comportamiento, sin embargo, no es muy realista puesto que la naturaleza no provee una cantidad ilimitada de recursos como alimentos, por lo tanto hay que modificar el modelo anterior. No basta modelar el tamaño de la población solamente como función de los huevos viables el año anterior. Efectivamente. el número de individuos supervivientes debe ser acotado en dependencia del tamaño actual de la población. Para tal efecto definimos un factor S(N) llamado cuota de supervivencia de una población del tamaño N. Así obtenemos la siguiente modificación del modelo anterior:

$$N_{n+1} = S(N_n)R_0N_n, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$
(1.3)

Al contrario del crecimiento Malthusiano, la tasa de crecimiento ahora depende del tamaño actual de la población, y ya no es un factor constante  $\lambda$ . Un tal modelo se llama dependiente de la densidad. Ya no considera solamente los nacimientos y muertes en una población, sino que tambien la densidad, definida como número de individuos, por ejemplo, por centímetro cuadrado o cúbico. Otros factores de influencia, tales como poblaciones de predador y presa, competencia intra- o inter-específica y factores abióticos como el tiempo aun no se consideran aquí. Mencionamos tambén que este modelo es determinístico, es decir no se consideran elementos estocásticos.

Antes de considerar modelos adicionales que incorporan efectos adicionales en el modelamiento definimos algunos términos para facilitar el estudio de modelos dependientes de la densidad. Se definen las funciones  $f \ge F$  a través de

$$N_{n+1} \coloneqq F(N_n) \cdot N_n \coloneqq f(N_n),$$

donde F(N) se llama la producción per cápita, es decir la producción de descendientes por individuo de la población, y f(N) entonces denota el número de los descendientes de una población del tamaño N. Por ejemplo, para el modelo dado por (1.3) tenemos que

$$F(N) = S(N)R_0, \quad f(N) = F(N)N = S(N)R_0N.$$

**1.1.2.** Modelos de poblaciones de insectos con competencia. En el párrafo anterior ya consideramos el efecto de la densidad de una población. Aquí incluiremos, adicionalmente, el efecto de la competencia dentro de una especie, es decir, la *competencia intra-específica*. Esto significa que la competencia tiene lugar entre los individuos de una especie, pero no entre diferentes especies. Tal competencia se refiere a un recurso limitado como espacio (terreno) o alimentos. En general se consideran los siguientes conceptos de competencia, basados en la forma del partazgo del recurso.

• Ninguna competencia. Si no hay competencia sabemos que

$$S(N) = 1$$
 para todo N.

• Competencia por torneo (contest competition). Este tipo de competencia implica que hasta un valor crítico  $N_c$  del tamaño de la población, cada individuo recibe una parte suficiente del recurso para sobrevivir. Si el nivel crítico está alcanzado, solamente  $N_c$  individuos (por ejemplo, los mas fuertes, más rapidos, o mejor adaptados) logran asegurarse su parte necesaria para sobrevivir, mientras que los demás fallecen. Esto implica que en este caso

$$S(N) = \begin{cases} 1 & \text{si } N \leq N_{\rm c}, \\ N_{\rm c}/N & \text{si } N > N_{\rm c}. \end{cases}$$

• Competencia por pelea (scramble competition). Este tipo de competencia corresponde a la siguiente situación. Hasta un un valor crítico  $N_c$  del tamaño de la población, cada individuo recibe una parte suficiente del recurso para sobrevivir, pero si  $N > N_c$ , cada individuo recibe una parte del recurso demasiadamente pequeña para sobrevivir, lo que tiene como consecuencia la extinción completa de la población. En este caso se tiene que

$$S(N) = \begin{cases} 1 & \text{si } N \leqslant N_{c}, \\ 0 & \text{si } N > N_{c}. \end{cases}$$

Estos prototipos de competencia prácticamente no ocurren en la naturaleza, sino que demuestran los extremos entre los cuales se encuentran las competencias reales. Para datos de poblaciones reales levantados empíricamente es difícil clasificar la competencia, y el tamaño crítico  $N_{\rm c}$  normalmente no es visible, además no es muy realista suponer que que una población se extingue repentinamente si su tamaño ya es muy grande.

Como salida de estos problemas se analiza el comportamiento asintótico de S(N), es decir de

$$F(N) = S(N) \cdot R_0$$
 cuando  $N \to \infty$ .

Solamente después de este análisis clasificaremos la función S(N) según su tipo de competencia. Ya mencionamos que las competencias encontradas normalmente no son ni enteramente "por torneo", ni enteramente "por pelea". Un concepto útil para el análisis de la competencia es el de la *compensación*. Aqui como "compensación" se entiene la capacidad de una población de compensar un crecimiento excesivo del tamaño de la población por un ajuste de la tasa de mortalidad o de la cuota de supervivencia. Aqui se habla de • compensación exacta si existe una compensación exacta de un número creciente de individuos en el instante n por una mortalidad creciente en el instante n + 1. Tal situación corresponde a

$$F(N) \to \frac{c}{N}$$
, es decir  $f(N) \to c$ , cuando  $N \to \infty$ ,

donde c es una constante,

• *subcompensación* si la mortalidad elevada no completamente compensa el crecimiento del tamaño de la población, es decir si

$$F(N) \to \frac{c}{N^b}$$
, es decir  $f(N) \to cN^{1-b}$ ,  $0 < b < 1$ , cuando  $N \to \infty$ ,

• sobrecompensación si la mortalidad está elevada excesivamente y se tiene que

$$F(N) \to \frac{c}{N^b}$$
, es decir  $f(N) \to cN^{1-b}$ ,  $b > 1$ , cuando  $N \to \infty$ .

Ahora, los tipos de competencia descritos anteriormente pueden ser caracterizados por diferentes valores o rangos del parámetro b: para b = 0 no hay competencia, para  $b \approx 1$  observamos competencia por torneo (*contest competition*) y para  $b \gg 1$  competencia por pelea (*scramble competition*).

Un ejemplo de un modelo que exhibe los tres tipos de competencia es la llamada *ecuación* de Hassell (Hassell, 1975):

$$N_{n+1} = f(N_n) = \frac{R_0 N_n}{(1+aN_n)^b}$$
(1.4)

con parámetros  $R_0 > 0$ , a > 0 y  $b \ge 0$ . Para esta forma especial de la función f podemos analizar las consecuencias del factor de reproducción  $R_0$  y el tipo de la competencia representada por el parámetro b. Para tal efecto primeramente se reducirá el número de los parámetros. Fijando

$$x_n := aN_n$$

obtenemos

$$x_{n+1} = f(x_n; R_0, b) = \frac{R_0 x_n}{(1 + x_n)^b}.$$

La ventaja de esta forma es que esta ecuación solamente contiene aquellas dos variables cuyas influencias queremos examinar. Para tal efecto es útil considerar las llamadas *telarañas* (cobwebs) que nos permiten visualizar el comportamiento del tamaño de la población. Para una tal telaraña el eje x corresponde el tamaño de la población en el instante n y el eje y al tamaño en el instante n + 1. Partiendo de un valor inicial  $N_0$  se calcula la primera iterada

$$N_1 = f(N_0),$$

luego se cambia el índice n + 1 a n moviendo el punto encontrado a la diagonal. Partiendo de la diagonal se calcula la segunda iterada; procediendo en forma análoga se completa la telaraña. A modo de ejemplo ilustramos en la Figura 1.1 el compartamiento de poblaciones descritas por la ecuación de Hassell (1.4).

10



FIGURA 1.1. Telarañas (*cobwebs*) de la ecuación de Hassell (1.4) (a) para b = 1, (b) para b > 1.

Observamos que aumentar la tasa de reproducción  $R_0$  tendría como consecuencia une elongación de las curvas en la dirección del eje  $N_{n+1}$ . Para la tasa de reproducción se tiene aquí que  $R_0 > 1$ , puesto que sino se debería observar una disminución continua de la población, la cual tendría como consecuencia la extinción de la población.

La Figura 1.1 (a) ilustra que para b = 1, la población se estabiliza en un cierto nivel, mientras que en la Figura 1.1 (b) el tamaño de la población empieza a oscilar entre dos valores.

**1.1.3.** Estabilidad de modelos discretos de primer orden. Al final de la sección anterior consideramos el comportamiento de poblaciones en dependencia de la función *f*. Aquí vamos a considerar el marco general de *ecuaciones de diferencias de primer orden* de la forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad t = 0, 1, 2, \dots$$
 (1.5)

Sea un valor inicial  $N_0$  dado, el cual da orígen a una sucesión  $\{N_t\}_{t\in\mathbb{N}_0}$ . Esta sucesión se llama solución de la ecuación de diferencias (1.5). Para esta solución se definen los siguientes conceptos:

- La solución se llama estable o neutralmente estable si existe otra solución  $\{N_t\}_{t\in\mathbb{N}_0}$  que queda cerca de la solución  $\{N_t\}_{t\in\mathbb{N}_0}$ , es decir  $|N_t \tilde{N}_t|$  queda pequeño para todo  $t\in\mathbb{N}$  siempre que  $|N_0 \tilde{N}_0|$  esté pequeño.
- La solución se llama as intoticamente estable si es estable y además existe o tra solución  $\{\tilde{N}_t\}_{t\in\mathbb{N}_0}$  tal que

$$|N_t - N_t| \to 0$$
 cuando  $t \to \infty$ .

 La solución se llama solución de punto fijo o estacionaria o equilibrio si existe un valor N\* tal que

$$N_t = N^*$$
 para todo  $t$ .



FIGURA 1.2. Comportamientos diferentes de poblaciones: (a) comportamiento asintoticamente estable, (b) comportamiento 2-periódico, (c) comportamiento 4-periódico, (d) comportamiento caótico.

Evidentemente, en virtud de (1.5) un valor  $N^*$  puede ser punto fijo sólo si  $N^* = f(N^*)$ .

- La solución se llama *p*-periódica si  $N_{t+p} = N_t$  para todo t suficientemente grande y  $N_{t+q} \neq N_t$  para todo t y todo q < p.
- La solución se llama *aperiódica* si no es periódica.

Sea  $N^*$  la intersección del grafo de f con la diagonal  $N_{n+1} = N_n$ . Los diagramas sugieren que la frontera entre los comportamientos estables e inestables está dada por

$$\lambda := f'(N^*) = 1.$$

Esta observación puede ser fundamentada facilmente. Para tal efecto se<br/>a $n_t:=N_t-N^*$ . Restando de (1.5) la ecuación  $N^*=f(N^*)$ obtenemos

$$n_{t+1} = N_{t+1} - N^*$$
  
=  $f(N_t) - f(N^*)$   
=  $f(N^* + N_t - N^*) - f(N^*)$   
=  $f(N^* + n_t) - f(N^*)$   
=  $f'(N^*)n_t + \mathcal{O}(n_t^2)$ .

Esto nos entrega una ecuación aproximada, la llamada ecuación linealizada:

$$n_{t+1} = f'(N^*)n_t, \quad f'(N^*) = \text{const.},$$

con la solución

$$n_t = n_0 \big( f'(N^*) \big)^t.$$

Definiendo  $\lambda = f'(N^*)$  obtenemos la siguiente clasificación:

- $\lambda < -1$ : comportamiento oscilatorio inestable,
- $-1 < \lambda < 0$ : comportamiento oscilatorio estable,
- $0 < \lambda < 1$ : comportamiento monótono estable,
- $\lambda > 1$ : comportamiento monótono inestable.

#### 1.2. Modelos continuos

En la sección anterior consideramos modelos discretos en el tiempo de primer orden. Demostraremos ahora como estos modelos pueden ser desarrollados para lograr una representación continua con respecto al tiempo. Para tal efecto, volvemos a considerar las variables by d como tasas per cápita de reproducción y de mortalidad, respectivamente. Así, la probabilidad de un parto durante un pequeño intervalo de tiempo del tamaño  $\Delta t$  es  $b \cdot \Delta t + \mathcal{O}(\Delta t^2)$ , mientras que la probabilidad de muerte de cualquier individuo dado es  $d \cdot \Delta t + \mathcal{O}(\Delta t^2)$ .

No considerando efectos estocásticos, obtenemos la siguiente ecuación para el número de individuos en el instante  $t + \Delta t$ :

$$N(t + \Delta t) = N(t) + bN(t)\Delta t - dN(t)\Delta t + \mathcal{O}(\Delta t^2).$$

Restando N(t) en ambos lados y dividiendo por  $\Delta t$  obtenemos

$$\frac{N(t+\Delta t)-N(t)}{\Delta t}=bN(t)-dN(t)+\mathcal{O}(\Delta t).$$

Tomando el límite  $\Delta t \rightarrow 0$  obtenemos la derivada

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = (b - d)N = rN, \quad \text{donde } r := b - d.$$

Para la condición inicial

$$N(0) = N_0$$
 (1.6)

obtenemos la solución

$$N(t) = N_0 e^{(b-d)t} = N_0 e^{rt}.$$
(1.7)



FIGURA 1.3. Datos empíricos de una población de bacterias.

Tal como en el caso discreto, un crecimiento descrito por la ecuación (1.7) se llama crecimiento Malthusiano. El parámetro r se llama parámetro Malthusiano o tasa de crecimiento per cápita. Evidentemente, también en el caso continuo este modelo no considera efectos dependientes de la densidad o de la competencia intra-específica. Además, se supone que by d y por lo tanto r son constantes. El número de los descendientes esperados por individuo es

$$R_0 = b/d$$
,

lo que resulta considerando que cada individuo "produce" con una tasa b por un periodo de tiempo esperado 1/d. En este modelo el valor de  $R_0$  determina si una población crece (si  $R_0 > 1$ ) o se extingue (si  $R_0 < 1$ ). La variable r = b - d mide la velocidad del crecimiento.

Si se considera la densidad de la población, el crecimiento está dado por una ecuación diferencial del tipo

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N), \quad t > 0, \tag{1.8}$$

junto con la condición inicial (1.6). Ahora hay que determinar la función f. Tal como en el caso discreto, escribiremos frecuentamente

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N) = NF(N),$$

donde f(N) y F(N) son la tasa neta de crecimiento y la tasa neta de crecimiento per cápita, respectivamente.

Para identificar la función f, se puede utilizar un planteo empírico que consiste en el siguiente procedimiento: se analizan datos empíricos y se decide cuales son sus principales características. Luego se define una expresión algebraica de f que posee estas características,

y que involucra un número (de preferencia pequeño) de parámetros. Finalmente se eligen los parámetros de tal manera que el ajuste a los datos será lo mejor posible.

La Figura 1.2 muestra datos empíricos de una población de bacterias. La función N(t) que representa las mediciones describe una curva en forma de S, es decir que posee un punto de inflexión. Por otro lado, se tiene que

$$f(0) = f(K) = 0, \quad f(N) > 0 \quad \text{para } 0 < N < K$$

para una constante K llamada la *capacidad* del sistema descrito. En virtud de estas consideraciones, la forma más simple de ala ecuación diferencial (1.8) es la siguiente:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right). \tag{1.9}$$

Esta ecucación se llama ecuación logística con los parámetros  $r \ y \ K$ , y ella posee una solución explícita la cual determinaremos enseguida. Por separación de variables obtenemos

$$\mathrm{d}t = \frac{\mathrm{d}N}{rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)}$$

Integrando sobre  $t \in [0, t]$  y  $N \in [N_0, N]$  obtenemos

$$\int_{0}^{t} 1 \, \mathrm{d}t = \int_{N_0}^{N} \frac{K \mathrm{d}N}{r(K-N) \cdot N} = \frac{1}{r} \int_{N_0}^{N} \frac{K}{(K-N)N} \, \mathrm{d}N,$$

luego

$$t = \frac{1}{r} \log \frac{(K - N_0)N}{(K - N)N_0}$$

Despejando N obtenemos

$$N(t) = \frac{KN_0 e^{rt}}{K + N_0 (e^{rt} - 1)}.$$
(1.10)

Un crecimiento que satisface esta ecuación se llama *crecimiento logístico*. La Figura 1.2 muestra este crecimiento para r = 0.01, K = 100, y una variedad de valores de  $N_0$ .

Comentamos que la fórmula del crecimiento logístico (la ecuación diferencial ordinaria (1.9) o su solución (1.10)) tiene una larga trayectoria. En 1838 Verhulst (Verhulst, 1838) la propuso para describir la población humana. Fue retomada por Pearl y Reed (1920) y utilizando esta ecuación pronosticaron el resultado del censo de Estados Unidos de 1930 con un error que probablemente era menor que el cometido en el censo mismo. Sin embargo, con la ayuda de este modelo se pronosticó en 1924 la población total humana de dos mil millones, cifra que ya fue falsificada en 1930; el pronóstico de 1936 que la población humana nunca iba a exceder los 2.6 mil millones fue falsificado en 1955.

Después de estos retrocesos Pearl reconoció que este modelo no era adecuado para la descripción humana, especialmente como los avances médicos y tecnológicos regularmente aumentan la capacidad de la tierra. Por otro lado, el modelo logístico es muy apropiado para otras poblaciones tales como bacterias.



FIGURA 1.4. Crecimiento logístico descrito por la ecuación (1.10) para r = 0.01, k = 100, y diferentes valores iniciales  $N_0$ . Se observa que para  $N_0 > 0$ ,  $N(t) \to K$  cuando  $t \to \infty$ .

#### Literatura citada en este capítulo

- Hassell, M.P., 1975. Density dependence in single-species populations. J. Anim. Ecol. 44, 283–295.
- Pearl, R., Reed, L.J., 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. 6, 275–288.
- Verhulst, P.F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son acroissement. Corr. Math. et Phys. publ. par A. Quetelet, t. X.

#### Capítulo 2

## Dinámica de poblaciones de especies individuales. Parte II: Modelos edad-estructurados

La estructura de una población está dada por su distribución de sexos y la estructura de edad de sus individuos. Estos factores serán considerados aquí. Un ejemplo my famoso en la literatura se debe a Leonardo de Pisa (1175–1250), mejor conocido como *Fibonacci*, nombre que le fue dado por un historiador de matemáticas en el siglo 19 porque Leonardo de Pisa agregó a su nombre "de la familia de los Bonacci".

#### 2.1. Los conejos de Fibonacci

En el año 1202 Fibonacci publicó el libro *Liber Abaci* en el cual introdució el sistema de números decimales en Europa (ver la traducción al inglés por Sigler, 2002). En el tercer capítulo Fibonacci se preguntó: *Supongamos que una pareja de conejos está expuesta en un cercado cerrado.* ¿Cuántas parejas hay después de un año?

Para resolver el problema, supuso que cada pareja púber tiene una pareja de conejos por mes como descendientes, y las parejas de conejos alcanzan su pubertad (madurez sexual) en su segundo mes de vida. Para el modelamiento matemático, sea  $y_{k,n}$  el número de parejas de la edad de k meses al instante n, además sea  $y_n$  el número total de todas las parejas al instante n, es decir

$$y_n = \sum_{k=1}^{\infty} y_{k,n}.$$

Para facilitar el análisis se supone que ningún de los conejos se muere, y que cada pareja produce descendientes en cada mes después de su segundo mes de vida. Así cada conejo que tenía la edad de k (meses) en el instante n (meses) tendrá la edad de k + 1 (meses) en el instante n + 1 (meses). Así, sin nacimientos y midiendo la población cada mes tendríamos que

$$y_{n,k} = y_{n+1,k+1}$$
 para  $y \ge 0, k \ge 0$ .

Además, en el paso de tiempo n+1 se agrega un número de parejas de conejos de la edad un mes que es igual al número de parejas de la edad dos meses o mayor en el instante anterior, es decir

$$y_{1,n+2} = y_{2,n+1} + y_{3,n+1} + \dots$$

Sin pérdida de la generalidad se suponen las siguientes condiciones iniciales:

$$y_{k,0} = 0, \quad k = 1, 3, 4 \dots, \quad y_{2,0} = 1$$

Aquí obtenemos

$$y_{n+2} = \sum_{p=1}^{\infty} y_{p,n+2} = y_{1,n+2} + \sum_{p=1}^{\infty} y_{p,n+1} = \sum_{l=2}^{\infty} y_{l,n+1} + \sum_{p=1}^{\infty} y_{p,n+1} = y_n + y_{n+1}$$

Para este problema tenemos la condición inicial

 $y_0 = 1$ ,

la cual no es suficiente para la solución de la ecuación

$$y_{n+2} = y_n + y_{n+1}, \quad n \in \mathbb{N}_0,$$
 (2.1)

pero así obtenemos

$$y_{1,1} = 0, \quad y_{2,1} = 0, \quad y_{3,1} = 1, \quad y_{k,1} = 0 \quad \text{para } k \ge 3,$$

luego  $y_1 = 1$ . Entonces las condiciones iniciales para la solución de (2.1) son

$$y_0 = y_1 = 1. (2.2)$$

La ecuación  $\left(2.1\right)$  es una ecuación de diferencias homogéne<br/>a lineal. Posee la solución general

$$y_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n, \quad n \in \mathbb{N}$$

donde  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son soluciones de la siguiente ecuación llamada *ecuación característica* de la ecuación de diferencias:

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0.$$

Esta ecuación resulta de insertar el planteo

$$y_n = C\lambda^n, \quad n \in \mathbb{N}_0$$

en (2.1). En general, la ecuación característica de la ecuación de diferencias

$$x_{n+2} = \alpha x_{n+1} + \beta x_n, \quad n \in \mathbb{N}_0, \quad \beta \neq 0$$

está dada por

$$\lambda^2 - \alpha \lambda - \beta = 0. \tag{2.3}$$

En nuestro caso de la ecuación (2.1) obtenemos como solución de (2.3)

$$\lambda = \frac{1}{2} \left( 1 \pm \sqrt{5} \right);$$

utilizando (2.2) obtenemos

$$y_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^{n+1} - \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^{n+1}$$

Esta solución ilustra que se trata de un modelo con crecimiento geométrico con la tasa de crecimiento asintótica de

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left( 1 + \sqrt{5} \right).$$

18

#### 2.2. MATRICES DE LESLIE

#### 2.2. Matrices de Leslie

Los "conejos de Fibonacci" sirven como ejemplo introductorio para la descripción más exacta de poblaciones edad-estructuradas. Aquí nos referimos como *edad-estructurada* a una población donde las tasas de mortalidad y de reproducción dependen de la estructura de la edad de cada individuo. Definiendo

- $z_{1,n}$  como el número de las parejas de los conejos de un mes de edad al instante n y
- $z_{2,n}$  como el número de las parejas de los conejos adultos (de mas de un mes de edad) al instante n

obtenemos

$$\begin{pmatrix} z_{1,n+1} \\ z_{2,n+1} \end{pmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} z_{1,n} \\ z_{2,n} \end{pmatrix}, \quad n \in \mathbb{N}_0,$$

o en representación matricial

$$\boldsymbol{z}_{n+1} = \boldsymbol{L}\boldsymbol{z}_n, \quad n \in \mathbb{N}_0,$$

donde  $\boldsymbol{z}_n = (z_{1,n}, z_{2,n})^{\mathrm{T}}$ .

Esta consideración será generalizada ahora. Si  $\omega$  denota una clase de edad mayor y se supone que ningún individuo permanece mas de un paso de tiempo en una clase de edad, entonces  $\boldsymbol{L}$  asume la forma de una matriz  $\omega \times \omega$  de la forma

$$\boldsymbol{L} = \begin{bmatrix} s_1 m_1 & s_1 m_2 & \cdots & s_1 m_{\omega-1} & s_1 m_{\omega} \\ s_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_3 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_{\omega} & 0 \end{bmatrix},$$
(2.4)

donde s es la fracción de supervivencia y m es la fertilidad que depende de la edad, es decir,  $s_1m_i$  es el número esperado de los descendientes de individuo de la edad i que sobreviven desde su nacimiento hasta el primer censo. Esta matriz es conocida como *matriz de Leslie* (Leslie, 1945).

Aquí se considera que un individuo es fértil solamente durante un sub-intervalo  $[\alpha, \beta]$  de su tiempo de vida, por lo tanto

$$m_i \begin{cases} = 0 \quad \text{para } i < \alpha \text{ o } i > \beta, \\ > 0 \quad \text{para } \alpha \leqslant i \leqslant \beta, \end{cases} \quad i = 1, \dots, \omega$$

Bajo las presentes hipótesis la matriz  $\boldsymbol{L}$  es no negativa. Si el proceso es estacionario,  $\boldsymbol{L}$  es constante y para casi todas las condiciones iniciales se llega a una distribución de edad estable, y una tasa de crecimiento  $\lambda_1$  cuando  $n \to \infty$ , donde  $\lambda_1$  es el valor propio dominante (es decir, del mayor valor absoluto) de la matriz  $\boldsymbol{L}$ , puesto que

$$\boldsymbol{z}_n \approx A \boldsymbol{v}_1 \lambda_1^n$$

donde  $v_1$  es el vector propio correspondiente  $(Lv_1 = \lambda_1 v_1)$  y A es una constante. En el caso de que L tambien es primitiva, el Teorema de Perron-Frobenius asegura que el valor

propio dominante  $\lambda_1$  de L es real y positivo, y que las componentes de  $v_1$  son positivas. Para fundamentar este aspecto discutiremos ahora algunas propiedades de matrices no negativas, y demostraremos el Teorema de Perron-Frobenius.

#### 2.3. Matrices no negativas

**Definición 2.1.** Sean  $\mathbf{A} = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{n \times r}$ ,  $\mathbf{B} = (b_{ij}) \in \mathbb{R}^{n \times r}$ . Entonces se escribe  $\mathbf{A} \ge \mathbf{B}$  $(\mathbf{A} > \mathbf{B})$  si  $a_{ij} \ge b_{ij}$   $(a_{ij} > b_{ij}, respectivamente)$  para todo  $1 \le i \le n, 1 \le j \le n$ . Si  $\mathbf{0}$  es la matriz cero y  $\mathbf{A} \ge \mathbf{0}$   $(\mathbf{A} > \mathbf{0})$ , entonces se dice que  $\mathbf{A}$  es no negativa (positiva, respectivamente). Para  $\mathbf{B} \in \mathbb{C}^{n \times r}$  se denota por  $|\mathbf{B}|$  la matriz no negativa con los elementos  $|b_{ij}|$ .

**Lema 2.1.** Sea  $A \ge 0$  una matriz  $n \times n$  irreducible, entonces

$$(\boldsymbol{I} + \boldsymbol{A})^{n-1} > \boldsymbol{0}.$$

*Demostración*. Es suficiente demostrar que para cualquier vector  $x \neq 0, x \geq 0$ , se tiene que

$$(I + A)^{n-1}x > 0$$

Para tal efecto definimos la sucesión de vectores no negativos

$$\boldsymbol{x}_{k+1} := (\boldsymbol{I} + \boldsymbol{A})\boldsymbol{x}_k, \quad 0 \leqslant k \leqslant n-2; \quad \boldsymbol{x}_0 := \boldsymbol{x}_n,$$

luego demostraremos que  $\boldsymbol{x}_{k+1}$  tiene menos componentes cero que  $\boldsymbol{x}_k$  para cada  $0 \leq k \leq n-2$ . Puesto que

$$oldsymbol{x}_{k+1} = oldsymbol{x}_k + oldsymbol{A}oldsymbol{x}_k$$

es evidente que  $\boldsymbol{x}_{k+1}$  no tiene más componentes cero que  $\boldsymbol{x}_k$ . Si ambos vectores  $\boldsymbol{x}_{k+1}$  y  $\boldsymbol{x}_k$  poseen un igual número de componentes cero, entonces existe una matriz de permutación  $\boldsymbol{P} \in \mathbb{R}^{n \times n}$  tal que

$$\boldsymbol{P}\boldsymbol{x}_{k+1} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{\alpha} \\ \boldsymbol{0} \end{pmatrix}, \quad \boldsymbol{P}\boldsymbol{x}_k = \begin{pmatrix} \boldsymbol{\beta} \\ \boldsymbol{0} \end{pmatrix}, \quad \boldsymbol{\alpha} > \boldsymbol{0}, \quad \boldsymbol{\beta} > \boldsymbol{0},$$
 (2.5)

donde existe un número  $1 \leq m < n$  tal que  $\boldsymbol{\alpha}, \boldsymbol{\beta} \in \mathbb{R}^m$ . Particionando la matriz nueva  $\boldsymbol{P}\boldsymbol{A}\boldsymbol{P}^{\mathrm{T}}$  con respecto a los tamaños de los vectores en (2.5), podemos escribir

$$egin{pmatrix} oldsymbol{lpha} \\ oldsymbol{0} \end{pmatrix} = oldsymbol{P}oldsymbol{x}_{k+1} = oldsymbol{P}oldsymbol{x}_k + oldsymbol{P}oldsymbol{A}oldsymbol{x}_k = oldsymbol{P}oldsymbol{x}_k + (oldsymbol{P}oldsymbol{A}oldsymbol{P}^{ ext{T}})oldsymbol{P}oldsymbol{x}_k$$

es decir

$$egin{pmatrix} egin{pmatrix} egi$$

Esto implica que

$$A_{21}oldsymbol{eta} = \mathbf{0}$$

pero dado que  $A_{21} \ge 0$  y  $\beta > 0$ , eso puede ocurrir solamente si  $A_{21} = 0$ , lo que contradice la hipótesis que A es irreducible.

Concluimos que  $x_{k+1}$  no puede tener ni más, ni el igual número de componentes cero que  $x_k$ , es decir debe tener menos componentes cero que  $x_k$ , y puesto que  $x_0$  tiene a lo más n-1 componentes cero,  $x_k$  tiene a lo más n-k-1 componentes cero, por lo tanto

$$x_{n-1} = (I + A)^{n-1} x_0 > 0,$$

lo que concluye la demostración.

Ahora, si  $\mathbf{A} = (a_{ij}) \ge \mathbf{0}, \mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$  es irreducible y  $\mathbf{x} \ge \mathbf{0}, \mathbf{x} \ne \mathbf{0}$  es un vector arbitrario, sea

$$r_{\boldsymbol{x}} := \min_{i: x_i > 0} \left\{ \frac{1}{x_i} \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right\}.$$

Evidentemente,  $r_{\boldsymbol{x}} \in \mathbb{R}$  y  $r_{\boldsymbol{x}} \geqslant 0$  y

$$r_{\boldsymbol{x}} = \sup\{\varrho \ge 0 \,|\, \boldsymbol{A}\boldsymbol{x} \ge \varrho \boldsymbol{x}\}. \tag{2.6}$$

Ahora consideremos la cantidad  $r \ge 0$  definida por

$$r := \sup_{\substack{\boldsymbol{x} \ge 0\\ \boldsymbol{x} \neq 0}} \{r_{\boldsymbol{x}}\}. \tag{2.7}$$

Puesto que

 $r_{\boldsymbol{x}} = r_{\alpha \boldsymbol{x}}$  para todo  $\alpha > 0$ ,

hay que considerar solamente el conjunto

$$\mathcal{P} = \{ \boldsymbol{x} \in \mathbb{R}^n \, | \, \boldsymbol{x} \ge \boldsymbol{0}, \, \| \boldsymbol{x} \| = 1 \};$$

se<br/>a ${\mathcal Q}$ el conjunto correspondiente

$$\mathcal{Q} = \left\{ oldsymbol{y} \in \mathbb{R}^n \, | \, \exists oldsymbol{x} \in \mathcal{P} : oldsymbol{y} = (oldsymbol{I} + oldsymbol{A})^{n-1} oldsymbol{x} 
ight\}.$$

En virtud del Lemma 2.1, Q contiene solamente vectores positivos. Multiplicando ambos lados de la desigualdad  $Ax \ge r_x x$  por  $(I + A)^{n-1}$  obtenemos

 $Ay \geqslant r_x y$ ,

y en virtud de (2.6) concluimos que  $r_y \ge r_x$ , por lo tanto una manera equivalente de definir la cantidad r es

$$r = \sup_{\boldsymbol{y} \in \mathcal{Q}} \{ r_{\boldsymbol{y}} \}.$$
(2.8)

Puesto que  $\mathcal{P}$  es un conjunto compacto de vectores, también  $\mathcal{Q}$  es un conjunto compacto de vectores, y como  $r_y$  es una función continua sobre  $\mathcal{Q}$ , existe necesariamente un vector  $\boldsymbol{z} > \boldsymbol{0}$  para el cual

$$\boldsymbol{A}\boldsymbol{z} \geqslant r\boldsymbol{z},\tag{2.9}$$

pero no existe ningún vector  $\boldsymbol{w} \ge \boldsymbol{0}$  tal que  $\boldsymbol{A}\boldsymbol{w} > r\boldsymbol{w}$ . Todos los vectores  $\boldsymbol{z} \ne 0$  que satisfacen (2.9) se llaman vectores extremales de la matriz  $\boldsymbol{A}$ .

**Lema 2.2.** Sea  $\mathbf{A} \ge 0$  una matriz  $n \times n$  irreducible. Entonces la cantidad r definida por (2.7) es positiva. Además, cada vector extremal  $\mathbf{z}$  de  $\mathbf{A}$  es un vector propio positivo de  $\mathbf{A}$  con el valor propio correspondiente r, es decir

$$Az = rz, \quad z > 0.$$

*Demostración.* Sea  $\boldsymbol{\xi} = (1, \dots, 1)^{\mathrm{T}}$ . Puesto que  $\boldsymbol{A}$  es irreducible, ninguna fila de  $\boldsymbol{A}$  puede desaparecer, y por lo tanto ninguna componente de  $\boldsymbol{A}\boldsymbol{\xi}$  puede ser cero. Por lo tanto,  $r_{\boldsymbol{\xi}} > 0$ , lo que demuestra que r > 0.

Para demostrar la segunda parte del lema, se<br/>a $\boldsymbol{z}$  un vector extremal tal que

$$Az - rz = \eta, \quad \operatorname{con} \eta \ge 0.$$
 (2.10)

Si  $\eta \neq 0$ , entonces alguna componente de  $\eta$  es positiva, y multiplicando (2.10) por  $(I+A)^{n-1}$  nos entrega

$$Aw - rw > 0$$
, con  $w := (I + A)^{n-1}z > 0$ .

Así tendriamos que  $r_{\boldsymbol{w}} > r$ , lo que contradice la definición de r en (2.8). Por lo tanto,  $A\boldsymbol{z} = r\boldsymbol{z}$ , y puesto que  $\boldsymbol{w} > 0$ , concluimos que  $\boldsymbol{z} > 0$ , lo que concluye la demostración.

**Lema 2.3.** Sea  $\mathbf{A} = (a_{ij}) \ge \mathbf{0}$  una matriz  $n \times n$  irreducible, y sea  $\mathbf{B} = (b_{ij}) \in \mathbb{C}^{n \times n}$  tal que  $|\mathbf{B}| \le \mathbf{A}$ . Si  $\beta$  es algún valor propio de  $\mathbf{B}$ , entonces

$$|\beta| \leqslant r,\tag{2.11}$$

donde r es la constante positiva de (2.7). Además, la igualdad es válida en (2.11), es decir  $\beta = r \exp(i\phi)$  para algún  $\phi \in \mathbb{R}$ , si y sólo si  $|\mathbf{B}| = \mathbf{A}$ , y si  $\mathbf{B}$  posee la forma

$$\boldsymbol{B} = e^{i\phi} \boldsymbol{D} \boldsymbol{A} \boldsymbol{D}^{-1}, \qquad (2.12)$$

donde D es una matriz diagonal cuyos elementos diagonales tienen el valor absoluto uno.

Demostración. Si  $\beta y = By$  donde  $y \neq 0$ , entonces

$$\beta y_i = \sum_{j=1}^n b_{ij} y_j, \quad 1 \leqslant i \leqslant n.$$

Utilizando las hipótesis de este lema y la notación de la Definición 2.1, concluimos que

$$|eta||m{y}|\leqslant|m{B}||m{y}|\leqslantm{A}|m{y}|$$

lo que implica que  $|\beta| \leq r_{|\mathbf{y}|} \leq r$ , lo que a su vez demuestra (2.11).

Ahora, si  $|\beta| = r$ , entonces  $|\mathbf{y}|$  es un vector extremal de  $\mathbf{A}$ . Entonces, en virtud del Lema 2.2,  $|\mathbf{y}|$  es un vector propio positivo de  $\mathbf{A}$  que corresponde al valor propio r > 0, por lo tanto

$$r|\boldsymbol{y}| = |\boldsymbol{B}||\boldsymbol{y}| = \boldsymbol{A}|\boldsymbol{y}|, \qquad (2.13)$$

y puesto que  $|\boldsymbol{y}| > 0$ , concluimos de (2.13) y la hipótesis  $|\boldsymbol{B}| \leq \boldsymbol{A}$  que

$$|\boldsymbol{B}| = \boldsymbol{A}.\tag{2.14}$$

Para el vector  $\boldsymbol{y}$ , el cual satisface  $|\boldsymbol{y}| > 0$ , definimos

$$oldsymbol{D} := ext{diag}\left(rac{y_1}{|y_1|}, \dots, rac{y_n}{|y_n|}
ight).$$

Evidentemente los elementos diagonales de esta matriz D tienen el valor absoluto uno, y

$$y = D|y|$$
.

Definiendo  $\beta = r e^{i\phi}$  podemos escribir  $\boldsymbol{B} \boldsymbol{y} = \beta \boldsymbol{y}$  como

$$\boldsymbol{C}|\boldsymbol{y}| = r|\boldsymbol{y}|,\tag{2.15}$$

donde

$$\boldsymbol{C} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\phi} \boldsymbol{D}^{-1} \boldsymbol{B} \boldsymbol{D}. \tag{2.16}$$

Desde (2.13) y (2.15), igualando términos iguales a  $r|\mathbf{y}|$  obtenemos

$$\boldsymbol{C}|\boldsymbol{y}| = |\boldsymbol{B}||\boldsymbol{y}| = \boldsymbol{A}|\boldsymbol{y}|, \qquad (2.17)$$

En virtud de la definición de C en (2.16), |C| = |B|. Combinando este resultado con (2.14), concluimos que

$$|\boldsymbol{C}| = |\boldsymbol{B}| = \boldsymbol{A}.\tag{2.18}$$

En virtud de (2.17) concluimos que  $C|\mathbf{y}| = |C||\mathbf{y}|$ , y dado que  $|\mathbf{y}| > 0$ , sabemos que C = |C| y en en virtud de (2.18),  $C = \mathbf{A}$ . Combinando este resultado con (2.16) obtenemos el resultado deseado  $\mathbf{B} = \exp(i\phi)\mathbf{D}\mathbf{A}\mathbf{D}^{-1}$ . Vice versa, es obvio que si  $\mathbf{B}$  posee la forma (2.12), entonces  $|\mathbf{B}| = \mathbf{A}$ , y  $\mathbf{B}$  posee un valor propio  $\beta$  tal que  $|\beta| = r$ , lo que concluye la demostración.

Poniendo B = A en el Lema 2.3 obtenemos el siguiente corolario.

**Corolario 2.1.** Si  $A \ge 0$  es una matriz  $n \times n$  irreducible, entonces el valor propio r > 0del Lema 2.2 es igual al radio especttral  $\varrho(A)$  de A.

En otras palabras, si  $\mathbf{A} \ge \mathbf{0}$  es una matriz  $n \times n$  irreducible, su radio espectral  $\varrho(\mathbf{A})$  es positivo, y la intersección (en el plano complejo) del círculo  $|z| = \varrho(\mathbf{A})$  con el eje real positivo es un valor propio de  $\mathbf{A}$ .

**Lema 2.4.** Si  $A \ge 0$  es una matriz  $n \times n$  irreducible y B es alguna sub-matriz principal cuadrática de A, entonces  $\varrho(B) < \varrho(A)$ .

*Demostración.* Si B es alguna sub-matriz principal cuadrática de A, entonces existe una matriz de permutación P tal que  $B = A_{11}$ , donde

$$oldsymbol{P}oldsymbol{A}oldsymbol{P}^{\mathrm{T}} = egin{bmatrix} oldsymbol{B} & oldsymbol{A}_{12} \ oldsymbol{A}_{21} & oldsymbol{A}_{22} \end{bmatrix}.$$

En tal caso, definimos

$$m{C}:=egin{bmatrix}m{B}&0\0&0\end{bmatrix}.$$

Aquí **B** y  $A_{22}$  son submatrices principales cuadráticas de  $PAP^{T}$  de los tamaños  $m \times m$  y  $(n-m) \times (n-m)$ , respectivamente, donde  $1 \leq m < n$ . Obviamente,

$$0 \leqslant C \leqslant PAP^{T}$$

y  $\rho(\mathbf{C}) = \rho(\mathbf{B})$ , pero puesto que  $\mathbf{C} = |\mathbf{C}| \neq \mathbf{P}\mathbf{A}\mathbf{P}^{\mathrm{T}}$ , la conclusión sigue inmediatamente del Lema 2.3 y del Corolario 2.1.

Juntaremos los resultados obtenidos hasta ahora en el Teorema de Perron (1907) y Frobenius (1912).

**Teorema 2.1** (Perron-Frobenius). Sea  $A \ge 0$  una matriz  $n \times n$  irreducible. Entonces:

- 1. A posee un valor propio positivo igual a su radio espectral.
- 2. Al valor propio  $\varrho(\mathbf{A})$  le corresponde un vector propio  $\mathbf{x} > 0$ .
- 3.  $\rho(\mathbf{A})$  incrementa cuando cualquier elemento de  $\mathbf{A}$  es incrementado.
- 4.  $\varrho(\mathbf{A})$  es un valor propio simple de  $\mathbf{A}$ .

*Demostración.* Los enunciados 1. y 2. son consecuencias inmediatas del Lema 2.2 y del Corolario 2.1.

Para demostrar 3., supongamos que incrementamos algun elemento de la matriz A, lo que entrega una nueva matriz irreducible  $\tilde{A}$  con  $\tilde{A} \ge A$  y  $\tilde{A} \ne A$ . Aplicando el Lema 2.3 concluimos que  $\varrho(\tilde{A}) > \varrho(A)$ .

Para demostrar que  $\rho(\mathbf{A})$  es un valor propio simple de  $\mathbf{A}$ , es decir,  $\rho(\mathbf{A})$  es un cero de la multiplicidad uno del polinomio característico

$$\phi(t) := \det(t\boldsymbol{I} - \boldsymbol{A}),$$

usamos que  $\phi'(t)$  es la suma de todos los determinantes de las sub-matrices principales de  $t\mathbf{I} - \mathbf{A}$  del tamaño  $(n-1) \times (n-1)$ . Ahora, si  $\mathbf{A}_i$  es alguna sub-matriz principal de  $\mathbf{A}$ , entonces el Lema 2.4 implica que det $(t\mathbf{I} - \mathbf{A}_i)$  no puede desaparecer para ningún  $t \ge \varrho(\mathbf{A})$ , por lo tanto

$$\det(\varrho(\boldsymbol{A})\boldsymbol{I}-\boldsymbol{A}_i)>0$$

y entonces

$$\phi'(\varrho(\boldsymbol{A})) > 0,$$

es decir  $\rho(\mathbf{A})$  no puede ser un cero de  $\phi(t)$  con una multiplicidad mayor que uno, por lo tanto  $\rho(\mathbf{A})$  es un valor propio simple de  $\mathbf{A}$ .

#### 2.4. La ecuación de Euler-Lotka

En 1760, Leonhard Euler publicó una trabajo sobre la estructura de la edad de la población humana. Este trabajo fue desarrollado más por Alfred Lotka (Lotka, 1925). Nosotros empezamos la discusión por el caso discreto en el tiempo.

Sea ahora  $u_{i,n}$  el número de los individuos femeninos de la clase de edad i en el instante ny sea  $\{u_n\}_{n\in\mathbb{N}_0}$  una sucesión con

$$\boldsymbol{u}_n = (u_{0,n}, u_{1,n}, \cdots, u_{\omega-1,n}, u_{\omega,n})^{\mathrm{T}}$$

que satisface

$$u_{n+1} = Lu_n, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$
 (2.19)

donde  $\boldsymbol{L}$  es la matriz de Leslie (2.4).

Utilizando la ecuación (2.19) obtenemos

$$u_{i,n} = \begin{cases} u_{i-n,0} s_1 s_{i-1} \cdots s_{i-n+1} = u_{i-n,0} l_i / l_{i-n} & \text{para } i > n, \\ u_{0,n-i} s_i s_{i-1} \cdots s_1 = b_{n-i} l_i & \text{para } i \leqslant n, \end{cases}$$
(2.20)

donde se define por

$$l_i := s_i s_{i-1} \dots s_1$$

la función de supervivencia que describe la probabilidad con la cual un individuo sobrevive desde su nacimiento hasta la edad i, además  $b_n = u_{0,n}$  es el número de nacimientos en el instante n.

La especificación para i > n corresponde a aquellos individuos que desde una edad inicial i - n alcanzan la edad i en el instante n, mientras que la descripción para  $i \le n$  corresponde a aquellos que nacieron en el instante n - i y que sobreviven hasta tener la edad i en el instante n.

Esta es una solución posible. Lamentablemente la tasa de nacimientos b es desconocida y depende de  $\boldsymbol{u}$ , por lo tanto es necesario determinar una ecuación para b. Multiplicando (2.20) por  $m_i$  y sumando obtenemos

$$b_n = \sum_{i=1}^{\infty} m_i u_{i,n} = \sum_{i=1}^{n} l_i m_i b_{n-i} + \sum_{i=n+1}^{\infty} u_{i-n,0} \frac{l_i}{l_{i-n}} m_i = \sum_{i=1}^{n} f_i b_{n-i} + g_n;$$
(2.21)

aquí

$$f_i = l_i m_i$$

es la función neta de maternidad denotando el número de descendientes nacidos en el instante n por madres nacidas en el instante n - i. La sucesión  $\{g_n\}_{n \in \mathbb{N}_0}$  queda determinada por condiciones iniciales. La ecuación (2.21) see llama ecuación de renovación de Euler.

Aquí nos interesa el comportamiento asintótico de  $b_n$ , y entonces de  $u_n$ , cuando n es grande. La sucesión  $\{g_n\}_{n\in\mathbb{N}}$  siempre es finita bajo la hipótesis de la existencia de una edad máxima  $\omega$ , es decir  $g_n = 0$  para  $n \geq \omega$ . Sea ahora  $n \geq \omega$ , entonces (2.21) asume la forma

$$b_n = \sum_{i=1}^{\omega} f_i b_{n-i}.$$
 (2.22)

Esta ecuación es una ecuación de diferencias lineal con coeficientes constantes. Para resolverla utilizamos el planteo

$$b_n = b_0 \lambda^n$$
.

Insertándolo en (2.22) obtenemos

$$\lambda^{\omega} = f_1 \lambda^{\omega - 1} + f_2 \lambda^{\omega - 2} + \dots + f_{\omega}, \qquad (2.23)$$

es decir una ecuación polinomial del grado  $\omega$  para  $\lambda$ . Su solución general está dada por

$$b_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n + \cdots A_\omega \lambda_\omega^n,$$

bajo la hipótesis que todas las raices son diferentes. La solución general de la ecuación (2.19) para  $n \ge \omega$  está dada por

$$u_{i,n} = b_{n-i}l_i.$$

Se puede demostrar que  $\lambda$  multiplicado por la ecuación (2.23) es la ecuación

$$\det(\boldsymbol{L} - \lambda \boldsymbol{I}) = 0.$$

Utilizando el Teorema de Perron-Frobenius y suponiendo que L es primitiva obtenemos que existe un valor propio positivo dominante  $\lambda_1$  cuyo valor absoluto es mayor que el valor absoluto de todos los demás valores. Así obtenemos que

$$b_n \approx A_1 \lambda_1^n$$
 cuando  $n \to \infty$ .

Esta ecuación nuevamente describe un crecimiento geométrico. La ecuación (2.22) también se escribe en la forma

$$1 = \sum_{i=1}^{\omega} l_i m_i e^{-ri} = \sum_{i=1}^{\omega} f_i e^{-ri},$$

donde se utiliza  $\lambda = e^r$ .

La ecuación se llama *ecuación de Euler-Lotka*. Permite facilmente determinar el número de descendientes generados por un individuo durante su vida. Esta cantidad se llama *tasa de reproducción*  $R_0$ , está dada por

$$R_0 = \sum_{i=1}^{\omega} l_i m_i = \sum_{i=1}^{\omega} f_i.$$

Podemos esperar el crecimiento de una población si  $R_0 \ge 1$ . El parámetro  $\lambda_1$  denota la rapidez del crecimiento.

#### 2.5. Aproximación de McKendrick para la estructura de edad

La aproximación de McKendrick para poblaciones edad-estructuradas fue publicada por primera vez en 1926 y considerada nuevamente por von Foerster en 1959. El planteo es ilustrado mas facilmente utilizando un *diagrama Lexis*. Se supone que el proceso es estacionario donde las tasas de mortalidad y de nacimiento dependen de la edad. La Figura 2.1 muestra una población con estructura de edad, donde cada segmento lineal representa la vida de un individuo.

Sea ahora la u(a, t) la densidad de los individuos (femeninos) con la edad a en el instante t, es decir el número de individuos que tienen una edad a entre  $a_1$  y  $a_2 > a_1$  en el instante aestá dada por

$$\int_{a_1}^{a_2} u(x,t) \,\mathrm{d}a.$$

Después de un paso de tiempo  $\Delta t$  la edad de cada individuo crece por  $\Delta a = \Delta t$ , por lo tanto

$$u(a + \Delta a, t + \Delta t) = u(a, t) - d(a)u(a, t)\Delta t + \mathcal{O}(\Delta t^2),$$



FIGURA 2.1. Diagrama Lexis. Los círculos cerrados ( $\bullet$ ) denotan la muerte de un individuo, y los círculos abiertos ( $\circ$ ) el nacimiento de un descendiente, el cual genera una nueva línea en el diagrama.

donde d es la función de mortalidad y  $d(a)\Delta t + \mathcal{O}(\Delta t^2)$  es la probabilidad con la cual un individuo se muere durante el periodo  $[t, t + \Delta t]$ . Estas consideraciones motivan la siguiente ecuación de derivadas parciales:

$$\frac{\partial u}{\partial a} + \frac{\partial u}{\partial t} = -du. \tag{2.24}$$

La ecuación (2.24) se llama ecuación de derivadas parciales de McKendrick. Se busca una solución de (2.24) para  $0 \leq a \leq \omega$  y  $t \geq 0$ , donde  $\omega$  es la edad máxima de la especies considerada. Las condiciones iniciales son

$$u(a,0) = u_0(a), \quad 0 \le a \le \omega.$$

Los nacimientos entran a través de la función

$$b(t) = u(0,t) = \int_{\alpha}^{\beta} u(a,t)m(a) \,\mathrm{d}a,$$

donde  $[\alpha, \beta]$  es la edad fertil de un individuo y m es la función de maternidad.

Para resolver la ecuación de McKendrick, supongamos por el momento que la función

$$u(0,t) = b(t), \quad t \ge 0$$

está dada. La ecuación (2.24) debe ser resuelta en el cuadrante positivo del plano (a, t), con condiciones dadas para a = 0 y t = 0. Ahora nos imaginamos trasladarlos a lo largo de una de las rectas del diagrama Lexis, una recta de la pendiente 1,

$$t = t(a) = a + c$$
,  $c = \text{constante.}$ 

¿Qué pasa con u al seguir una de esas rectas? En la recta, u puede ser descrita solamente por a:

$$u(a,t) = u(a,t(a)) = u(a,a+c).$$

Tomando la derivada total y utilizando (2.24) obtenemos

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}a} = \frac{\partial u}{\partial a} + \frac{\partial u}{\partial t}\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}a} = -du,$$

es decir la ecuación de derivadas parciales (EDP) para u se reduce a una ecuación de derivadas ordinarias (EDO), la cual puede ser resuelta por métodos conocidos como la separación de variables. Una condición en t = 0 o a = 0 es necesaria para completar la solución, dependiente de cual de estos ejes es intersectado primero por la recta del diagrama Lexis, es decir en dependencia de si c > 0 o c < 0.

En general, una curva a lo largo de la cual una EDP se reduce a una EDO es conocida como *curva característica* (o simplemente *característica*) de la ecuación. Generalmente, consideremos una EDP del tipo

$$f(x, y, \phi)\frac{\partial \phi}{\partial x} + g(x, y, \phi)\frac{\partial \phi}{\partial y} = h(x, y, \phi).$$

La curva parametrizada  $s \mapsto (x(s), y(s))$  es una curva característica de esta EDP si la ecuación se reduce a una EDO sobre ella. Pero puesto que

$$\frac{\mathrm{d}\phi}{\mathrm{d}s} = \frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s} + \frac{\partial\phi}{\partial y}\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}s},$$

el triple  $(x(s), y(s), \phi(s))$  debe satisfacer las ecuaciones características

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s} = f\big(x(s), y(s), \phi(s)\big), \quad \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}s} = g\big(x(s), y(s), \phi(s)\big), \quad \frac{\mathrm{d}\phi}{\mathrm{d}s} = h\big(x(s), y(s), \phi(s)\big).$$

Volvamos al caso de la EDP de McKendrick (2.24). En este caso, las curvas características están dadas por

$$a = \hat{a}(s), \quad y = \hat{t}(s).$$

Sobre estas curvas definimos

$$\hat{u}(s) = u\big(\hat{a}(s), \hat{t}(s)\big),$$

y de acuerdo con la definición de una curva característica la EDP se reduce a una EDO. En este caso,

$$\frac{\mathrm{d}\hat{u}}{\mathrm{d}s} = \frac{\partial u}{\partial a}\frac{\mathrm{d}\hat{a}}{\mathrm{d}s} + \frac{\partial u}{\partial t}\frac{\mathrm{d}\hat{t}}{\mathrm{d}s} = -d\hat{u}$$

Comparando con (2.24) obtenemos las ecuaciones características

$$\frac{\mathrm{d}\hat{a}}{\mathrm{d}s} = 1, \quad \frac{\mathrm{d}\hat{t}}{\mathrm{d}s} = 1, \quad \frac{\mathrm{d}\hat{u}}{\mathrm{d}s} = -d\hat{u}, \tag{2.25}$$

es decir las curvas características del pendiente uno en el cuadrante positivo del plano (a, t), y las condiciones iniciales para s = 0 que tenemos que aplicar dependen de si las rectas intersectan o el eje a o el eje t tal como en el diagrama Lexis (Figura 2.1). Para t > a intersectan el eje t<br/> cuando s=0.Si parametrizamos el eje t<br/> como  $t=\tau,\,a=0,$ entonces las condiciones para  $\hat{t},\,\hat{a}$  <br/>y $\hat{u}$  en s=0son

$$\hat{t}(0) = \tau, \quad \hat{a}(0) = 0, \quad \hat{u}(0) = b(\tau).$$
 (2.26)

Ahora, integrando las ecuaciones (2.25) con las condiciones iniciales (para la integración con respecto a s) (2.26) obtenemos

$$a = \hat{a}(s) = s, \quad t = \hat{t}(s) = s + \tau, \quad \hat{u}(s) = b(\tau) \exp\left(-\int_0^s d(\sigma) \,\mathrm{d}\sigma\right), \tag{2.27}$$

es decir

$$\hat{u}(s) = b(\tau)l(s), \quad l(a) = \exp\left(-\int_0^a d(\sigma)\,\mathrm{d}\sigma\right).$$
 (2.28)

Para expresar la solución en las variables originales notamos que de la segunda ecuación en (2.27) obtenemos

$$\tau = t - s = t - a$$

y por lo tanto desde (2.28)

$$u(a,t) = b(t-a)l(a)$$
 para  $t > a$ .

Aplicando argumentos similares para el caso  $t \leq a$  y combinando los dos resultados obtenemos finalmente

$$u(a,t) = \begin{cases} u_0(a-t)l(a)/l(a-t) & \text{para } t \leq a, \\ b(t-a)l(a) & \text{para } t > a. \end{cases}$$

La función  $a \mapsto l(a)$  se llama función de supervivencia. La Figura 2.5 muestra tres ejemplos típicos. El tipo I es típico para poblaciones humanas, donde normalmente gran parte de los individuos sobrevive hasta tener una cierta edad y después fallece (sin embargo, la mortalidad infantil causa una cierta distorsión de la curva ideal). El tipo II es típico de pequeños aves, y el tipo III es típico de organismos tales como peces que ponen millones de huevos de los cuales la gran mayoría nunca termina en individuos adultos. El tipo II, donde la mortalidad d(a) es efectivamente una constante d independiente de a, es el más facil de tratar matemáticamente.

#### Literatura citada en este capítulo

- Euler, L., 1760. Recherches générales sur la mortalité et la multplication du genre humain. *Histoire de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres*, année 1760, 144–164 (Berlin, 1767). Reprinted as "A general investigation into the mortality and multiplication of the human species", *Theor. Popl. Biol.* 1, 204–314 (1970).
- Frobenius, G.F., 1912. Über Matrizen aus nicht negativen Elementen. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss., 456–477.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**, 183–212.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA.



FIGURA 2.2. Tres tipos de la función l(a) definida por (2.28) con  $d(a) = \ln(10^{-4})a^p/(p+1)$  para (I) p = 4, (II) p = 0 (caso  $d \equiv \text{const.}$ ) y (III) p = -0.8.

- McKendrick, A.G., 1926. Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Ed. Math.* Soc. 44, 98–130.
- Perron, O., 1907. Zur Theorie der Matrizen. Math. Annalen 64, 248–263.
- Sigler, L., 2002. Fibonacci's Liber Abaci: A Translation into Modern English of Leonardo Pisano's Book of Calculation. Springer-Verlag, New York, 2002.
- Von Foerster, H., 1959. Some remarks on changing populations. In: Stohlman, F. (Ed.), The Kinetics of Cellular Proliferation, 382–407. Grune and Stratton, New York, USA.

#### Capítulo 3

# Dinámica de poblaciones interactuantes. Parte I: Modelos de predador-presa

En este capítulo estudiaremos la interacción de diversas especies, considerando primeramente sistemas formados por parásitos y sus huéspedes, luego predadores y sus presas y finalmente dos especies en competencia mutua. Un aspecto importante en el análisis matemático de este tipo de modelos es la teoría de bifurcaciones, de la cual se presenta una reseña en la última parte del capítulo.

#### 3.1. El modelo de Nicholson y Bailey

El modelo de Nicholson y Bailey (1935) trata de describir la interacción entre parásitos y sus huéspedes. La importancia de estudiar esta interacción es ilustrada por el hecho de que aproximadamente 10% de las especies multicelulares de la tierra son parásitos. Los parásitos cumplen con importantes funciones de control biológico del número de insectos o la epidemia de insectos. De la biología sabemos que los parásitos, por ejemplo avispas o moscas, tienen por lo menos un estado parasítico y un estado de vida libre en su ciclo de vida. Los insectos parasíticos normalmente poseen ciclos anuales de vida. Para el modelamiento suponemos que las generaciones son discretas y no intersectan. Hay que enfatizar que los pronósticos del modelo no fueron confirmados por la realidad, y que hay que modificarlo para adaptarlo a sistemas reales.

En lo siguiente, sean  $H_n$  y  $P_n$  el número de los huéspedes y de los parásitos, respectivamente, en la generación n, además sean  $R_0 > 1$  la tasa de reproducción per cápita del huésped sin parásitos y c el número promedio de huevos puestos por el parásito en el huésped, que sobreviven y que a su vez ponen huevos en el ciclo siguiente. Además sea  $f(H_n, P_n)$  la fracción de huéspedes no afectados por parásitos.

Como el *inicio de un ciclo* entendemos la fase de la puesta de los huevos por el parásito. Respecto a los huéspedes, despreciamos efectos que dependen de su densidad, es decir se supone que sin parásitos los huéspedes se multiplican exponencialmente. Depués de que un parásito ha puesto sus huevos, el número total de huéspedes es Hf(H, P) und por lo tanto el número de huéspedes afectados por parásitos es H(1 - f(H, P)). Obtenemos entonces las siguientes ecuaciones de diferencias:

$$H_{n+1} = R_0 H_n f(H_n, P_n), (3.1)$$

$$P_{n+1} = cH_n (1 - f(H_n, P_n)).$$
(3.2)

**Definición 3.1.** Un estado  $(H^*, P^*)$  se llama estado estacionario de las ecuaciones de diferencias

$$H_{n+1} = i(H_n, P_n), \quad P_{n+1} = h(H_n, P_n)$$

 $si \ H^* = i(H^*, P^*) \ y \ P^* = h(H^*, P^*).$ 

Sea ahora  $J^*$  el Jacobiano o la matriz funcional asociada al sistema (3.1), (3.2) evaluada en el estado estacionario  $(H^*, P^*)$ , es decir

$$\mathbf{J}^{*} := \begin{bmatrix} \frac{\partial}{\partial H} (R_{0}Hf(H,P)) & \frac{\partial}{\partial P} (R_{0}Hf(H,P)) \\ \frac{\partial}{\partial H} (cH(1-f(H,P))) & \frac{\partial}{\partial P} (cH(1-f(H,P))) \end{bmatrix} (H^{*},P^{*}) \\
= \begin{bmatrix} R_{0} (f(H^{*},P^{*}) + H^{*}f_{H}(H^{*},P^{*})) & R_{0}H^{*}f_{P}(H^{*},P^{*}) \\ c(1-f(H^{*},P^{*}) - H^{*}f_{H}(H^{*},P^{*})) & -cH^{*}f_{P}(H^{*},P^{*}) \end{bmatrix},$$

donde  $f_H \equiv \partial f / \partial H$  y  $f_P \equiv \partial f / \partial P$ . Definiendo  $h := H - H^*$  y  $p := P - P^*$  y re-escribiendo (3.1), (3.2) como

$$H_{n+1} = R_0 H_n f(H_n, P_n) =: i(H_n, P_n),$$
  

$$P_{n+1} = c H_n (1 - f(H_n, P_n)) =: g(H_n, P_n)$$

obtenemos

$$h_{n+1} = H_{n+1} - H^* = i(H_n, P_n) - H^* = i(H_n, P_n) - i(H^*, P^*)$$
  
=  $i_H(H^*, P^*)(H_n - H^*) + i_P(H^*, P^*)(P_n - P^*),$   
 $p_{n+1} = P_{n+1} - H^* = g(H_n, P_n) - P^* = g(H_n, P_n) - g(H^*, P^*)$   
=  $g_H(H^*, P^*)(H_n - H^*) + g_P(H^*, P^*)(P_n - P^*),$ 

donde  $i_P \equiv \partial i/\partial P$ ,  $i_H \equiv \partial i/\partial H$ ,  $g_P \equiv \partial g/\partial P$  y  $g_H \equiv \partial g/\partial H$ . Podemos entonces escribir

$$\begin{pmatrix} h_{n+1} \\ p_{n+1} \end{pmatrix} = \boldsymbol{J}^* \begin{pmatrix} h_n \\ p_n \end{pmatrix}.$$

Sean  $\lambda_1, \ldots, \lambda_n$  los valores propios de  $J^*$  ordenados tales que  $|\lambda_1| \ge \ldots \ge |\lambda_n|$ , y sean  $v_1, \ldots, v_n$  los vectores propios correspondientes. En este caso podemos representar  $(h_n, p_n)^{\mathrm{T}}$  como

$$\binom{h_n}{p_n} = \sum_{i=1}^2 a_i \lambda_i^n \boldsymbol{v}_i.$$

En los casos respectivos  $|\lambda_1| < 1$  y  $|\lambda_1| > 1$  tenemos las identidades

$$\lim_{n \to \infty} \left| \begin{pmatrix} h_n \\ p_n \end{pmatrix} \right| = 0 \quad \mathbf{y} \qquad \left| \begin{pmatrix} h_n \\ p_n \end{pmatrix} \right| \to \infty,$$

respectivamente.

Entonces para la estabilidad necesitamos que  $|\lambda_1| < 1$ . El polinomio característico de  $J^*$  está dado por

$$\lambda^2 - \beta \lambda + \gamma = 0, \quad \beta = \operatorname{tr} \boldsymbol{J}^*, \quad \gamma = \det \boldsymbol{J}^*.$$

En virtud de  $|\lambda_1| < 1$ , las condiciones de estabilidad son  $\beta < \gamma + 1$  y  $\gamma < 1$ .

Para un análisis de estabilidad de concreto especificaremos en lo siguiente una función f. Suponemos que la búsqueda de los parásitos para encontrar un huésped corresponde a un *proceso de Poisson*. Para poder discutir este aspecto tenemos que realizar una breve digresión a la teoría de probabilidad.

**Definición 3.2** (Proceso estocástico). Sea I un conjunto de índices dado. Un proceso estocástico indicado por I es un conjunto de variables aleatorias  $\{X_{\lambda}\}_{\lambda \in I}$  definidas sobre un espacio de probabilidad  $(\Omega, F, P)$  con valores en S.

Definición 3.3 (Proceso de Poisson). Un proceso estocástico se llama proceso de Poisson si

- 1. la distribución de los eventos en un intervalo de tiempo depende solamente de la longitud de este intervalo, pero no depende de su ubicación en el eje temporal,
- 2. no hay correlación del número de eventos en intervalos disjuntos,
- 3. el tiempo de espera hasta el primer evento es casi seguramente positivo y finito, es decir que es casi seguro que dos eventos no aparecen simultaneamente.

Para poder identificar la función f definimos algunas variables. Sea a el parámetro de la eficiencia de la búsqueda, donde la búsqueda comienza en la generación n al inicio de la temporada (estación) y termina en el instante  $\tau$  durante la temporada. El anidamiento se realiza en dependencia del número de huéspedes aún no afectados y del número de parásitos. Obtenemos entonces

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = -\alpha PH, \quad n < t < n + \tau, \quad \text{donde } \alpha = a/\tau, \tag{3.3}$$

y donde se supone que el número de parásitos es constante:  $P = P_n$ . Resolviendo la ecuación diferencial (3.3) obtenemos

$$H(t) = e^{-\alpha P t}$$

El número de huéspedes al inicio de la temporada es

$$H(n) = H_n,$$

y al término de la temporada,

$$H(n+\tau) = H_n f(H_n, P_n).$$

Ahora podemos calcular f:

$$f(H_n, P_n) = \frac{H(n+\tau)}{H(n)} = \frac{e^{-\alpha P(n+\tau)}}{e^{-\alpha Pn}} = e^{-\alpha P\tau} = e^{-aP}.$$

Las ecuaciones (3.1) y (3.2) nos entregan las respectivas identidades

$$P^* = \frac{1}{a} \log R_0, \quad H^* = \frac{P^* R_0}{c(R_0 - 1)} = \frac{R_0}{a} \frac{\log R_0}{c(R_0 - 1)},$$

y finalmente

$$\gamma = \det \mathbf{J}^* = \begin{vmatrix} R_0 (f(H^*, P^*) + H^* f_H(H^*, P^*)) & R_0 H^* f_P(H^*, P^*) \\ c (1 - f(H^*, P^*) - H^* f_H(H^*, P^*)) & -cH^* f_P(H^*, P^*) \end{vmatrix}$$
$$= (-c) \frac{R_0}{a} \frac{\log R_0}{c(R_0 - 1)} (-a) \frac{1}{R_0} - c \left(1 - \frac{1}{R_0}\right) R_0 \frac{R_0}{a} \frac{\log R_0}{c(R_0 - 1)} (-a) \frac{1}{R_0} \frac{1$$

$$=\frac{R_0\log R_0}{R_0-1} > 1,$$

es decir el sistema es inestable. Esto no corresponde a la realidad puesto que en un sistema inestable se extinguirían o los parásitos o los huéspedes.

Esta discrepancia puede ser motivada por el exceso de "generosidad" en las presuposiciones del modelo. Para lograr un modelo más realístico habría que modificar algunas hipótesis. Primeramente, hay que evitar la extinción del huésped remplazando la expresión  $R_0H_n$  por una función no lineal y más realista. Análogamente, una expresión no lineal debería remplazar nuestra hipótesis de que  $\alpha H$  es la tasa per cápita del anidamiento de los parásitos en los huéspedes. También habría que considerar que el tiempo disponible para encontrar un huésped disminuye cuando crece la densidad de los parásitos, puesto que dos individuos que se encuentran deben apartarse antes de poder continuar sus respectivas búsquedas.

Por otro lado, la búsqueda de los parásitos no es enteramente aleatoria, sino que prefieren buscar huéspedes en aquellos lugares donde los han econtrado en una búsqueda anterior, además algunos huéspedes son más faciles de econtrar que otros. Esta heterogeneidad puede aumentar la estabilidad.

Si se cambia la hipótesis de una distribución de Poisson y se supone una distribución del tipo

$$f(H,P) = \left(1 + \frac{bP}{k}\right)^{-k}$$

la cual corresponde a la distribución de Poisson para  $k \to \infty$ , entonces el estado estacionario es estable para k < 1.

#### 3.2. El modelo de Lotka y Volterra

En 1925 el matemático Vito Volterra, quien estaba interesado en ecuaciones diferenciales e integrales, conversó con su futuro yerno, el biólogo marino Umberto d'Ancona. D'Ancona se estaba preguntando por qué si las actividades pesqueras en el mar mediterráneo habian disminuido como consecuencia de la Primera Guerra Mundial, la proporción de peces predadores efectivamente habia incrementado, y consultó a Volterra si habia alguna manera de tratar este fenómeno matematicamente. Volterra publicó un articulo muy largo sobre el tema en 1926 (Volterra, 1926). Alfred Lotka habia propuesto las mismas ecuaciones en su libro publicado en 1925 (Lotka, 1925). Sin embargo, Lotka y Volterra diseñaron sus modelos no como herramienta de pronóstico cuantitativo, sino que para facilitar la comprensión cualitativa de ecosistemas.

En la interacción presa-predador, sea U el número de presas y V el número de predadores. En palabras la interacción puede ser expresada como

> tasa de cambio de U = tasa neta de crecimiento de U sin predación — tasa de pérdida de U por predación, tasa de cambio de V = tasa neta de crecimiento de V por predación — tasa de pérdida de V sin presa.

Así se supone implícitamente, y de manera poco realista, que la interacción presa-predador es el único determinante en la dinámica de las poblaciones. Otras presuposiciones hechas por Lotka y Volterra son las siguientes.

- La presa es limitada solamente por la presencia del predador, y en ausencia del predador crecería exponencialmente.
- La *respuesta funcional* del predador es lineal. En otras palabras, el término de predación es lineal en U.
- No hay interferencia entre los predadores en la búsqueda de presa. En otras palabras, los encuentros entre predadores no consumen tiempo o en otra forma reducen la eficiencia de búsqueda por la presa. Matemáticamente, el término de predación es lineal en V.
- En la ausencia de la presa el predador se extingue exponencialmente.
- Cada muerte de un individuo de la presa contribuye de manera idéntica al crecimiento de la población de predadores. Esto es más realísta si consideramos U y V como biomasa al lugar de números.

Las primeras tres de estas hipótesis reflejan las presuposiciones del modelo de Nicholson y Bailey para sistemas de huésped-parásitos. La combinación de la hipótesis de una respuesta funcional lineal con la hipótesis de no interferencia entre los predadores genera términos proporcionales a UV, denominados *ley de acción de masa*, en analogía a términos que aparecen en ecuaciones cinéticas de reacciones químicas. Obtenemos entonces el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\frac{\mathrm{d}U}{\mathrm{d}\tau} = \alpha U - \gamma UV, \quad \frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}\tau} = \varepsilon \gamma UV - \beta V. \tag{3.4}$$

Adicionalmente queremos incluir el efecto de pesca. Sea E el esfuerzo de pesca y sean p y q los coeficientes de pesacbilidad del predador y de la presa, respectivamente. En tal caso obtenemos al lugar de (3.4) el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{\mathrm{d}U}{\mathrm{d}\tau} = \alpha U - pEU - \gamma UV, \quad \frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}\tau} = \varepsilon \gamma UV - qEV - \beta V. \tag{3.5}$$

Este sistema posee un estado estacionario trivial (0,0) y el estado estacionario no trivial dado por

$$U^* = \frac{qE + \beta}{\varepsilon\gamma}, \quad V^* = \frac{\alpha - pE}{\gamma}.$$
(3.6)

Antes de analizar la naturaleza de (3.6), discutiremos el efecto del incremento de la proporción de los predadores en la pesca mencionado inicialmente. Supongamos por el momento que el sistema ha alcanzado el estado estacionario no trivial  $(U^*, V^*)$ . Entonces la proporción de los predadores pescados está dada por

$$P = \frac{qEV^*}{pEU^*} = \frac{q\varepsilon(\alpha - pE)}{p(qE + \beta)}.$$

Es fácil ver que

.

es decir que cuando el esfuerzo de pesca disminuye (tal como sucedió durante la Primera Guerra Mundial), crece la proporción de los predadores en la pesca.

Al parecer, este modelo puede exitosamente explicar un efecto observado en realidad. Sin embargo permanece la pregunta: ¿es justificada la hipótesis que el sistema haya alcanzado el estado estacionario  $(U^*, V^*)$ ? Para poder contestar eso, volvamos a analizar el sistema (3.5). La estabilidad del estado estacionario es determinada por los valores propios del Jacobiano

$$\boldsymbol{J}^* = \begin{bmatrix} 0 & -\gamma U^* \\ \varepsilon \gamma V^* & 0 \end{bmatrix}$$

Esta matriz satisface tr $J^* = 0$ , det  $J^* > 0$ , es decir sus valores propios son puramente imaginarios. Entonces, las ecuaciones linealizadas por el estado estacionario poseen soluciones periódicas, pero las ecuaciones no lineales podrían tener soluciones periódicas o soluciones en forma espirales que convergen al o se alejan del estado estacionario, en dependencia de los términos no lineales. Para aclarar esto hay que realizar un análisis no lineal.

Primeramente definimos variables nuevas

$$u = U/U^*, \quad v = V/V^*, \quad t = (\alpha - pE)\tau.$$

Observar que  $\alpha - pE$  es la tasa de crecimiento de la presa en ausencia de predadores. Ahora las ecuaciones se convierten en

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = u(1-v), \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = av(u-1), \tag{3.7}$$

donde

$$a = \frac{qE+\beta}{\alpha-pE}$$

Ahora, dividiendo la segunda ecuación en (3.7) por la primera, obtenemos

$$\frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}u} = \frac{av(u-1)}{u(1-v)}.\tag{3.8}$$

Esta ecuación es separable, es decir es equivalente a

$$a(u-1)\frac{\mathrm{d}u}{u} + (v-1)\frac{\mathrm{d}v}{v} = 0,$$

y su integral es

$$\Phi(u, v) = a(u - \log u) + v - \log v = A, \tag{3.9}$$

donde A es una constante de integración. Las trayectorias en el plano (u, v) son las conturas de la superficie

$$w = \Phi(u, v)$$

en el espacio (u, v, w) (es decir, las iso-líneas de w) son curvas cerradas que corresponden a soluciones periódicas de (3.7), es decir de (3.5), ver Figura 3.1.

Puesto que las poblaciones son periódicas, podemos calcular la población en promedio de casa especie, la cual es proporcional a la pesca, durante un período T. Sean entonces

$$\bar{u} := \frac{1}{T} \int_0^T u(t) \,\mathrm{d}t, \quad \bar{v} = \frac{1}{T} \int_0^T v(t) \,\mathrm{d}t.$$


FIGURA 3.1. Curvas  $\Phi(u, v) = A$ , representando trayectorias periódics de (3.7), para a = 1/2, correspondiendo a  $A = 1, 6, 1, 7, \ldots, 3, 2$  (ver (3.9)). El punto  $(u^* = 1, v^* = 1)$  es el estado estacionario de (3.7).

Ahora, dividiendo la primera ecuación en (3.7) por Tu, la segunda por Tv e integrando de 0 a T obtenemos

$$\frac{1}{T} \left[ \log u(t) \right]_{t=0}^{t=T} = 1 - \bar{v}, \quad \frac{1}{T} \left[ \log v(t) \right]_{t=0}^{t=T} = a(1 - \bar{u}).$$

Sin embargo, en virtud de la periodicidad, el lado izquierdo de cada una de estas ecuaciones desaparece, por lo tanto

$$\bar{u} = 1, \quad \bar{v} = 1,$$

o equivalentemente,

$$\bar{U} = U^*, \quad \bar{V} = V^*.$$

La población en promedio es la población estacionaria, y nuestra conclusión anterior queda válida, lo que explica por qué el decrecimiento del esfuerzo de pesca en el Mar Adriático causó un incremento de la proporción del predador en la pesca. Mas generalmente, el *principio de Volterra* afirma que una intervención en un sistema de predador-presa que extingue ambos presa y predador en proporción a los tamaños de la población de cada especie tiene el efecto de incrementar el promedio de la población de la presa.

#### 3. MODELOS DE PREDADOR-PRESA

Consideremos ahora otro pronóstico del modelo de Lotka y Volterra. El modelo pronostica soluciones oscilatorias, las cuales corresponden a sistemas reales por lo menos por tiempos cortos. Sin embargo, nuestra expectativa es que si aplicamus algún cambio pequeño a las ecuaciones (para corregir hipótesis no realísticas), las soluciones cualitativas deben quedar las mismas, en particular oscilatorias. Desafortunadamente, esto no es así. Se puede demostrar que agregar un término arbitrariamente pequeño a las ecuaciones puede cambiar los pronósticos cualitativos del modelo, es decir el modelo es estructuralmente inestable. Esta inestabilidad estrucural está vinculada a la separabilidad de la ecuación (3.8); después de una pequeña modificación de las ecuaciónes, ya no existe ninguna cantidad conservada que corresponde a  $\Phi(u, v)$ . En otras palabras, y como ilustra la Figura 3.1, existe una familia de soluciones oscilatorias, mientras que necesitamos una solución oscilatoria aislada, llamada ciclo límite, para que el modelo sea estructuralmente estable. En la próxima sección modificaremos el modelo y trataremos de obtener un sistema estructuralmente estable que pueda explicar el comportamiento oscilatorio presa-predador.

## 3.3. El modelo de Rosenzweig y MacArthur

Ahora remplazaremos dos de las hipótesis no realísticas del modelo de Lotka y Volterra (3.4). Primeramente remplazamos la constante  $\alpha$ , la tasa de crecimiento per cápita de la presa en ausencia de predación, por la expresión más realística

$$\Theta(U) = r\left(1 - \frac{U}{K}\right),\,$$

ya derivada anteriormente, donde K es la densidad máxima de la presa. Además, la expresión lineal  $\gamma U$ , que corresponde a la respuesta del predador a la presa, es remplazada por la respuesta funcional más general  $\Phi(U)$ . Derivaremos enseguida una expresión algebráica para este término. En cualquier caso, el modelo que discutiremos ahora es de la forma

$$\frac{\mathrm{d}U}{\mathrm{d}\tau} = rU\left(1 - \frac{U}{K}\right) - V\Phi(U), \quad \frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}\tau} = eV\Phi(U) - \beta V, \tag{3.10}$$

conocido como modelo de Rosenzweig y MacArthur.

Para modelar la respuesta funcional, consideremos el "presupuesto de tiempo" de un predador individual. Se supone que la cantidad de presa cazada por un predador es proporcional a la densidad de la presa y al tiempo utilizado efectivamente para la búsqueda. Notamos que el tiempo solamente de búsqueda es el tiempo total usado para actividades de alimentación menos el tiempo necesitado para tratar ítemes de presa individuales. Es decir, si N denota el número total de ítemes de presa cazados durante un periodo, T es la duración del periodo, U es la densidad de la presa, s es la tasa de la búsqueda y h es el tiempo de tratamiento ("handling time"), entonces

$$N = sU(T - hN),$$

es decir

$$N = \frac{sUT}{1+hs}$$

y por lo tanto

$$\Phi(U) = \frac{sU}{1 + shU}.$$

Ahora obtenemos un estado estacionario en  $(U^\ast,V^\ast)$ dado por

$$U^* = \frac{m}{es}(1 + shU^*), \quad V^* = \frac{r}{s}\left(1 - \frac{U^*}{K}\right)(1 + shU^*).$$

Ahora simplificaremos estas ecuaciones utilizando variables no dimensionales. Sean

$$u = \frac{U}{K}, \quad v = \frac{sV}{r}, \quad t = \frac{e\tau}{h}.$$

Así, definiendo

$$a = \frac{rh}{e}, \quad b = shK, \quad c = \frac{mh}{e},$$

obtenemos al lugar de (3.10) las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}(\frac{U}{K})}{\mathrm{d}\tau} \frac{\mathrm{d}\tau}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{K} \left( rU \left( 1 - \frac{U}{K} \right) - \frac{sUV}{1 + shU} \right) \frac{h}{e}$$
$$= \frac{rh}{e} \left( u(1 - u) - \frac{sV}{r} \frac{u}{1 + shK\frac{U}{K}} \right)$$
$$= a \left( u(1 - u) - v \frac{u}{1 + bu} \right)$$
(3.11)

у

$$\frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}(\frac{sV}{r})}{\mathrm{d}\tau} \frac{\mathrm{d}\tau}{\mathrm{d}t} = \frac{s}{r} \frac{h}{e} \left( \frac{esUV}{1+shU} - mV \right) 
= \frac{sV}{r} \left( \frac{shU}{1+shU} - \frac{mh}{e}V \right) = v \left( \frac{bu}{1+bu} - c \right).$$
(3.12)

También aquí podemos calcular los puntos de equilibrio. Utilizando

$$u^* = \frac{c}{b} + cu^*$$

obtenemos

$$u^*(1-c) = \frac{c}{b},$$

luego

$$u^* = \frac{c}{b(1-c)},$$

además obtenemos que

$$v^* = \frac{1}{b}(1-u^*)(1+bu^*) = \frac{1}{b}\left(1-\frac{c}{b(1-c)}\right)\left(1+\frac{c}{(1-c)}\right)$$
$$= \frac{1}{b^2}\left(b+\frac{bc}{1-c}-\frac{c}{1-c}-\frac{c^2}{(1-c)^2}\right) = \frac{b-2cb+bc^2+bc-bc^2-c+c^2-c^2}{b^2(1-c)^2}$$

$$=\frac{b-c(1+b)}{b^2(1-c)^2}.$$

Este resultado es realístico solamente si

$$\frac{b}{1+b} > c.$$

Para realizar un análisis de estabilidad formamos el Jacobiano  $J^*$  en los puntos de equilibrio. El equilibrio es inestable si

$$\gamma := \det \boldsymbol{J}^* > 0, \quad \beta := \operatorname{tr} \boldsymbol{J}^* > 0$$

Si representamos du/dt y dv/dt en la forma

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = uf(u, v), \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = vg(u, v)$$

obtenemos, en virtud de  $f(u^{\ast},v^{\ast})=f^{\ast}=g(u^{\ast},v^{\ast})=g^{\ast}=0,$  la ecuación

$$\boldsymbol{J}^* = \begin{bmatrix} u^* f_u^* & u^* f_v^* \\ v^* f_u^* & v^* f_v^* \end{bmatrix}$$

Se tiene que

$$\gamma = -u^* v^* f_v^* g_u^*.$$

En virtud de

$$f_v^* = \frac{bu^*}{1+bu^*} > 0, \quad g_u^* = \frac{b+b^2u^*-b^2u^*}{(1+bu^*)^2} < 0$$

se tiene que  $\gamma > 0$ . Ahora debemos considerar la traza

$$\beta = u^* f_u^* + v^* g_v^*.$$

Puesto que  $g_v = 0$ , también sabemos que  $g_v^* = 0$ , por lo tanto

$$\beta = u^* f_u^*.$$

Para  $f_u^\ast > 0$  el sistema se pone inestable. Pero en virtud de

$$f_u^* = a\left(-1 + \frac{vb^2}{(1+bu)^2}\right) = a\left(-1 + \frac{\frac{b-c(1+b)}{(1-c)^2}}{1 + \frac{c}{1-c}}\right) = a\left(-1 + b - c(1+b)\right)$$

la condición de inestabilidad $f_u^\ast>0$  es equivalente a

$$b - c(1+b) > 1.$$

Puesto que la función de respuesta del predador a la presa es una función saturante ( $\Psi(u) = \Phi(u)/u$ , donde  $\Psi'(u) < 0$ ), la consecuencia de un incremento en la densidad de la presa es que una fracción menor de la presa será cazada. Es decir, los factores que desestabilizan el sistema son aquellos que fortalecen el efecto de saturación. Este efecto se amplifica cuando u se mueve desde la parte de la función con pendiente fuerte a la parte con pendiente menor.

Esto sucede (i) incrementando la pendiente de la función de respuesta, (ii) reduciendo el estado estacionario de la presa en la presencia de predación más a la región de pendientes fuertes o (iii) incrementando el estado estacionario de la presa en la ausencia de predación

40

#### 3.4. COMPETENCIA

más hacia la región de saturación. Por lo tanto, algunos de los factores que de-estabilizan el sistema son los siguientes:

- 1. un incremento de la eficiencia s de los predadores en capturar presa,
- 2. un incremento de la eficiencia *e* de los predadores en convertir la presa en biomasa del predador,
- 3. un decrecimiento de la tasa de mortalidad del predador m, o
- 4. un incremento en la capacidad (de la presa) del sistema K.

## 3.4. Competencia

El principio de exlcusión competitiva afirma que si dos especies ocupan el mismo nicho ecológico, una de ellas se extingue. Aquí se dice que dos especies ocupan el mismo nicho ecológico si interactuan en la misma manera con la otra especie respectiva, requieren de los mismos nutrientes, viven en el mismo habitat en el mismo tiempo, etc.

Sean  $U_1$  y  $U_2$  la biomasas de las especies 1 y 2, respectivamente, que supuestamente ocupan el mismo nicho, y supongamos que en ausencia de su respectivo competidor, cada especie crece según la ecuación logística, es decir

$$\frac{\mathrm{d}U_i}{\mathrm{d}\tau} = r_i U_i \left(1 - \frac{U_i}{K_i}\right), \quad i = 1, 2.$$

Aquí el término  $U_i/K_i$  representa la competencia intra-específica. Ahora supongamos que la competencia inter-específica es análoga a la competencia intra-específica. Esto nos lleva al sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{\mathrm{d}U_1}{\mathrm{d}\tau} = r_1 U_1 \left( 1 - \frac{U_1 + \alpha U_2}{K_1} \right), \quad \frac{\mathrm{d}U_2}{\mathrm{d}\tau} = r_2 U_2 \left( 1 - \frac{U_2 + \beta U_1}{K_2} \right),$$

wobei  $\alpha$  es el coeficiente de competencia de la especie 2 con respecto a la especie 1, y  $\beta$  es el coeficiente de competencia inverso (el coeficiente de competencia de la especie 1 con respecto a la especie 2). Supongamos, por ejemplo, que ambas especies compiten por frutas, y que un individuo de la especie 2 come dos frutas para cada fruta comida por un individuo de la especie 1. En este caso,  $\alpha = 2$  y  $\beta = 1/2$ ; en general para dos especies del mismo nicho ecológico se tiene que  $\alpha\beta = 1$ . Notar que este coeficiente de competencia tiene una interpretación relevamnte solamente si consideramos dos especies del mismo nicho.

En lo siguiente, nuevamente trataremos de simplificar las ecuaciones definiendo variables no dimensionales, en este caso

$$u = \frac{U_1}{K_1}, \quad v = \frac{U_2}{K_2}, \quad t = r_1 \tau.$$

Tal como en el caso de (3.11) y (3.12) obtenemos aquí

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = u\left(1 - u - \alpha \frac{K_2}{K_1}v\right), \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = \frac{r_2}{r_1}v(1 - \beta K_1K_2u - v).$$

Remplazando

$$a = \alpha \frac{K_2}{K_1}, \quad b = \beta \frac{K_1}{K_2}, \quad c = \frac{r_2}{r_1}$$



FIGURA 3.2. Campo de direcciones de (3.13) para a > 1, b < 1, mostrando también las nulclinas.

obtenemos

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = u(1-u-av), \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = cv(1-bu-v). \tag{3.13}$$

Esto entrega el equilibrio

$$u^* = \frac{1-a}{1-ab}, \quad v^* = \frac{1-b}{1-ab}.$$

Estos equilibrios son realísticos biológicamente solamente para a < 1, b < 1 o a > 1, b > 1. El comportamento de ambas especies para los diferentes valores es ilustrado en la Figura 3.2.

Las rectas dibujadas en los campos de direcciones son las *nulclinas* del sistema, es dedir a lo largo de ellas se tiene que du/dt = 0 o dv/dt = 0, respectivamente, es decir en nuestro caso u = 1 - av y v = 1 - bu.

En la Figura 3.2, el campo de direcciones indica que u será extinguido para a > 1 y b < 1, puesto que todas las flechas apuntan a (u = 0, v = 1).

Analogamente, la Figura 3.3 muestra que para a < 1 y b > 1 todas las flechas apuntan hacia (u = 1, v = 0), lo que significa que la especie 1 sera extinguida. Según la Figura 3.4, también en el caso la > 1 y b > 1 sobrevive solamente una especie, en dependencia de los datos iniciales. Finalmente, la Figura 3.5 muestra el caso hipotético a < 1, b < 1, en el cual



FIGURA 3.3. Campo de direcciones de (3.13) para a < 1, b > 1, mostrando también las nulclinas.

ambas especies sobreviven. Pero para dos especies del mismo nicho ecológico se tiene que  $ab = \alpha\beta = 1$ , por lo tanto este caso no es posible que dos especies vivan en el mismo nicho.

Matemáticamente, podemos respresentar du/dt y dv/dt nuevamente en la forma

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = uf(u, v), \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = vg(u, v),$$

lo que entrega la matriz jacobiana

$$\boldsymbol{J}^* = \begin{bmatrix} u^* f_u^* & u^* f_v^* \\ v^* f_u^* & v^* f_v^* \end{bmatrix}.$$

Suponiendo que  $f_u^* < 0$  y  $g_v^* < 0$  obtenemos que tr  $J^* < 0$ . Entonces, para lograr estabilidad se debe satisfacer la condición det  $J^* > 0$ , es decir  $f_u^* g_v^* > f_v^* g_u^*$ , o equivalentemente,  $\alpha\beta < 1$ . Sin embargo, dado que dos especies del mismo nicho ecológico deben satisfacer  $\alpha\beta = 1$ , estas dos especies nunca pueden convivir.

### 3.5. Conclusiones

Las relaciones entre huéspedes y parásitos y entre presas y predadores son las mismas. Sin embargo, debido al ciclo anual su comportamiento, los sistemas de huéspedes y parásitos se



FIGURA 3.4. Campo de direcciones de (3.13) para a > 1, b > 1, mostrando también las nulclinas.

modelan por una ecuación de diferencias, mientras que el modelo apriopiado de la interacción predador-presa es una ecuación diferencial.

En el caso simple del modelo de Nicholson y Bailey notamos que el sistema es oscilatorio con una amplitud creciente, es decir el parásito o incluso el parásito y el huésped se extinguen. Tal como en el modelo de Lotka y Volterra, se elige una función de respuesta lineal, la cual se remplaza en el modelo de Rosenzweig y MacArthur por una función mas realística no lineal.

Al contrario del modelo de Nicholson y Bailey, el modelo de Lotka y Volterra posee una amplitud constante. Sin embargo, el sistema es inestable puesto que un cambio de los datos iniciales tiene como consecuencia un cambio completo de la oscilación. Rara vez tales oscilaciones pueden ser observadas en la naturaleza; más frecuentamente se observan estados estacionarios estables. Mecanismos posibles que estabilizan un tal sistema son la heterogeneidad del ambiente y la no aleatoriedad del patrón de búsqueda del predador, es decir un predador tiende a buscar presa en aquellos lugares donde alguna vez la habia encontrado.

## 3.6. Estabilidad y bifurcaciones



FIGURA 3.5. Campo de direcciones de (3.13) para a < 1, b < 1, mostrando también las nulclinas.

**3.6.1. Ecuaciones de diferencias de primer orden.** Consideremos una ecuación de diferencias del tipo

$$x_{t+1} = f(x_t, \mu), \tag{3.14}$$

donde  $\mu$  es un parámetro y no necesariamente estamos considerando un modelo de dinámica de poblaciones, así que  $x_t$  puede tomar valores positigvos o negativos. En muchas situaciones, x denotará la perturbación de un estado estacionario.

Evidentemente, el comportamiento de una solución de (3.14) puede variar con  $\mu$ . Por ejemplo, si el valor propio  $f_x^*$  incrementa desde  $f_x^* < 1$  a  $f_x^* > 1$  cuando el parámetro  $\mu$  es incrementado más allá de un valor crítico  $\mu_c$ , esperamos que el carácter del estado estacionario cambia desde "monotonamente estable" a "monotonamente inestable", de acuerdo al análisis de la Sección 1.1.3. Un diagrama del comportamiento de la solución (mostrando los estados estacionarios, las órbitas periódicas, su periodicidad etc.) se llama diagrama de bifurcación, y los puntos en los cuales la solución cambia su comportamiento son los puntos de bifurcación. A modo de ejemplo, describiremos enseguida todos los tipos de bifurcación posibles con la ecuación de primer orden (3.14).



FIGURA 3.6. Una bifurcación transcrítica.

3.6.1.1. *Bifurcaciones silla-nodo*. Un ejemplo típico de una bifurcación silla-nodo es la ecuación

$$x_{t+1} = f(x_t, \mu) = x_t + \mu - x_t^2.$$

Esta ecuación no posee ningún estado estacionario para  $\mu < 0$ , y dos estados estacionarios  $(x^* = \pm \sqrt{\mu})$  para  $\mu > 0$ . El estado estacionario  $x^* = \sqrt{\mu}$  es estable, y el estado estacionario  $x^* = -\sqrt{\mu}$  es inestable. El punto de bifurcación es  $(x, \mu) = (x_c, \mu_c) = (0, 0)$ , donde f(0, 0) = 0, y el valor propio correspondiente es  $f_x(0,0) = 1$ . Mas generalmente, se dice que una *bifurcación silla-nodo* ocurre cuando cerca del punto de bifurcación la ecuación (3.14) posee una curva única de puntos fijos en el plano  $(x, \mu)$ , la cual pasa por el punto  $(x_c, \mu_c)$  y está localizada a un lado de la línea  $\mu = \mu_c$ . Una tal bifurcación ocurre en un punto  $(x_c, \mu_c)$  bajo las siguientes condiciones:

$$f(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_x(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 1, \quad f_\mu(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0, \quad f_{xx}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0.$$

3.6.1.2. Bifurcaciones transcríticas. La ecuación prototípica de este caso es

$$x_{t+1} = x_t + \mu x_t - x_t^2.$$

La ecuación posee dos estados estacionarios:

$$\begin{cases} x^* = 0 \text{ estable}, x^* = \mu \text{ inestable} \quad \text{para } \mu < 0, \\ x^* = 0 \text{ inestable}, x^* = \mu \text{ estable} \quad \text{para } \mu > 0. \end{cases}$$

Evidentemente, el punto de bifurcación es  $(x, \mu) = (x_c, \mu_c) = (0, 0)$ , y el valor propio en el punto de bifurcación es  $f_x(0, 0) = 1$ . Ver Figura 3.6.

Mas generalmente, se dice que una *bifurcación transcrítica* ocurre cuando cerca del punto de bifurcación la ecuación (3.14) posee *dos* curvas de puntos fijos en el plano  $(x, \mu)$ , de las cuales cada una pasa por el punto  $(x_c, \mu_c)$  y existe en ambos lados de la línea  $\mu = \mu_c$ , y donde hay un intercambio de propiedades de estabilidad en el punto de bifurcación. Sin pérdida



FIGURA 3.7. Una bifurcación "pitchfork".

de generalidad (podemos redifinir x si necesario) podemos considerar una de estas curvas como x = 0. Entonces, una tal bifurcación ocurre en un punto  $(x_c, \mu_c)$  bajo las siguientes condiciones:

$$f(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_x(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 1, \quad f_\mu(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_{x\mu}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0, \qquad f_{xx}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0.$$

3.6.1.3. Bifurcaciones tipo "pitchfork". Conideremos la ecuación prototípica

$$x_{t+1} = f(x_t, \mu) = x_t + \mu x_t - x_t^3$$

la cual posee el estado estacionario trivial  $x^* = 0$  para  $\mu < 0$  y tres estados estacionarios para  $\mu > 0$ , el estado estacionario trivial  $x^* = 0$  y los dos no triviales  $x^* = \pm \sqrt{\mu}$ . El estado trivial es estable para  $\mu < 0$  y los dos estados no triviales son estables para  $\mu > 0$ . El punto de bifurcación es  $(x, \mu) = (x_c, \mu_c) = (0, 0)$ , y el valor propio correspondiente en el punto de bifurcación es  $f_x(0, 0) = 1$ , ver Figura 3.7.

Mas generalmente, se dice que una *bifurcación pitchfork* ocurre cuando cerca del punto de bifurcación la ecuación (3.14) posee *dos* curvas de puntos fijos en el plano  $(x, \mu)$ , de las cuales cada una pasa por el punto  $(x_c, \mu_c)$  y de las cuales una existe en un lado y la otra en ambos lados de la línea  $\mu = \mu_c$ . Sin pérdida de generalidad (podemos redifinir x si necesario) podemos considerar que aquella de de estas curvas que existe en ambos lados de  $\mu = \mu_c$  es x = 0, lo que nuevamente simplifica las condiciones de bifurcación. El estado estacionario trivial es estable en un lado de  $\mu = \mu_c$ , y ambas soluciones no triviales son estables si x = 0es inestable, e inestables si x = 0 es estable. Una tal bifurcación ocurre en un punto  $(x_c, \mu_c)$ bajo las siguientes condiciones:

$$f(x_{c}, \mu_{c}) = 0, \quad f_{x}(x_{c}, \mu_{c}) = 1, \quad f_{\mu}(x_{c}, \mu_{c}) = 0,$$
  
$$f_{xx}(x_{c}, \mu_{c}) = 0, \quad f_{x\mu}(x_{c}, \mu_{c}) \neq 0, \quad f_{xxx}(x_{c}, \mu_{c}) \neq 0.$$



FIGURA 3.8. (a) Una bifurcación periodo-doblante simple. El estado estacionario trivial pierde su estabilidad cuando  $\mu > 0$ , y las curvas ··· representan las soluciones 2-periodicas que asumen de manera alternante los valores superiores e inferiores, (b) una cascada de bifurcaciones periodo-doblantes que lleva al caos.

## 3.6.1.4. Bifurcaciones tipo "flip" o "periodo-doblantes". La ecuación prototípica es

$$x_{t+1} = f(x_t, \mu) = -x_t - \mu x_t + x_t^3,$$

Un estado estacionario es el trivial  $x^* = 0$ , que existe para todo  $\mu$ . Existe también una curva de estados estacionarios dada por  $(x^*)^2 = \mu + 2$ , la cual es generada por una bifurcación pitchfork desde el estado estacionario trivial en  $(x, \mu) = (0, -2)$ ; no nos interesa esta bifurcación.

El punto de bifurcación de interés es  $(x, \mu) = (x_c, \mu_c) = (0, 0)$  con el valor propio  $f_x(0, 0) = -1$ . Aquí el estado estacionario trivial pierde su estabilidad y cambia del comportamiento "oscilatorio estable" a "oscilatorio inestable", pero no existe ningún estado estacionario estable para  $\mu > \mu_c$ . ¿Qué pasa aquí con las soluciones de la ecuación?

Podemos encontrar una respuesta considerando la segunda iterada  $f^2 = f \circ f$  de f, la cual es equivalente a considerar cada segundo término de la sucesión  $\{x_t\}_{t\in\mathbb{N}}$ . Es fácil ver que cuando  $\mu$  crece de  $\mu < 0$  a  $\mu > 0$ , y la derivada  $f_x$  en la rama trivial cambia de un lado de -1 a otro, la derivada  $(f^2)_x$  cambia de un lado de 1 a otro, y (con algo de trabajo) vemos que este punto corresponde a una bifurcación pitchfork de  $f^2$ . Entonces aparecen dos estados estacionarios nuevos  $x_1^*$  y  $x_2^*$  de  $f^2$  que no son estados estacionarios de f. La única posibilidad que existe aquí es que éstos corresponden a soluciones de f (es decir, de (3.14)) 2-periodicas que oscilan entre  $x_1^*$  y  $x_2^*$ . Una órbita estable del periodo 2 bifurca desde el estado estacionario trivial en (0, 0), ver Figura 3.8 (a).

Mas generalmente, se dice que una bifurcación periodo-doblante ocurre cuando cerca del punto de bifurcación la ecuación (3.14) posee una sola curva de puntos fijos en el plano  $(x, \mu)$ , mientras que su segunda iterada  $f^2$  experimenta una bifurcación pitchfork en  $(x_c, \mu_c)$ . Sin pérdida de generalidad (podemos redifinir x si necesario) podemos considerar que la curva de puntos fijos es la línea x = 0, lo que también aquí simplifica las condiciones de bifurcación. Esta curva es estable en un lado de  $\mu = \mu_c$ , y la solución 2-periodica es inestable si ocurre donde  $x^* = 0$  es estable, y es estable si ocurre donde  $x^* = 0$  es inestable. Una tal bifurcación ocurre en un punto  $(x_c, \mu_c)$  bajo las siguientes condiciones:

$$f(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_x(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = -1, \quad f_\mu^2(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, f_{xx}^2(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \qquad f_{x\mu}^2(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0, \quad f_{xxx}^2(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0.$$
(3.15)

En tal caso se pueden obtener resultados adicionales. Bajo condiciones relativamente generales, los estados estacionarios  $x_1^*$  y  $x_2^*$  de  $f^2$  sufren el mismo destino que los estados estacionarios triviales de f, es decir producen estados estacionarios estables de  $f^4$ , luego de  $f^8$ , etc. En tal situación la bifurcación de un estado estacionario estable en estado estacionario inestable más una órbita estable 2-periodica es seguida por una cascada de tales bifurcaciones periodo-doblantes que generan órbitas de las longitudes 4, 8, etc. Esta cascada (ver Figura 3.8 (b)) se acumula en algún valor  $\mu_{\infty}$  del parámetro de bifurcación. Para valores  $\mu > \mu_{\infty}$  un comportamiento mucho más complicado, incluyendo el *caos*, es posible.

Hay muchas definiciones del caos, pero para nuestros propósitos el comportamiento caótico de la ecuación  $N_{t+1} = f(N_t)$  puede ser caracterizado por las siguientes dos propiedades: existen soluciones aperiódicas, y se puede observar el llamado *efecto mariposa*, es decir una gran sensitividad de la solución con respecto a la condición inicial, es decir un pequeño error en la epecificación de la condición inicial puede generar grandes diferencias en la solución numérica. Una solución caótica es casi indistinguible de comportamiento aleatorio, a pesar de que proviene de una ecuación determinística.

El "camino al caos" periodo-doblante ocurre típicamente en modelos de crecimiento de poblaciones con funciones f que poseen varios extremos con un parámetro de bifurcación en la tasa de reproducción básica, es decir es bien posible que el comportamiento caótico ocurre en sistemas ecológicos.

**3.6.2.** Teoría de bifurcaciones para ecuaciones diferenciales ordinarias. La estabilidad de la solución estacionaria de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\dot{\boldsymbol{x}} = \boldsymbol{f}(\boldsymbol{x}, \mu) \tag{3.16}$$

depende de los valores propios del Jacobiano de f evaluado en ella. Este estado estacionario es asintóticamente estable si todos los valores propios tienen parte real negativa, y es inestable si por lo menos un de los valores propios tiene una parte real positiva. Tal como para ecuaciones de diferencias podemos utilizar la teoría de bifurcaciones para estudiar los cambios cualitativos en el comportamiento de la solución que pueden suceder cuando  $\mu$  varia.

3.6.2.1. *Bifurcaciones con valor propio cero*. La descripcion y el análisis de bifurcaciones de (3.16) con valor propio 0 son casi idénticos a los resultados correspondientes de bifurcaciones con el valor propio 1 de ecuaciones de diferencias. Efectivamente, si comparamos la ecuación de diferencias

$$x_{t+1} = x_t + f(x_t, \mu) \tag{3.17}$$

con la ecuación diferencial

$$\dot{x} = f(x,\mu) \tag{3.18}$$

vemos que los estados estacionarios de ambas son los mismos, es decir el diagrama de bifurcaciones de estados estacionarios es el mismo, además cada valor propio de (3.17) es 1 más el valor propio correspondiente de (3.18). Es decir, podemos traducir los resultados de la Sección 3.6.1 acerca de las bifurcaciones silla-nodo, transcrítica y pitchfork directamente a (3.18). Las condiciones para la ocurrencia de cada una de estas bifurcaciones en un punto  $(x_c, \mu_c)$  son las siguientes, donde nuevamente hemos simplificado la discusión suponiendo que las bifurcaciones transcrítica y pitchfork son desde la solución trivial. Una bifurcación silla-nodo de (3.18) ocurre si

$$f(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_x(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_\mu(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0, \quad f_{xx}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0.$$

Una bifurcación transcrítica de (3.18), con una rama de soluciones siendo x = 0, ocurre si

$$f(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_x(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_\mu(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) = 0, \quad f_{x\mu}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0, \quad f_{xx}(x_{\rm c},\mu_{\rm c}) \neq 0.$$

Una bifurcación pitchfork de (3.18), con una rama de soluciones siendo x = 0, ocurre si

$$f(x_{c}, \mu_{c}) = 0, \quad f_{x}(x_{c}, \mu_{c}) = 0, \quad f_{\mu}(x_{c}, \mu_{c}) = 0,$$
  
$$f_{xx}(x_{c}, \mu_{c}) = 0, \quad f_{x\mu}(x_{c}, \mu_{c}) \neq 0, \quad f_{xxx}(x_{c}, \mu_{c}) \neq 0.$$

Solamente estos tres tipos de bifurcaciones son posibles para ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden. No existe ningún análogo de las bifurcaciones periodo-doblantes para ecuaciones de diferencias (asociadas al valor propio -1).

3.6.2.2. Bifurcaciones de Hopf. En mas de una dimensión existe otra posibilidad como un estado estacionario puede perder su estabilidad. Específicamente, un par de valore propios complejos conjugados puede cruzar el eje imaginario hacia el semiplano derecho. Tal bifurcación normalmente se llama bifurcación de Hopf (tambien bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf). La ecuación prototípica es

$$\dot{x} = \mu x - \omega y - x(x^2 + y^2), \quad \dot{y} = \omega x + \mu y - y(x^2 + y^2),$$
(3.19)

donde  $\omega$  es una constante. El punto de bifurcaci ón es  $(x, y, \mu) = (0, 0, 0)$ , y el Jacobiano evaluado en  $(0, 0, \mu)$  posee los valores propios  $\mu \pm i\omega$ . Transformando (3.19) a coordenadas polares  $(R, \phi)$  mediante  $R^2 = x^2 + y^2$ ,  $\phi = \arctan(y/x)$  obtenemos las ecuaciones

$$\dot{R} = \mu R - R^3, \quad \dot{\phi} = \omega.$$

Este sistema posee la solución trivial R = 0 para todo  $\mu$ , y la solución periódica  $R = \sqrt{\mu}$ ,  $\phi = \omega t$  para  $\mu > 0$ . La solución trivial pierde su estabilidad cuando  $\mu$  crece mas allá de 0, y la solución periódica es estable donde existe.

Más generalmente sea  $\mathbf{x}^* = 0$  la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias para todo  $\mu$  y para  $\mu$  cerca de  $\mu_c$  supongamos que el Jacobiano del sistema  $\mathbf{J}^*$  posee un par de valores propios complejos conjugados  $\lambda(\mu)$  y  $\bar{\lambda}(\mu)$ , que están localizados en el eje imaginario para  $\mu = \mu_c$  (es decir, Re  $\lambda(\mu_c) = 0$ ), y donde todos los demás valores propios tienen parte real negativa. Para sistemas de segundo orden esto ocurre si tr  $\mathbf{J}^* = 0$  para  $\mu = \mu_c$ mientras que det  $\mathbf{J}^* > 0$ . Supongamos también que los valores propios  $\lambda(\mu)$  y  $\bar{\lambda}(\mu)$  cruzan



FIGURA 3.9. Una bifurcación de Hopf (a) supercrítica y (b) subcrítica. La bifurcación supercrítica es estable. La bifurcación subcrítica es inestable cerca del punto de bifurcación, pero muy frecuentamente tales bifurcaciones se ponen estable a lo largo de la rama mediante una bifurcación silla-nodo, como mostrado aquí. En este caso la expectativa es ver una oscilación de gran amplitud cuando  $\mu$  pasa por cero.

el eje imaginario hacia la derecha cuando  $\mu$  crece más allá de  $\mu_c$ , es decir Re  $\lambda'(\mu_c) > 0$ . Entonces existe una solución periódica, única hasta desplazaientos de fase, para cada  $\mu$  en una vecindad unilateral de  $\mu_c$ . Existen dos posibilidades: en el caso *subcrítico*, existe una solución periódica inestable para  $\mu < \mu_c$ , donde la solución trivial es estable; y en el caso *supercrítico*, existe una solución periódica estable para  $\mu > \mu_c$ , donde la solución trivial es inestable, ver Figura 3.9.

La condición para sub- o super-criticalidad es la siguiente. Supongamos que después de una posible transformación el punto de bifurcación es  $(x, y, \mu) = (0, 0, 0)$  y que el sistema con  $\mu = 0$  está dado por

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

Entonces la condición para super-criticalidad es a < 0, donde a es definida por la siguiente expresión, evaluada en el origen:

$$a = \frac{1}{16}(f_{xxx} + f_{xyy} + g_{xxy} + g_{yyy}) + \frac{1}{16\omega}(f_{xy}(f_{xx} + f_{yy}) - g_{xy}(g_{xx} + g_{yy}) - f_{xx}g_{xx} + f_{yy}g_{yy})$$

## Literatura citada en este capítulo

Lotka, A.J., 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA.

- Nicholson, A.J., Bailey, V.A., 1935. The balance of animal populations. Part I. Proc. Zool. Soc. Lond. 3, 551–598.
- Volterra, V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali cinviventi. Mem. Acad. Lineci 2, 31–113.

## Capítulo 4

# Dinámica de poblaciones interactuantes. Parte II: Metapoblaciones

## 4.1. Introducción

El Capítulo 3 ilustra que dos especies nunca pueden ocupar el mismo nicho ecológico. Siempre una de la especies es reemplazada por la otra. Por otro lado, por ejemplo en el habitat del océano no existen muchos nichos ecológicos dado que hay solamente pocos recursos disponibles. Sin embargo, en el caso del plankton muchas especies conviven en el mismo habitat, lo que es posible solamente si las diferentes especies ocupan regiones diferentes. Esta observación nos lleva al concepto de la *metapoblación*, la cual es la totalidad de *sub-poblaciones* de una cierta especie. Las sub-poblaciones viven en habitates aislados (los llamados *patches*) (ver Figura 4.1). Su dinámica es determinada por la interacción entre la extinción de sub-poblaciones locales y la recolonización de patches desocupados.

Debido a la heterogeneidad espacial, diferentes especies pueden coexistir en el mismo nicho ecológico. Un experimento famoso fue realizado por Huffaker en los años 1950 (Huffaker, 1958), el cual ilustra el concepto de una metapoblación. El experimento de laboratorio de Huffaker (1958) consistió en un sistema de predador-presa formado por dos ácaros; un fitófago (*Eotetranychus sexmaculatus*) que se alimenta en naranjas y otro depredador (*Typhlodromus occidentalis*) que depreda sobre éste. Huffaker estudió varias distribuciones de naranjas y bolas de gomas con diferentes niveles de complejidad espacial para controlar la dispersión de los ácaros, comprobando que una colocación compleja, espacialmente heterogénea, promovía la coexistencia de las dos especies, que se hacía imposible en distribuciones simples y homogéneas.

Una población siempre vive sobre una naranja (ver Figura 4.2); su parte libre forma un patch. Si se considera una naranja con una población mixta de predadores y presa, la población total se extingue rapidamente. Pero si consideramos un gran número de patches (naranjas) en un ambiente complejo (ver Figura 4.3) ambas especies pueden coexistir por un número de ciclos.

En general es dificil incorporar efectos espaciales en modelos matemáticos. En lo siguiente conoceremos una posibilidad de incluir estos efectos implicitamente, y la cual entrega modelos fáciles de analizar. Consideraremos primeramente el caso de una especie.

## 4.2. Modelos de una especie

**4.2.1.** Modelo de Levins. Consideremos primeramente el caso discreto en el tiempo. Sea K el número total de los patches habitables. Cada patch se encuentra en uno de los siguientes estados: o está ocupado por individuos de la especie bajo consideración (colonizado) (estado 1), o está desocupado (abandonado) (estado 0). Además se supone que todos los patches son

4. METAPOBLACIONES



FIGURA 4.1. Metapoblación formada por sub-poblaciones A-D (fuente: http://coryi.org/metamodel.htm, descargada en octubre de 2009).



FIGURA 4.2. Patch aislado del experimento de Huffaker (1958).

idénticos y que cada patch está aislado de y conectado con los demás patches de la misma manera.

Ahora sean p(t) la fracción de los patches ocupados en el instante t,  $e\delta t$  la probabilidad de desocupación de un patch ocupado durante el intervalo siguiente del tamaño  $\delta t$ , e la tasa *local* de extinción,  $cp(t)\delta t$  la probabilidad de ocupación de un patch desocupado durante el intervalo siguiente del tamaño  $\delta t$ , y sea c la tasa *local* de colonización. Al contrario de los



FIGURA 4.3. Metapoblación de ácaros (Huffaker, 1958): desarrollo de la población en un ambiente complejo.



FIGURA 4.4. Cambios del estado de un patch para una especie.

modelos anteriores, los cambios de estados se refiere a la ocupación de los patches, pero no directamente al tamaño de la población.

Tenemos que especificar las probabilidades de los cambios del estado durante un intervalo de tiempo del tamaño  $\delta t$ . La probabilidad del cambio al estado desocupado es  $ep(t)\delta t$ , y la

#### 4. METAPOBLACIONES

probabilidad del cambio al estado ocupado es  $cp(t)(1-p(t))\delta t$ . Ahora, considerando el límite  $\delta t \rightarrow 0$ , obtenemos un comportamiento continuo y el modelo completo se convierte en la ecuación diferencial ordinaria

$$\frac{\mathrm{d}p}{\mathrm{d}t} = cp(1-p) - ep,\tag{4.1}$$

llamada modelo de Levins (Levins, 1969).

Comparando el modelo de Levins con otros, vemos que e corresponde a la tasa de fallecimiento y c a la tasa de nacimiento. Se puede suponer que para valores grandes de K el modelo es una buena aproximación de la realidad. Nos interesa ahora saber bajo qué condiciones la población termina de crecer, es decir queremos identificar el estado estacionario del modelo. Para tal efecto igualamos el lado derecho de (4.1) a cero. Despejando p de la ecuación resultante obtenemos las dos soluciones  $p = p_1 = 0$  y

$$p = p^* = 1 - \frac{e}{c},$$

es decir existe un equilibrio en  $p^* = 1 - e/c$  mientras que el punto estacionario trivial  $p_1 = 0$ no es interesante para poblaciones. Evidentemente, aquí importa la tasa de reproducción básica  $R_0 = c/e$ , es decir la fracción de patches que pueden ser colonizados por la subpoblación desde un patch antes que esta misma sub-población sea extinguida. Tal como en otros modelos, aquí  $R_0 > 1$  significa el crecimiento de la metapoblación, para  $R_0 = 1$  no hay crecimiento, y para  $R_0 < 1$  se extingue la metapoblación. Una población puede sobrevivir solamente si

$$R_0 = \frac{c}{e} \ge 1,$$

puesto que en tal caso  $e/c \leq 1$  y luego  $p^* \geq 0$ . Esto sucede si la tasa de colonización c es suficientemente grande o la tasa de extinción e es suficientemente pequeña.

## 4.3. Modelos de especies interactuantes

**4.3.1.** Competencia entre dos metapoblaciones. Consideremos ahora dos especies diferentes que ocupan el mismo nicho ecológico, es decir que son competidores. Para tal efecto extendemos el modelo de Levins de la Sección 4.2.1 a dos metapoblaciones que compiten. En tal caso, un patch puede estar desocupado (estado 0), ocupado por la especie 1 (estado 1), ocupado por la especie 2 (estado 2) o ocupado por ambas especies (estado 12). Pero suponemos que la especie 1 es superior e inmediatamente reemplaza a la otra especie, por lo tanto el estado 12 no puede ocurrir. Tampoco consideraremos el modelamiento de dinámica locales, y suponempos que los efectos de competencia contribuyen o a la reducción de la tasa de colonización c, o al incremento de la tasa de extinción e.

En lo sigiuente  $p_i$  denota la fracción de los patches ocupados por la especie i,  $p_{ij}$  denota la fracción de los patches ocupados por especies  $i \ge j$ ,  $e_i$  es la tasa local de extinción de la especie i,  $\ge c_i$  es la tasa local de colonización de la especie i. Los cambios de estado de un patch están descritos en la Figura 4.5.

Obtenemos las siguientes ecuaciones para dos metapoblaciones competitivas:

$$\frac{\mathrm{d}p_1}{\mathrm{d}t} = c_1 p_1 (1 - p_1) - e_1 p_1, \quad \frac{\mathrm{d}p_2}{\mathrm{d}t} = c_2 p_2 (1 - p_1 - p_2) - e_2 p_2 - c_1 p_1 p_2. \tag{4.2}$$



FIGURA 4.5. Cambios del estado de un patch para dos especies que compiten.

Para la especie 1 recuperamos el modelo de Levins, dado que el comportamiento de la especie 1 (la superior) no depende de la especie 2 inferior. Por otro lado, la especie 2 solamente puede colonizar los patches desocupados por ambas especies, lo que motiva el factor  $(1 - p_1 - p_2)$  en la segunda ecuación de (4.2), además a parte del término de extinción hay que restar aquel término que corresponde al reemplazo de la especie 2 por colonización de la especie 1 (éste es el término  $c_1p_1p_2$ ).

Tal como en el caso del modelo para una especie nos interesan los puntos estacionarios del sistema de ecuaciones diferenciales (4.2). Igualando los lados derechos a cero obtenemos

$$p_1 = 0, \quad p_2 = 0, \quad p_1^* = \frac{c_1 - e_1}{c_1} = 1 - \frac{e_1}{c_1}, \quad p_2^* = 1 - \frac{e_2}{c_2} - \frac{c_1 p_1^*}{c_2} - p_1^*$$

donde  $p_2^* = 1 - e_2/c_2$  para  $p_1 = 0$ . Esto significa que los puntos estacionarios son

$$P_1(0,0), \quad P_2\left(1-\frac{e_1}{c_1},0\right), \quad P_3\left(0,1-\frac{e_2}{c_2}\right), \quad P_4\left(p_1^*,1-\frac{e_2}{c_2}-\frac{c_1p_1^*}{c_2}-p_1^*\right).$$

Esta información ilustra que las especies individuales se extinguen independientemente de la otra especie si  $e_1 \ge c_1$  y  $e_2 \ge c_2$ , respectivamente. En lo siguiente suponemos que  $e_1 < c_1$  y  $e_2 < c_2$ , respectivamente.

Para determinar bajo qué condiciones las especies 1 y 2 pueden coexistir, es decir la especie 2 sobrevive a pesar de la superioridad de la especie 1, consideramos los campos de direcciones para  $c_1 = 2$ ,  $e_1 = 1$  y  $c_2 = 3$ , y  $c_2 = 5$  y  $e_2 = 1$ , respectivamente, ver Figura 4.6.

Evidentemente la especie 2 solamente sobrevive si  $p_1^* > 0$ ,  $p_2^* > 0$ . Pero la hipótesis  $e_1 < c_1$  ya asegura que  $p_1^* > 0$ . Por otro lado, evaluando la condición  $p_2^* > 0$  obtenemos la desigualdad

$$c_2 > \frac{e_2 + c_1 p_1^*}{1 - p_1^*}.$$

Insertando  $p_1^*$  (con  $p_1^* < 1$ ) obtenemos

$$c_{2} > \frac{e_{2} + c_{1}\frac{c_{1} - e_{1}}{c_{1}}}{1 - \frac{c_{1} - e_{1}}{c_{1}}} = \frac{e_{2} + c_{1} - e_{1}}{\frac{e_{1}}{c_{1}}} = \frac{c_{1}e_{2} + c_{1}^{2}}{e_{1}} - c_{1},$$



FIGURA 4.6. Campos de direcciones del modelo con competencia (4.2) para  $c_1 = 2, e_1 = 1$  y  $c_2 = 3$  (arriba) y  $c_1 = 2, c_2 = 5$  y  $e_2 = 1$  (abajo).

es decir la supervivencia de la especie 2 está asegurada si su tasa de colonización  $c_2$  que la de la especie 1. Esto lo llamamos *coexistencia fugitiva*. Indirectamente, la tasa de colonización incorpora la tasa de nacimiento  $r_i$ , puesto que tanto más nacimientos hay, cuanto mayor es el número de patches que la especie 2 puede colonizar.

**4.3.2.** Modelo de predador-presa. Consideremos ahora un sistema de dos especies, una especie predador y otra presa. El experimento de Huffaker (1958) ya discutido es un ejemplo de tal escenario. Huffaker observó que si las dos epecies de ácaros deben convivir en un ambiente simple, por ejemplo formado por un arreglo de naranjas en una bandeja, todas igualemente facilmente accesibles, las especies no alcanzan ni un ciclo completo de predador-presa antes que se extingue la metapoblación completa. Pero si se crea un ambiente complejo, por ejemplo utilizando barreras de vaselina, puentes entre los patches y remplazando algunas de las naranjas por bolas de goma, se reduce específicamente la tasa de colonización del



FIGURA 4.7. Cambios del estado de un patch para el modelo de predador-presa.

predador y las especies pueden coexistir por un tiempo mayor. Tal coexistencia corresponde a un patrón de patches desocupados, patches de predador y presa y de patches de presa afluente.

Queremos desarrollar un modelo de este sistema, donde se considera la especie 3 como predador, reservando el índice 2 para una especie inferior a la especie 1. Aquí un patch puede estar desocupado (estado 0), ocupado por la especie 1 (estado 1), ocupado por la especie 3 (estado 2) o ocupado por ambas especies (estado 13). Pero suponemos que la especie 3, el predador, no puede existir sin presa, por lo tanto el estado 3 no puede ocurrir.

Utilizando los cambios del estado ilustrados en la Figura 4.7 obtenemos aquí el siguiente modelo:

$$\frac{\mathrm{d}p_1}{\mathrm{d}t} = c_1 p_1 (1 - p_1 - p_{13}) - e_1 p_1 - c_3 p_1 p_{13}, \quad \frac{\mathrm{d}p_{13}}{\mathrm{d}t} = c_3 p_1 p_{13} - e_{13} p_{13}. \tag{4.3}$$

La tasa de cambio  $dp_1/dt$  de los patches ocupados solamente por la especie 1 está compuesta por un término de colonización (que a su vez, depende de la fracción de patches desocupados) del cual se resta un término de extinción y un término que corresponde a la colonización por la especie 3 (el cual depende de la fracción de los patches ocupados por las especies 1 y 3). La tasa de colonización de la especie 1 es  $c_1p_1$  puesto que se supone que la colonización no sale de patches ocupados por el predador, sino que solamente de los patches ocupados solamente por la especie 1.

La tasa de cambio  $dp_{13}/dt$  de los patches ocupados por ambas especies está compuesta por un término de colonización del cual se resta un término de extinción. Por supuesto, una transición  $13 \rightarrow 1$  es imposible. El término de colonización  $c_3p_1p_{13}$  depende de  $p_1$  porque el predador puede colonizar solamente los patches ocupados por la especie 1.

Analizando este modelo obtenemos los siguientes puntos estacionarios:

$$P_1(0,0), \quad P_2\left(1-\frac{e_1}{c_1},0\right), \quad P_4(p_1^*,p_{13}^*),$$

donde

$$p_1^* = \frac{e_{13}}{c_3}, \quad p_{13}^* = \frac{c_1(1-p_1^*) - e_1}{c_1 + c_3}$$



FIGURA 4.8. Campos de direcciones del modelo de predador-presa (4.3) para  $c_1 = 4, e_1 = 1, c_3 = 2$  (arriba) y  $c_3 = 6$  (abajo), y  $e_{13} = 2$ .

Tal como en los casos anteriores las tasas de colonización de ambas especies deben ser mayores que las tasas de extinción correspondientes, puesto que en caso contrario la especie correspondiente siempre se extinguirá.

Para el predador persiste el problema de que se puede extinguir por dos motivos: porque extingue la totalidad de la presa por predación, o porque coloniza un número de patches insuficiente.

Para analizar bajo qué condiciones la especie 3 puede sobrevivir consideremos los campos de direcciones del modelo de predador-presa (4.3) para  $c_1 = 4$ ,  $e_1 = 1$ ,  $c_3 = 2$  y  $c_3 = 6$ , y  $e_{13} = 2$  (ver Figura 4.8). Solamente en el segundo caso se produce un estado estable tal que la especie 3 (y la especie 1) sobreviven. Este estado es caracterizado por  $p_{13}^* > 0$ , o equivalentemente

$$\frac{e_{13}}{c_3} < 1 - \frac{e_1}{c_1}.$$



FIGURA 4.9. Cambios del estado de un patch para el modelo de la coexistencia de metapoblaciones competitivas debido a predación.

Esto significa que para asegurar su supervivencia, la tasa de colonización  $c_3$  del predador debe ser suficientemente grande, o la tasa de extinción  $e_{13}$  debe ser suficientemente pequeña.

**4.3.3.** Coexistencia de metapoblaciones competitivas debido a predación. Consideraremos ahora un sistema formado por tres especies: la especie 1 (la "superior"), la especie 2 (el "mejor colonizador") y la especie 3 (el predador). Combinando las discusiones de los modelos anteriores vemos que ahora tenemos que considerar los estados de un patch desocupado (estado 0), ocupado por la especie 1 (estado 1), ocupado por la especie 2 (estado 2), ocupado por las especies 1 y 3 (estado 13) y ocupado por las especies 2 y 3 (estado 23), ver Figura 4.9.

Definiendo la fracción de patches desocupados

$$p_0 := 1 - p_1 - p_2 - p_{13} - p_{23}$$

podemos deducir de la Figura 4.9 el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\frac{dp_1}{dt} = c_1(p_0 + p_2)p_1 - c_3p_1(p_{13} + p_{23}) - e_1p_1, 
\frac{dp_2}{dt} = c_2p_0p_2 - c_1p_1p_2 - c_3p_2(p_{13} + p_{23}) - e_2p_2, 
\frac{dp_{13}}{dt} = c_3p_1(p_{13} + p_{23}) + c_1p_1p_{23} - e_{13}p_{13}, 
\frac{dp_{23}}{dt} = c_3p_2(p_{13} + p_{23}) - c_1p_1p_{23} - e_{23}p_{23}.$$
(4.4)

Los diferentes términos de colonización y de extinción son análogos a los modelos anteriores. Sin embargo hay que notar que aparece una contribución  $c_1p_1p_{23}$  que corresponde a la colonización de un patch en estado 23 por la especie 1, admás ahora la tasa de colonización de la especie 3 depende de  $p_{13} + p_{23}$ , es decir de la fracción de los patches ocupados por el predador.

#### 4. METAPOBLACIONES



FIGURA 4.10. Solución numérica del modelo (4.4) para dos poblaciones competitivas de presa y un predador con  $c_1 = 1$ ,  $c_2 = 1,4$ ,  $c_3 = 2,5$  y  $e_1 = e_2 = e_{13} = e_{23} = 0,7$ .

Tal como ya señala el titular de esta sección, el presente modelo da origen a un resultado intesante. Supongamos que estudiamos las especies 2 y 1 bajo las condiciones de las Secciones 4.3.1 y 4.3.2 eligiendo  $c_1 = 1$  y  $c_2 = 1,4$ . Así,  $c_2$  no satisface la condición de supervivencia de la especie 2. Pero, si agregamos un predador como especie 3 con  $c_3 = 2,5$ , las tres especies pueden coexistir. No se extingue la especie 2 (ver Figura 4.10). Esto es posible gracias al mecanismo de la coexistencia fugitiva, donde el predador genera un número suficiente de patches desocupados que pueden ser colonizados por la especie 2.

#### Literatura citada en este capítulo

- Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predatorprey oscillations. *Hilgardia* 27, 795–834.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entom. Soc. Amer. 15, 237-240.

## Capítulo 5

# Enfermedades infecciosas. Parte I

### 5.1. Introducción y consideraciones preliminares

El desarrollo de modelos matemáticos de enfermedades tiene diversas motivaciones. Por un lado, mediante el modelamiento matemático se espera poder estimar el número total de afectados por una enfermedad para poder tomar medidas de prevención. Por otro lado se desea saber por qué algunas enfermadades aparecen de repente, se propagan rapidamente, y luego desaparecen igualmente rapidamente afectando solamente una pequeña parte de la población. Para el control de epidemias es muy importante poder evaluar la eficiencia de las vacunaciones con la finalidad de controlar, o a lo mejor totalmente extinguir, la enfermedad.

El primer modelo matemático de una enfermedad fue propuesto por Daniel Bernoulli en 1766; para más detalles nos referimos al artículo de Dietz y Heesterbeek (2002). Bernoulli trató de fundamentar la utilidad de la vacunación contra la viruela. Otra contribución importante fue la de Sir R.A. Ross, quien en 1902 recibió el premio Nobel en medicina por su trabajo sobre la malaria, en el cual demostró que esta enfermedad puede ser controlada si se controla el número de los mosquitos. Aquí nos referiremos mucho al trabajo de Kermack y McKendrick (1927), que era uno de los primeros que representaron una buena aproximación a datos reales, por ejemplo de la plaga de Bombay de 1905/1906 (ver Figura 5.1). Además, definiendo el concepto del llamado valor umbral fue posible por primera vez pronosticar la dimensión de una epidemia.

En los años siguientes fueron desarrollados modelos cada vez más complejos para incorporar muchos factores diferentes. El problema es el grado adecuado de la complejidad: algunos modelos son muy simples y no entregan mucho detalle, pero es muy simple resolverlos y evaluarlos. Los modelos más complejos entregan información mucho más detallada, pero son dificiles de resolver y no permiten un análisis cualitativo.

Para diseñar un modelo de una enfermedad hay que decidir qué factores se incorporarán respecto a las características de la población afectada, el tipo de la enfermedad y del modo de la salida de los infectados de la población. Los siguientes son algunos de estos factores.

- La dinámica de la población. La población puede ser considerada cerrada, es decir no existen nacimientos ni fallecimientos naturales en la población, o *abierta*, es decir se consideran nacimientos y fallecimientos naturales.
- *El grado de enfermedad de cada individuo.* Se debe decidir si un individuo puede ser afectado por una enfermedad de manera "gradual", o si la naturaleza de la enfermedad permite solamente constatar si el individuo está enfermo o no.
- La estructura de edad de la población. Esta información importa si se trata de una enfermedad que afecta particularmente gravemente a niños o alternativamente, a ancianos.



FIGURA 5.1. Modelamiento de la "plaga de Bombay" (según Kermack y McKendrick, 1927).

 Distribución de sexo. Esta información es, evidentemente, de interés para el modelamiento de enfermedades transmitidas sexualmente.

Podemos distinguir entre los siguentes tipos de enfermedades.

- Enfermedades microparasitarias. La enfermedad es causada por un virus (por ejemplo, el sarampión), una bacteria (por ejemplo, la tuberculosis) o un insecto (por ejemplo, la malaria). La característica básica es que un individuo o está enfermo, o está sano.
- *Enfermedades macroparasitarias.* La enfermedad es transmitida por un gusano, por ejemplo la lombriz solitaria, o un artrópodo como la pulga. En tales casos, el grado de la enfermedad es interesante.
- Enfermedades epidémicas. La enfermedad se dice epidémica si estalla solamente en ciertos momentos o bajo condiciones determinadas, al contrario de las llamadas enfermedades endémicas.
- *Enfermedades endémicas.* La enfermedad se dice *endémica* si es muy extendida en una población y reaparece en períodos regulares.

En lo siguiente subdividiremos la población afectada por una enfermedad en las siguientes clases de individuos.

- Susceptibles. La clase de los susceptibles, denotada S, contiene todos aquellos individuos que no están enfermos, pero que pueden pillar la enfermedad.
- Latentes. La clase de los latentes, denotada *E*, es formada por los individuos que se han contagiado con la enfermedad, pero aún no exhiben los síntomas de la enfermedad.



FIGURA 5.2. Modelo SI. Solución numérica de (5.2) con la función f(S, I) dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$  y la condición inicial S(0) = 950 y I(0) = 50 (en una población de N = 1000 individuos).

- Infecciosos. La clase de los infecciosos I contiene los individuos clásicamente enfermos, es decir quienes son infecciosos y exhiben los síntomas.
- *Removidos.* La clase de los removidos, denotada *R*, comprende todos los individuos que ya no pueden ser afectados por la enfermedad porque han fallecido, o porque son inmunes.
- *Portadores.* Esta clase, denotada *C*, es formada por todos los individuos que son infecciosos, pero inmunes contra la enfermedad.

En lo siguiente consideraremos una población homogénea y homogenamente mezclada afectada por una enfermedad microparasitaria.

## 5.2. Modelo SI epidémico

El modelo SI es el más simple posible, donde la población solamente consiste en susceptibles (S) e infecciosos (I), y si se enferma un individuo, la enfermedad es permanente (no hay recuperación). Se supone que la población es cerrada, es decir siempre se tiene que

$$S(\tau) + I(\tau) = N, \tag{5.1}$$

donde  $S(\tau)$  es el número de los susceptibles y  $I(\tau)$  es el número de los infecciosos en el instante  $\tau$ . Las hipótesis (en este caso, muy simples) resultan en el diagrama

$$S \longrightarrow I.$$

Estas consideraciones desembocan en las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = -f(S,I), \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = f(S,I), \tag{5.2}$$

donde f(S, I) es la *incidencia* de la enfermedad, es decir la tasa de infección. El planteo más simple para f(S, I) es

$$f(S,I) = \lambda(I)S = \beta IS, \tag{5.3}$$

donde  $\lambda(I)$  es la fuerza de la infección, es decir,  $\lambda(I)\delta\tau + \mathcal{O}(\delta\tau^2)$  es la probabilidad de infección de un susceptible durante el próximo intervalo de tiempo de la duración  $\delta\tau$ . La fórmula más simple es

$$\lambda\left(I\right) = \beta I,\tag{5.4}$$

donde el parámetro  $\beta$  es la tasa de infección por contactos. La Figura 5.2 muestra un ejemplo numérico.

Una desventaja de la ecuación (5.4) y de la respuesta funcional  $\beta S$  es la linealidad de ambas; falta el efecto de saturación. Hasta ahora, el esquema del modelo es

$$S \xrightarrow{\beta IS} I.$$

Sin embargo, utilizando (5.1) podemos eliminar S puesto que S = N - I. Así obtenemos la ecuación

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta I \left( N - I \right) \,,$$

es decir obtenemos la ecuación logística ya conocida.

## 5.3. Modelo SIS epidémico

Para mejorar el modelo SI de la Sección 5.2 consideremos ahora el efecto de recuperación, pero donde la recuperación no resulta en inmunidad, es decir un individuo recuperado puede nuevamente enfermarse. Veremos que un tal modelo puede modelar una enfermedad que permanece en la población como enfermedad endémica. El modelo SIS puede ser representado por el siguiente esquema:

$$S \longrightarrow I \longrightarrow S.$$

En lo siguiente se supone que el período considerado es muy corto comparado con la vida de los individuos, es decir podemos despreciar efectos de nacimientos y fallecimientos en la población. Así obtenemos las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = -f(S,I) + g(I), \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = f(S,I) - g(I),$$

donde g(I) representa la recuperación. El modelo más simple es  $g(I) = \gamma I$ , entonces obtenemos el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = -\beta I S + \gamma I,\tag{5.5}$$

5.3. MODELO SIS EPIDÉMICO

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta I S - \gamma I,\tag{5.6}$$

donde  $\gamma$  es la tasa de recuperacón, es decir la probabildad de recuperación de un individuo en el siguiente intervalo de la longitud de  $\delta \tau$  es  $\gamma \delta \tau + \mathcal{O}(\delta \tau^2)$ .

**Lema 5.1.** El tiempo de permanencia de un individuo en la clase I es distribuido exponencialmente con el promedio  $1/\gamma$ .

## Demostración.

- 1. Demostraremos primeramente que la probabilidad de que un inviduo que lleva el tiempo  $\tau$  enfermo aún está infeccioso es  $e^{-\gamma\tau}$ . Sea  $p(\tau)$  esta probabilidad. Si una fracción  $\gamma$  de los individuos enfermos sale da la clase I, entonces se tiene que  $p'(\tau) = \gamma p(\tau)$ . La solución de esta ecuación diferencial es  $p(\tau) = p(0)e^{-\gamma\tau}$ , puesto que p(0) = 1.
- 2. Demostraremos ahora que el tiempo promedio de permanencia en la clase I es

$$\bar{\tau} = \frac{1}{\gamma}.$$

Utilizando la definción de  $\bar{\tau}$  obtenemos (con una notación un poco informal)

$$\bar{\tau} = \frac{\int_0^\infty \tau e^{-\gamma\tau} d\tau}{\int_0^\infty e^{-\gamma\tau} d\tau} = \frac{\left[-\frac{e^{-\gamma\tau}}{\gamma}\tau\right]_0^\infty + \int_0^\infty \frac{1}{\gamma} e^{-\gamma\tau} d\tau}{\left[-\frac{e^{-\gamma\tau}}{\gamma}\right]_0^\infty} = \frac{\left[-\frac{\tau e^{-\gamma\tau}}{\gamma}\right]_0^\infty - \left[\frac{e^{-\gamma\tau}}{\gamma^2}\right]_0^\infty}{-\left[\frac{e^{-\gamma\tau}}{\gamma}\right]_0^\infty}$$
$$= \frac{0 - \left(0 - \frac{1}{\gamma^2}\right)}{\frac{1}{\gamma}} = \frac{\frac{1}{\gamma^2}}{\frac{1}{\gamma}} = \frac{1}{\gamma} = \bar{\tau}.$$

Esto concluye la demostración del Lema 5.1.

La desventaja del modelo es que la tasa de recuperación no depende del tiempo que un individuo ya ha permanecido en la clase I. En cualquier caso obtenemos el esquema

$$S \xrightarrow{\beta IS} I \xrightarrow{\gamma I} S.$$

Para facilitar la discusión del modelo introduciremos variables no dimensionales. Utilizando

$$u = \frac{S}{N} \Rightarrow S = uN, \quad v = \frac{I}{N} \Rightarrow I = vN, \quad t = \gamma \tau \Rightarrow \tau = \frac{t}{\gamma}$$

obtenemos de (5.5) las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}(uN)}{\mathrm{d}\frac{t}{\gamma}} = -\beta v N u N + \gamma v N \Longleftrightarrow \frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = \frac{-\beta v u N}{\gamma} + v \Longleftrightarrow \frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = -\frac{\beta v u N}{\gamma} + v.$$

Defimos la tasa de reproducción básica

$$R_0 = \frac{\beta N}{\gamma},$$



FIGURA 5.3. Modelo SIS. Solución numérica de (5.5), (5.6), con la función f(S, I) dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 1$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 10$ ) y la condición inicial S(0) = 950 y I(0) = 50 (en una población de N = 1000 individuos).

donde  $\beta N$  es la tasa con la cual un infeccioso individual en una población del tamaño N contagia a los demás individuos, y  $1/\gamma$  es la esperanza del tiempo que un infectado permanece infeccioso, por lo tanto  $R_0$  es el número esperado de contactos infecciosos hechos por un infectado. Ahora la ecuación para u asume la forma

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = -R_0 uv + v = -(R_0 u - 1)v.$$
(5.7)

Los cómputos para (5.6) son análogos. Obtenemos las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = -\left(R_0u - 1\right)v, \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = \left(R_0u - 1\right)v.$$

**Teorema 5.1.** Para  $R_0 < 1$  se extingue la enfermedad. Para  $R_0 > 1$  la enfermedad permanece en la población como enfermedad endémica.

Demostración.

1. Sea  $R_0 < 1 \text{ con } u = 1 - v$ . Utilizando (5.7) obtenemos

$$\dot{v} = \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = (R_0(1-v) - 1)v$$



FIGURA 5.4. Modelo SIS. Solución numérica de (5.5), (5.6), con la función f(S, I) dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 5$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 2$ ) y la condición inicial S(0) = 950 y I(0) = 50 (en una población de N = 1000 individuos).

$$= R_0 v - R_0 v^2 - v = R_0 v - v - R_0 v^2 = (R_0 - 1)v - R_0 v^2.$$

Puesto que  $R_0 < 1$  y  $v^2 > 0, \ -R_0 v^2 < 0$  y por lo tanto

$$\dot{v} < (R_0 - 1)v$$
 para  $R_0 < 1$ .

Ahora se muestra que v decae exponencialemente y tiende a cero. Efectivamente, la solución positiva de  $\dot{v} = (R_0 - 1)v$  es  $v = \tilde{C}e^{(R_0-1)}$ . Puesto que  $e^{(R_0-1)} \to 0$  cuando  $t \to \infty$ , la cantidad v desaparece exponencialmente cuando  $t \to \infty$ .

2. En el segundo caso sea  $R_0 > 1$  con u = 1 - v. En lo siguiente demostraremos que la ecuación (5.7) posee un límite cuando  $t \to \infty$ , y que este límite es un estado estacionario. La ecuación diferencial ordinaria

$$\dot{v} = \left(R_0(1-v) - 1\right)v$$

es del tipo de Bernoulli. La sustitución  $z(t)=v(t)^{1-\alpha},$  con $\alpha=2$ en el presente caso, entrega la solución

$$z = \tilde{C} e^{(-R_0 + 1)t} + \frac{R_0}{R_0 - 1}.$$



FIGURA 5.5. Modelo SIS. Solución numérica de (5.5), (5.6), con la función f(S, I) dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 20$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 1/2$ ) y la condición inicial S(0) = 950 y I(0) = 50 (en una población de N = 1000 individuos).

o equivalentemente

$$v(t) = \frac{1}{\tilde{C}e^{(-R_0+1)t}} + \frac{R_0 - 1}{R_0},$$
(5.8)

es decir

$$\lim_{t \to \infty} v(t) = 1 - \frac{1}{R_0}.$$

Se verifica facilmente que

$$v^* = 1 - \frac{1}{R_0}$$

es además un estado estacionario, con el valor correspondiente de

$$u^* = \frac{1}{R_0}.$$

A modo de ejemplo presentamos en las Figuras 5.3, 5.4 y 5.5 soluciones numéricas de (5.5), (5.6), con la función f(S, I) dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$  y  $\gamma = 1$  (Figura 5.3),  $\gamma = 5$  (Figura 5.4) y  $\gamma = 20$  (Figura 5.5), correspondientes a los valores  $R_0 = 10$ ,  $R_0 = 2$  y  $R_0 = 1/2$ , respectivamente. En los primeros dos casos la enfermedad permanece en la población como enfermedad endémica, en el último se extingue.

Lema 5.2. En el modelo SIS la proporción de los infecciosos v satisface la ecuación logística

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

para  $N = v \ con \ r = R_0 - 1 \ y \ K = 1 - R_0^{-1}.$ 

Demostración. Insertando  $r = R_0$  y  $K = 1 - 1/R_0$  obtenemos

$$rN\left(1-\frac{N}{K}\right) = (R_0-1)v\left(1-\frac{v}{1-\frac{1}{R_0}}\right) = \left(R_0(1-v)-1\right)v = R_0v - R_0v^2 - v.$$

Por otro lado, de (5.8) obtenemos que

$$\frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = R_0 v - v + \frac{-R_0 v^2 + v^2}{1 - \frac{1}{R_0}}$$

Se puede verificar facilmente que ambos términos son iguales.

## 5.4. Modelo SIR epidémico

El modelo SIR epidémico es una extensión de los modelos SI y SIS con la novedad esencial de que ahora los individuos que salen de la clase I (de los infecciosos) no pueden ser infectados nuevamente, sino que terminan en la clase R de los removidos, es decir para el propósito del modelamiento estos individuos se consideran inmunes, muertos o aislados. Esta consideración inlcuye diversas enfermedades infantiles como la rubéola. El esquema que corresponde a este tipo de enfermedades es

$$S \longrightarrow I \longrightarrow R.$$

El modelo más simple de una enfermedad SIR fue propuesto por Kermack y McKendrick (1927).

En lo siguiente se supone que el tiempo de incubación de la enfermedad es despreciable, y que la duración de la epidemia comparada con la esperanza de vida de los huéspedes es igualmente despreciable, así que no se tomarán en cuenta los nacimientos y fallecimientos. Entonces se considera una población cerrada, es decir  $S(\tau) + I(\tau) + R(\tau) = N$ , donde  $S(\tau)$ ,  $I(\tau)$  y  $R(\tau)$  son los números de los individuos susceptibles, infecciosos y removidos, respectivamente, en el instante  $\tau$ .

La ecuaciones diferenciales correspondientes son las siguientes:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = -\beta IS, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta IS - \gamma I, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = \gamma I, \tag{5.9}$$



FIGURA 5.6. Plano de fase del modelo SIR epidémico para  $R_0 < 1$  (izquierda) y  $R_0 > 1$  (derecha).

es decir estamos considerando el esquema

$$S \xrightarrow{\beta IS} I \xrightarrow{\gamma I} R.$$

Utilizando las variables no dimensionales

$$u := \frac{S}{N}, \quad v := \frac{I}{N}, \quad w := \frac{R}{N}, \quad t := \gamma \tau$$

obtenemos las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = -R_0 uv, \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = (R_0 - 1)v, \quad \frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t} = v \tag{5.10}$$

donde nuevamente

$$R_0 = \frac{\beta N}{\gamma}$$

Las ecuaciones (5.10) pueden ser resueltas sobre el simplex bi-dimensional

 $S_2 = \{(u, v, w) \mid 0 \le u \le 1, \ 0 \le v \le 1, \ 0 \le w \le 1, \ u + v + w = 1\}.$ 

Sin embargo, puesto que las primeras dos ecuaciones de (5.10) no dependen de w, este simplex puede ser proyectado sobre el plano (u, v) (*plano de fase*). Resulta un triángulo acotado por u = 0, v = 0 y u + v = 1.

El trazado de las curvas visibles en la Figura 5.6 puede ser determinado mediante el campo vectorial o por integración de las ecuaciones diferenciales (5.10). Aquí queremos limitarnos a consideraciones cualitativas. Para tal efecto estudiamos las *nulclinas*, es decir las curvas en el plano de faso en las cuales el campo vectorial es o horizontal, o vertical, es decir donde y' = 0 o x' = 0.

En el presente modelo, el eje u (v = 0) es una nulclina para ambas ecuaciones de (5.10), es decir cada punto de este eje es un punto estacionario. En el diagrama derecho de la


FIGURA 5.7. Modelo SIR. Solución numérica de (5.9), con la función f(S, I)dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 1$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 10$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0 (en una población de N = 1000 individuos).

Figura 5.6, que corresponde al caso  $R_0 > 1$ , la nulclina  $R_0 u - 1 = 0$  divide el triángulo. En el diagrama izquierdo esto no sucede puesto que  $u = 1/R_0$  está a la izquierda del eje v, es decir fuera de la región considerada.

El interés principal está en la estabilidad del estado (u = 1, v = 0), es decir (S = N, I = 0), que corresponde a una población enteramente sana (libre de la enfermedad considerada), y para el cual queremos saber si una epidemia puede ocurrir. Para tal efecto formamos el Jacobiano que corresponde a las primeras dos ecuaciones de (5.10) y lo evaluamos en (0, 1):

$$\boldsymbol{J} = \begin{bmatrix} -R_0 v & -R_0 u \\ R_0 v & R_0 v - 1 \end{bmatrix} \Big|_{(u=1,v=0)} = \begin{bmatrix} 0 & -R_0 \\ 0 & R_0 - 1 \end{bmatrix}$$

Esta matriz posee los valores propios  $\xi_1 = 0$  y  $\xi_2 = R_0 - 1$ . El siguiente teorema entrega la explicación matemática de los eventos ya considerados en la Figura 5.6.

**Teorema 5.2.** Se considera el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\boldsymbol{x} = \boldsymbol{A}\boldsymbol{x}, \quad \boldsymbol{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}.$$
(5.11)

1. Cada solución  $\boldsymbol{x} = \boldsymbol{\phi}(t)$  de (5.11) es estable si todos los valores propios de  $\boldsymbol{A}$  poseen una parte real negativa.



FIGURA 5.8. Modelo SIR. Solución numérica de (5.9), con la función f(S, I)dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 5$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 2$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0 (en una población de N = 1000 individuos).

- 2. Cada solución  $\mathbf{x} = \boldsymbol{\phi}(t)$  de (5.11) es inestable si existe un valor propio de  $\mathbf{A}$  con parte real positiva.
- 3. Supongamos que todos los valores propios de A poseen una parte real no negativa y que los valores propios  $\lambda_1 = i\sigma_1, \ldots, \lambda_l = i\sigma_l$  (donde  $i^2 = -1$ , con  $\sigma_1, \ldots, \sigma_l \in \mathbb{R}$ ) son puramente imaginarios. Sea  $k_j$  la multiplicidad del valor propio  $\lambda_j = i\sigma_j$ , lo que significa que el polinomio característico de A puede ser escrito en la forma

$$p(\lambda) = (\lambda - \mathrm{i}\sigma_1)^{k_1} \cdots (\lambda - \mathrm{i}\sigma_l)^{k_l} q(\lambda),$$

donde todas las raíces de  $q(\lambda)$  poseen una parte real negativa. En este caso cada solución  $\mathbf{x} = \boldsymbol{\phi}(t)$  de (5.11) es estable si para cada valor propio  $\lambda_j = i\sigma_j$  la matriz  $\mathbf{A}$ posee exactamente  $k_j$  vectores propios linealmente independientes. En caso contrario, cada solución  $\boldsymbol{\phi}(t)$  es inestable (Braun, 1993).

En virtud del Teorema 5.2, el estado estacionario (1,0) es estable si  $R_0 < 1$ , puesto que en tal caso  $\xi_{1,2} \leq 0$ , e inestable si  $R_0 > 1$ , puesto que en este caso  $\xi_{1,2} \geq 0$ . En otras palabras, si  $R_0 < 1$ , el estado estacionario libre de enfermedad (1,0) es estable, es decir la enfermedad desaparece, mientras que para  $R_0 > 1$  este estado es inestable y podria estallar una epidemia. A modo de ejemplo presentamos en la Figuras 5.7, 5.8 y 5.9 ejemplos numéricos de los casos  $R_0 = 10, R_0 = 2$  y  $R_0 = 0.\overline{90}$ , respectivamente.



FIGURA 5.9. Modelo SIR. Solución numérica de (5.9), con la función f(S, I)dada por (5.3) con  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 11$ , (correspondiente as  $R_0 = \beta N/\gamma = 0.\overline{90}$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0 (en una población de N = 1000 individuos).

En muchas situaciones es muy importante determinar el número total de las personas afectadas por una epidemia. Así es posible tomar medidas de prevención y estimar, por ejemplo, la cantidad de medicamentos que debe ser almacenada. El número total está dado por la cantidad de individuos en la clase R al final de la epidemia. Para tal efecto, consideraremos el sistema (5.10), el cual es separable en el espacio (u, v, w). Se puede calcular que

$$\frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}u} = \frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t}\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}u} = v \frac{1}{-R_0 uv} = -\frac{1}{R_0 u},$$

$$\frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}u} = \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t}\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}u} = (R_0 - 1)v \frac{1}{-R_0 uv} = \frac{R_0 u - 1}{-R_0 u} = -1 + \frac{1}{R_0 u}.$$
(5.12)

Las trayectorias en el simplex  $S_2$  en el espacio (u, v, w) pueden ser determinadas exactamente resolviendo ambas ecuaciones. Sin embargo, el interés principal está en donde termina la trayectoria T que comienza en el estado (1,0,0), es decir en el estado estacionario libre de enfermedad. Se obtiene esta trayectoria integrando la primera ecuación de (5.12) y aprovechando la condición inicial (que la trayectoria debe pasar por (1,0,0)). Así, resolviendo la primera ecuación de (5.12) obtenemos

$$u = \tilde{C} e^{-R_0 w},\tag{5.13}$$



FIGURA 5.10. Las funciones  $w \mapsto 1 - w$  y  $w \mapsto e^{-R_0 w}$  para  $R_0 < 1$  (izquierda) y  $R_0 > 1$  (derecha). El punto de intersección determina el tamaño final de la epidemia.

donde la condición inicial entrega que  $\tilde{C} = 1$ . Esta ecuación es válida sobre la totalidad de T. Una consecuencia del sistema (5.10) es que u y w son funciones monótonas y acotadas de t, por lo tanto  $u(t) \to u_1$  y  $w(t) \to w_1$  cuando  $t \to \infty$  y entonces

$$\frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t}(t) \to 0,$$

y por lo tanto  $v(t) \to 0$  cuando  $t \to \infty$ . Resumiendo se tiene que

$$(u(t), v(t), w(t)) \to (u_1, 0, w_1) = (1 - w_1, 0, w_1)$$
 cuando  $t \to \infty$ .

Tomando el límite en (5.13) cuando  $t \to \infty$ , obtenemos, usando u = 1 - w, que

$$1 - w_1 = e^{-R_0 w_1}. (5.14)$$

La Figura 5.10 muestra las dos funciones  $w \mapsto 1 - w$  y  $w \mapsto e^{-R_0 w}$  que aparecen en (5.14). Esta ecuación no posee una solución positiva para  $R_0 < 1$ , además existe solamente una solución positiva cuando  $R_0 > 1$ , además quedan susceptibles cuando la epidemia ha pasado. Para  $R_0 > 1$ , el número total de infectados es  $Nw_1$ , donde  $w_1$  es la única solución positiva de (5.14).

#### Literatura citada en este capítulo

- Braun, M., 1993. Differential Equations and Their Applications. An Introduction to Applied Mathematics. Springer-Verlag, New York.
- Dietz, K., Hesterbeek, J.A.P., 2002. Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited. Mathematical Biosciences 180, 1–21.
- Kermack, W.O., McKendrick, A.G., 1927. Contributions to the mathematical theory of epidemics. Proc. Roy. Soc. Lond. A 115, 700–721.

# Capítulo 6

# Enfermedades infecciosas. Parte II

#### 6.1. Modelo SIR endémico

El modelo SIR presentado en la Sección 5.4 considera el caso epidémico, es decir se supone que la duración de la enfermedad es corta comparada con la esperanza de vida del huésped, por lo tanto los efectos de nacimientos y de fallecimientos no fueron considerados. El tema de este capítulo es el caso endémico del modelo SIR, es decir se considera un enfermedad que permanentemente está presente en una población. En tal caso un modelamiento realístico debe incluir los nacimientos y fallecimientos.

La posibilidad más simple seria suponer que el número de nacimientos es igual al número de fallecimientos. Esto es una hipótesis razonable si se considera, por ejemplo, el sarampión en un país desarrollado, puesto que en países desarrollados poca gente se muere como consecuencia de una tal enfermedad. La situación es otra en países subdesarrollados, para los cuales el modelamiento debe explícitamente incluir el fallecimiento de enfermos (ver Brauer y Castillo-Chávez (2001), pp. 275–337).

Soper (1929) propuso el primer modelo SIR con nacimientos y fallecimientos para el sarampión. Se suponia una tasa de nacimientos constante en la clase S (de los susceptibles) y una tasa de fallecimientos constante en la clase R (de los removidos). Este modelo no resultó satisfactorio, puesto que la consideración de nacimientos y fallecimientos solamente en estas respectivas clases es poco realística. También desde el punto de vista matemático su modelo presentó problemas puesto que si R(0) y I(0) se eligen suficientemente pequeños, resulta que R(t) se pone negativo. Las ecuaciones diferenciales propuestas por Soper (1929) son las siguientes (con b = d):

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = -\beta SI + dN, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta SI - \gamma I, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = \gamma I - dN.$$

Resumiendo, podemos decir que este modelo resultó poco útil.

El modelo de Kermack y McKendrick (1932) partió de la hipótesis de que los nacimientos contribuyen a la clase S, y son proporcionales al tamaño total de la población. Por otro lado se supone que la tasa de fallecimientos en cada clase es proporcional al número de los respectivos individuos. El modelo de Kermack y McKendrick (1932) permite describir el crecimiento exponencial o la extinción de la población si la tasa de nacimientos es diferente de la tasa de fallecimientos. El trabajo de Kermack y McKendrick (1932) también discutió la pregunta interesante de si una enfermedad puede controlar el tamaño de una población si ésta crecerá exponencialmente en su ausencia.

La mayoría de las siguientes hipótesis fue propuesta por Hethcote (1976). Puesto se incluyen los nacimientos y los fallecimientos, la población ahora ya no está cerrada. El tamaño de la población queda constante solamente bajo ciertas presuposiciones acerca de las tasas de nacimientos y de fallecimientos. Además, los muertos y los inmunes ya no se juntan en la clase R (como en el modelo SIR anterior), sino que la clase R ahora solamente contiene los inmunes.

Entonces, en lo siguiente conideraremos una población abierta con la tasa de nacimientos B (no "per cápita") y las tasas de falleciemientos (per cápita) debido a la enfermedad cy no relacionado con la enfermedad d. Para simplificar el modelo suponemos que c y d son constantes, pero se hacen varias hipótesis con respecto a B. Se excluye, además, la llamada transmisión vertical, es decir el contagio de un recién nacido por sus padres (incluso si esto sucede con ciertas enfermedades tales como el SIDA). Esto significa que todos los nacimientos tienen lugar en la clase S. La enfermedad puede ser representada por el siguiente diagrama:



Existen dos posibilidades de lograr un estado estacionario endémico. Se considera B = bN, b = d y c = 0, es decir no hay fallecimientos debido a la enfermedad, o la población es controlada por la enfermedad. Los dos casos serán analizados en las secciones 6.1.1 y 6.1.2, respectivamente.

**6.1.1. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad.** En este caso el modelamiento no contempla la muerte por enfermedad, es decir las hipótesis son

$$B = bN, \quad b = d, \quad c = 0.$$

Así, el tamaño total de la población queda constante, y resultan las siguientes ecuaciones diferenciales (con b = d):

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = bN - \beta IS - bS, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta IS - \gamma I - bI, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = \gamma I - bR. \tag{6.1}$$

Para simplificar el análisis introduciremos variables no dimensionales:

$$u = \frac{S}{N}, \quad v = \frac{I}{N}, \quad w = \frac{R}{N}, \quad t = (\gamma + b)\tau$$

Las substituciones de u, v y w son las mismas que en el capítulo anterior, pero se elige otra substitución para t, puesto que los individuos salen de la clase I con una tasa mayor dado que podrían morirse por una causa no debida a la enfermedad. Se obtienen las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = \frac{b}{\gamma+b}(1-u) - R_0 uv, \quad \frac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = (R_0 u - 1)v, \quad \frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t} = \frac{\gamma}{\gamma+b}v - \frac{b}{\gamma+b}w, \tag{6.2}$$

donde

$$R_0 = \frac{\beta N}{\gamma + b}.$$

#### 6.1. MODELO SIR ENDÉMICO

Evidentemente, el valor de  $R_0$  es otro que en el modelo SIR epidémico, puesto que el tiempo de permanencia en la clase I se reduce de  $1/\gamma$  a  $1/(\gamma + b)$ . Sin embargo, en la mayoría de casos se tiene que  $b \ll \gamma$ , es decir el valor numérico de  $R_0$  casi no es cambiado. El sistema de ecuaciones (6.2) puede ser resuelto sobre el simplex bi-dimensional

$$S_2 = \{(u, v, w) \mid 0 \le u \le 1, \ 0 \le v \le 1, \ 0 \le w \le 1, \ u + v + w = 1\}.$$

Puesto que las primeras dos ecuaciones de (6.2) no dependen de w,  $S_2$  puede ser proyectado sobre el plano de fase (u, v) para realizar análises de estabilidad. Para tal efecto identificamos el Jacobiano del sistema (6.2) proyectado sobre el plano (u, v):

$$\boldsymbol{J} = \begin{bmatrix} -\frac{b}{\gamma+b} - R_0 v & -R_0 u \\ R_0 v & R_0 u - 1 \end{bmatrix} \Big|_{(1,0)} = \begin{bmatrix} -\frac{b}{\gamma+b} & -R_0 \\ 0 & R_0 - 1 \end{bmatrix}.$$

Formulando el polinomio característico correspondiente, podemos calcular los valores propios

$$\xi_1 = -\frac{b}{\gamma + b}, \quad \xi_2 = R_0 - 1.$$

En virtud del Teorema 5.2 de la Sección 5.4 obtenemos que para  $R_0 < 1$ ,  $\xi_{1,2} < 0$ , lo que significa que el estado libre de enfermedad es estable, mientras que para  $R_0 > 1$ , se tiene que  $\xi_1 < 0$  y  $\xi_2 > 0$ , es decir el estado libre de enfermedad es inestable.

Para analizar la estabilidad del estado estacionario endémico  $(u^*, v^*)$  igualamos los lados derechos de (6.2) a cero, lo que entrega

$$u^* = \frac{1}{R_0}, \quad v^* = \frac{b}{\gamma + b} \left( 1 - \frac{1}{R_0} \right).$$
 (6.3)

Nuevamente podemos analizar la estabilidad del estado estacionario endémico considerando el Jacobiano. Aquí obtenemos que

$$\boldsymbol{J} = \begin{bmatrix} -\frac{b}{\gamma+b} - R_0 v & -R_0 u \\ R_0 v & R_0 u - 1 \end{bmatrix} \Big|_{(u^*,v^*)} = \begin{bmatrix} -\frac{R_0 b}{\gamma+b} & -1 \\ \frac{b}{\gamma+b}(R_0 - 1) & 0 \end{bmatrix}.$$

Así obtenemos la ecuación característica

$$\left( -\frac{R_0 b}{\gamma + b} - \xi \right) (-\xi) + \frac{b}{\gamma + b} (R_0 - 1) = 0 \quad \iff \quad \frac{R_0 b}{\gamma + b} \xi + \xi^2 + \frac{b}{\gamma + b} (R_0 - 1) = 0 \iff \quad \xi^2 + a_1 \xi + a_2 = 0,$$

donde definimos

$$a_1 := \frac{R_0 b}{\gamma + b} > 0, \quad a_2 := \frac{b}{\gamma + b}(R_0 - 1) > 0.$$

Si  $a_{1,2} > 0$  hay que demostrar para la estabilidad del estado estacionario endémico que det  $\boldsymbol{J} > 0$  y tr $\boldsymbol{J} < 0$  si  $a_1, a_2 > 0$ , es decir

tr 
$$\boldsymbol{J} = \frac{-R_0 b}{\gamma + b} < 0$$
, det  $\boldsymbol{J} = \frac{b}{\gamma + b}(R_0 - 1) > 0$ .



FIGURA 6.1. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad para  $R_0 > 1$ .

A modo de ejemplo, ilustraremos el modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad en la Figura 6.1, y por tres soluciones numéricas de las ecuaciones (6.1), ver Figuras 6.2, 6.3 y 6.4. En todos los ejemplos consideramos una población de N = 1000 individuos, y se parte del dato inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0. En las Figuras 6.2, 6.3 y 6.4 se conideran los parámetros  $\gamma = 1$ ,  $\gamma = 5$  y  $\gamma = 11$ , respectivamente, tal como en las respectivas Figuras 5.7, 5.8 y 5.9 de la Sección 5.4. Sin embargo, aquí de considera en cada caso el efecto de nacimiento y de muerte (donde está entendido que la muerte no es por enfermedad) poniendo  $b = d = 0.1\gamma$ . Así, el parámetro  $R_0$  asume los respectivos valores  $R_0 = \beta N/(\gamma + b) = 9.09$ ,  $R_0 = 1.81$  y  $R_0 = 0.8264...$ 

En los primeros dos casos, tenemos  $R_0 > 1$ , lo que indica que el estado estacionario endémico es estable. Efectivamente, de acuerdo con (6.3), este estado está dado por el triple  $(S^*, I^*, R^*)$  con

$$S^* = Nu^* = \frac{N}{R_0} = \frac{\gamma + b}{\beta},$$
  

$$I^* = Nv^* = \frac{bN}{\gamma + b} \left(1 - \frac{1}{R_0}\right) = b \left(\frac{N}{\gamma + b} - \frac{1}{\beta}\right),$$
  

$$R^* = N - S^* - I^*.$$

Insertando los valores numéricos, obtenemos

$$(S^* = 110, I^* = 80.\overline{90}, R^* = 809.\overline{09}) \tag{6.4}$$

para el caso de la Figura 6.2 y

$$(S^* = 550, I^* = 40.\overline{90}, R^* = 409.\overline{09}) \tag{6.5}$$

para el caso de la Figura 6.3. Observamos que en ambis casos, después de ciertas oscilaciones, el sistema se estabilice en el estado estacionario endémico (6.4) y (6.5), respectivamente.



FIGURA 6.2. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad. Solución numérica de (6.1) con los parámetros  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 1$ ,  $b = 0.1\gamma = 0.1$ , N = 1000 (correspondiente a  $R_0 = \beta N/(\gamma + b) = 9.09$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0.

Por otro lado, en el caso de la Figura 6.4, solamente el estado libre de enfermedad es estable dado que  $R_0 < 1$ , y efectivemamente el sistema converge a éste.

6.1.2. Modelo SIR endémico con muerte por enfermedad. En este caso utilizaremos las hipótesis

$$B = bN, \quad b > d, \quad c > 0,$$

las cuales nos llevan al sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = bN - \beta IS - dS, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta IS - \gamma I - cI - dI, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = \gamma I - dR. \tag{6.6}$$

Una solución libre de enfermedad de (6.6) está dada por (S, I, R) = (N, 0, 0) con  $S(t) = N(t) = N_0 e^{(b-d)t}$ , la cual no puede ser realística indefinidamente. Se prefiere considerar una tasa de nacimientos constante *B* al lugar de una tasa de nacimientos per cápita. Así obtenemos las ecuaciones diferenciales ligeramente modificadas

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = B - \beta IS - dS, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta IS - \gamma I - cI - dI, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = \gamma I - dR. \tag{6.7}$$



FIGURA 6.3. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad. Solución numérica de (6.1) con los parámetros  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 5$ ,  $b = 0.1\gamma = 0.5$ , N = 1000 (correspondiente a  $R_0 = \beta N/(\gamma + b) = 1.\overline{81}$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0.

Sumando estas tres ecuaciones obtenemos

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}\tau} = B - cI - dN. \tag{6.8}$$

Para el análisis es suficiente trabajar con tres de estas cuatro ecuaciones diferenciales junto con la relación algebráica

$$N = S + I + R.$$

En lo siguiente se considerarán las ecuaciones diferenciales para N,  $S \in I$ . Dado que la población es abierta, no podemos reducir el modelo a solamente dos ecuaciones.

Un estado estacionario libre de enfermedad está dado por  $(N_0^*, N_0^*, 0)$  con  $N_0^* = B/d$ . El valor de  $N_0^*$  puede ser calculado facilmente igualando el lado derecho de (6.8). (Puesto que este estado es *libre* de enfermedad, es obvio que  $S = N_0^*$  e I = 0). Así, también cambia el valor de  $R_0$ , es decir el número de contactos infecciosos que realiza un infeccioso que entra en este estado, se cambia a

$$R_0 = \frac{\beta B}{d(\gamma + c + d)}.\tag{6.9}$$



FIGURA 6.4. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad. Solución numérica de (6.1) con los parámetros  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 11$ ,  $b = 0.1\gamma = 1.1$ , N = 1000 (correspondiente a  $R_0 = \beta N/(\gamma + b) = 0.8264...$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0.

Se denota por  $(N, S, I) = (N_1^*, S_1^*, I_1^*)$  el estado estacionario endémico, donde  $R_0 > 1$ . Para calcular sus componentes, igualamos primero el lado derecho de la segunda ecuación de (6.7) a cero, lo que entrega

$$I(\beta S - \gamma - c - d) = 0,$$

ecuación de la cual se desprende que I = 0 (solución del estado estacionario libre de enfermedad, que no nos interesa aquí) o

$$S_1^* = \frac{\gamma + c + d}{\beta} = \frac{B}{\mathrm{d}R_0}.\tag{6.10}$$

Igualando a cero el lado derecho de la primera ecuación de (6.7) obtenemos

$$B - \beta IS - dS = 0,$$

es decir

$$I_1^* = \frac{-dS_1^* + B}{\beta S_1^*} = \frac{d(R_0 - 1)}{\beta},$$
(6.11)

y procediendo de la misma manera con el lado derecho de (6.8) obtenemos

$$N_1^* = \frac{B - cI_1^*}{d}.$$

Para analizar la estabilidad der este estado estacionario endémico, consideremos el Jacobiano:

$$\boldsymbol{J} = \begin{bmatrix} -d & 0 & -c \\ 0 & -\beta I - d & -\beta S \\ 0 & \beta I & -\gamma - c - d + \beta S \end{bmatrix} \begin{vmatrix} -d & 0 & -c \\ 0 & \beta I_1^* - d & -\beta S_1^* \\ 0 & \beta I_1^* & 0 \end{vmatrix}.$$

La ecuación característica

$$(-d-\xi)\left(\xi^2 + (\beta I + d)\xi + \beta^2 SI\right) = 0$$

posee las soluciones

$$\xi_1 = -d, \quad \xi_{2,3} = \frac{-\beta I + d \pm \sqrt{\beta I + d^2 - 4\beta^2 S I}}{2}.$$

Utilizando las identidades

$$\beta^2 SI = d(R_0 - 1)(\gamma + c + d), \quad (\beta I_1^* + d) = dR_0$$

podemos escribir

$$\xi_{2,3} = \frac{-dR_0}{2} \pm \sqrt{\frac{d^2 R_0^2}{4} - d(R_0 - 1)(\gamma + c + d)}.$$
(6.12)

Considerando que la duración en promedio de la infección, dada por  $1/(\gamma+b)$ , es normalmente muy pequeña comparada con la esperanza de vida 1/d, es decir  $d \ll (\gamma + b)$ , se pueden despreciar los términos que contienen  $d^2$ , caso en el cual las ecuaciones para  $\xi_2$  y  $\xi_3$  en (6.12) se simplifican a

$$\xi_{2,3} \approx \tilde{\xi}_{2,3} = \frac{-dR_0}{2} \pm \sqrt{-d(R_0 - 1)(\gamma + c + d)}.$$

Las partes reales de  $\xi_{1,2,3}$  son negativas. Por lo tanto, el estado endémico estacionario es estable. Por otro lado, puesto que

$$\operatorname{Im} \xi_{2,3} \approx \operatorname{Im} \tilde{\xi}_{2,3} = \pm \mathrm{i} \sqrt{\beta^2 I_1^* S_1^*},$$

el estado estacionario endémico es alcamzado mediante una oscilación amortiguada con la frecuencia

$$\omega = \sqrt{\beta^2 I_1^* S_1^*}$$

y el período

$$T = \frac{2\pi}{\omega} = \frac{2\pi}{\sqrt{(\gamma + c + d)d(R_0 - 1)}}$$

Incluyendo el efecto de muerte por enfermedad ya tenemos un modelo bastante complejo y con un número de parámetros que permiten simular diferentes escenarios. Aquí consideraremos solamente un ejemplo, cuyos parámetros permiten comparar los resultados con el



FIGURA 6.5. Modelo SIR endémico con muerte por enfermedad. Solución numérica de (6.7), (6.8) con los parámetros  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 5$ , N(0) = 1000,  $b = 0.1\gamma = 0.5$ , B = bN(0) = 500, c = d = 0.25 (correspondiente a  $R_0 = \beta B/[d(\gamma + c + d)] = 3.\overline{63}$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50, y R(0) = 0.

ejemplo de la Figura 6.3 del modelo endémico SIR sin muerte por enfermedad. Estos parámetros son  $\beta = 0.01$ ,  $\gamma = 5$ , N(0) = 1000,  $b = 0.1\gamma = 0.5$ , B = bN(0) = 500 y c = d = 0.25, que según (6.9) corresponden a

$$R_0 = \frac{\beta B}{d(\gamma + c + d)} = 3.\overline{63},$$

es decir, existe un estado estacionario endémico estable dado aquí por

$$S_1^* = \frac{B}{dR_0} = \frac{500}{0.25 \cdot 3.\overline{63}} = 550, \quad I_1^* = \frac{d(R_0 - 1)}{\beta} = \frac{0.25 \cdot 2.63}{0.01} = 65.\overline{90},$$
$$N_1^* = \frac{B - cI_1^*}{d} = \frac{500 - 0.25 \cdot 65.\overline{90}}{0.25} = 1934.\overline{09}, \quad R_1^* = N_1^* - I_1^* - S_1^* = 1318.\overline{18}$$

La Figura 6.5 muestra que efectivemente las cantidades S, I,  $N \ge R$  convergen a este estado estacionario cuando t crece. Por otro lado, las curvas  $S(t) \ge I(t)$  muestran ciertas oscilaciones (rapidamente amortiguadas). En este caso obtenemos

$$\omega = \sqrt{0.01^2 \cdot 65.\overline{90} \cdot 550} \approx 1.9039, \quad T = \frac{2\pi}{\omega} \approx 3.3001.$$



FIGURA 6.6. Comportamiento típico del sarampión sin vacunación. Ejemplo de Providence, Rhode Island, USA.

Efectivamente, este valor de T es consistente con la distancia entre los dos primeros mínimos de S(t) y la distancia etre los dos primeros máximos de I(t) que exhibe la solución numérica de la Figura 6.5.

También en la realidad ciertas enfermedadea tales como el sarampión exhiben tales patrones de comportamiento periódico con períodos cercanos a T. Sin embargo la periodicidad frecuentamente es causada por factores exogéneos (ajenos a la naturaleza de la enfermedad), por ejemplo el ritmo del año escolar. Por otro lado, la Figura 6.6 ilustra que el comportamiento real muchas veces no es amortiguado (como en la Figura 6.5), sino que se observan oscilaciones aparentemente más irregulares.

#### 6.2. Vacunación y control de enfermedades

El interés principal del desarrollo de modelos matemáticos de enfermedades son las posibiliades de pronóstico, control, e incluso eradicación de enfermedades. La idea es tomar medidades que modificam aquellos parámetros que componen  $R_0$ , con la finalidad de lograr que  $R_0 < 1$ . Una opción, por ejemplo, es aumentar el valor de  $\gamma$ , es decir la fracción de los indiviuos que salen de la clase *I*. En el Reino Unido se tomó esta medida para combatir la enfermedad BSE (en castellano, *Encefalopatía Espongiforme Bovina* (EEB), más conocida como "mal de la vaca loca") matando los individuos enfermos. Por otro lado, adicionalmente se trató de reducir  $R_0$  reduciendo el valor de  $\beta$ . Durante la epidemia de EEB se trató de



FIGURA 6.7. Esquema de una vacunación (según www.who.org, 2004).

lograr esto aislando manadas enteras de animales. La última opción es de reducir el tamaño de una población matando animales *antes* de que estalle la enfermedad.

**6.2.1.** Modelo SIR epidémico con vacunación. En lo siguiente utilizaremos nuevamente el modelo SIR epidémico de la Sección 5.4, es decir se considera una población cerrada, y que la vacuna es *perfecta*, es decir que un individuo inmediatamente se pone inmuno después de la vacunación. Por supuesto, en la práctica esta hipótesis no es muy realística. Por otro lado, dado que se trata de un modelo SIR epidémico, sera solamente necesario vacunar una parte de una la población, puesto que se supone que no ingresan individuos nuevos a la población. En lo sigiuente se denota por p la fracción de los individuos vacunados, y sea q := 1 - p. El esquema de la epidemia es

$$S \longrightarrow I \longrightarrow S.$$

La enfermedad estalla solamente si el estado estacionario nuevo (u, v) = (q, 0) es inestable. Tal como en la Sección 5.4, los valores propios del Jacobiano están dados por

$$\xi_1 = qR_0 - 1 \text{ y } \xi_2 = 0.$$

Esto implica que el estado es estable para

$$qR_0 \leqslant 1$$
,

lo que a su vez implica que se debe vacunar una fracción

$$p \geqslant \tilde{p} := 1 - \frac{1}{R_0} \tag{6.13}$$

de la población para evitar la aparición de la epidemia.

**6.2.2.** Modelo SIR endémico con vacunación. En lo siguiente consideraremos el modelo SIR endémico de la Sección 6.1 con vacunación, donde nuevamente se supone que la vacuna es perfecta. Se supone, además, que el número de individuos recién nacidos es balanceado por quienes salen de la población, es decir se considera una población cerrada, y que la vacuna se suministra a un individuo poco después de su nacimiento. En la realidad, por supuesto, la vacunación de bebés no es aconsejable médicamente, pero para el propósito del modelamiento matemático se supone que el instante de la vacunación está despreciablemente cerca del nacimiento. En analogía a la Sección 6.1 obtenemos las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}\tau} = bqN - \beta SI - bS, \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}\tau} = \beta IS - \gamma I - bI, \quad \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}\tau} = bpN + \gamma I - bR, \tag{6.14}$$

donde bqN es el número de individuos que permanece en S debido a la vacunación, y bpN es el número de individuos que ingresa la clase R debido a la vacunación.

Aquí una enfermedad estalla solamente si el estado estacionario nuevo (u, v) = (q, 0) es inestable. Calculando los valores propios del Jacobiano correspondiente obtenemos

$$\xi_1 = qR_0 - 1, \quad \xi_2 = 0,$$

es decir que para  $qR_0 \leq 1$  el estado estacionario es estable, y que hay que vacunar una fracción  $p \geq \tilde{p}$  (dada por (6.13)) de la población para evitar la aparición de la enfermedad.

Ilustraremos nuestras consideraciones en la Figura 6.8, donde nuevamente consideramos el caso del modelo SIR endémico con los parámetros del ejemplo de la Figura 6.3. Para este caso,  $R_0 = 1.\overline{81}$  (sin vacunación), es decir de (6.13) obtenemos  $\tilde{p} = 0.45$ . Los gráficos de la Figura 6.8 muestran el comportamiento de la enfermedad para  $p = 0 < \tilde{p}$  (caso de la Figura 6.3), donde la enfermedad se convierte latente,  $p = 0.25 < \tilde{p}$  (vacunación insuficiente),  $p = 0.5 > \tilde{p}$  (vacunación suficiente) y  $p = 0.75 > \tilde{p}$  (vacunación suficiente, pero el sistema alcanza un estado estable más rapidamente que para p = 0.5).

**6.2.3.** Conclusiones. Resumiendo nuestro análisis podemos decir que basta vacunar una fracción  $p > \tilde{p} = 1 - R_0^{-1}$  de una población para prevenir la aparición de una enfermedad. Este efecto, que protege igualmente a los individuos no vacunados, se llama *inmunidad colectiva* (traducción del término "herd immunity"). Una vacunación siempre presenta un cierto riesgo para un individuo, dado que para una pequeña fracción la vacunación con el agente patógeno de la enfermedad provoca la aparición de esta misma enfermedad. Como conclusión, los padres de un niño deberian convencer los demás padres que manden a vacunar sus hijos, pero no deben mandar a vacunar su propio hijo, porque éste seria protegido por la inmunidad colectiva. Sin embargo en realidad tal estrategia es muy arriesgada, porque a pesar de la vacunación podría estallar la enfermedad en la población, con obvias consecuencias hasta mortales para un niño desprotegido.

El cuadro 6.1 muestra algunas propiedades con los valores correspondientes de  $R_0$  y de  $\tilde{p}$ . Este cuadri muestra que para enfermedades como el sarampión o la tos ferina no es posible lograr una inmunidad colectiva puesto que la fracción de la población que habría que vacunar un porcentaje de la población (más de 90%) que excede lo factible. Sin embargo, en el caso de la viruela se trató exsitosamente de lograr inmunidad a través de un programa mundial de vacunación. El virus de la viruela existe en Europa solamente en el laboratorio, y también



FIGURA 6.8. Modelo SIR endémico sin muerte por enfermedad y con vacunación de la fracción p de la población. Solución numérica de (6.14) con los parámetros  $\beta = 0,01$ ,  $\gamma = 5$ ,  $b = 0,1\gamma = 0,5$ , N = 1000 (correspondiente a  $R_0 = \beta N/(\gamma + b) = 1.\overline{81}$ ) y la condición inicial S(0) = 950, I(0) = 50 y R(0) = 0. El gráfico para p = 0 (sin vacunación) es idéntico a la Figura 6.3. El caso  $p = 0,25 < \tilde{p} = 0,45$  ilustra una vacunación insuficiente. Los casos p = 0,5y p = 0,75 ilustran una vacunación suficiente.

en otros continentes la viruela está practicamentye extinta. Esto se debe, por un lado, al valor de  $R_0$  relativamente bajo; por otro lado se tiene una vacuna altamente eficaz contra la viruela. Tambien para la difteria el valor de  $R_0$  es relativamente bajo, sin embargo aún falta una vacuna eficiente contra esta enfermedad, por lo tanto aún no se ha logrado extinguirla.

Enfermedad	$R_0$	$\tilde{p}[\%]$
Viruela	3 - 5	67-80
Sarampión	12 - 13	92
Tos ferina	13 - 17	92-94
Difteria	4 - 6	75 - 83
Paperas	4 - 7	75 - 86

CUADRO 6.1. Ejemplos de enfermedades (según Brauer y Castillo-Chávez, 2001).

#### 6.3. Modelos edad-estructurados

Existen ciertas enfermedades que particularmente afectan ciertas clases de edad de una población. Para modelarlas es muy deseable incluir la estructura de edad de una población. Para ilustrar las modificaciones que debemos aplicar a los modelos ya discutidos, consideremos el modelo SIR endémico de la Sección 6.1, el cual extenderemos ahora para incluir la estructura de edad de una población. Entonces, sean s(a,t), i(a,t) y r(a,t) las densidades del número de susceptibles, infecciosos y removidos, respectivamente, es decir sea, por ejemplo,

$$\int_{a_1}^{a_2} s(a,t) \, \mathrm{d}a = \mathrm{n} \mathrm{u} \mathrm{m} \mathrm{ero} \, \mathrm{d} \mathrm{e} \mathrm{susceptibles} \, \mathrm{con} \, \mathrm{edad} \, \mathrm{entre} \, a_1 \mathrm{y} \, a_2,$$

junto con

$$n(a,t) = s(a,t) + i(a,t) + r(a,t)$$

Así, obtenemos las siguientes ecuaciones de derivadas parciales:

$$\frac{\partial s}{\partial t}(a,t) + \frac{\partial s}{\partial a}(a,t) = -\lambda(i)(a,t)s(a,t) - d(a,t)s(a,t), 
\frac{\partial i}{\partial t}(a,t) + \frac{\partial i}{\partial a}(a,t) = \lambda(i)(a,t)s(a,t) - (\gamma(a) + c(a) + d(a))i(a,t),$$

$$\frac{\partial r}{\partial t}(a,t) + \frac{\partial r}{\partial a}(a,t) = \gamma(a)i(a,t) - d(a)r(a,t).$$
(6.15)

donde definimos

$$\lambda(i)(a,t) := \int_0^\infty \beta(a,a')i(a',t) \,\mathrm{d}a'. \tag{6.16}$$

Aquí  $\lambda$  es un funcional que depende de la función *i* de los infecciosos de todas las clases de edad, donde  $\beta(a, a')$  es la tasa de infección por pares de entre un susceptible de la edad *a* y un infeccioso de la edad *a'*, además hay que introducir una condición para a = 0, la cual en nuestro caso será la tasa de nacimientos. Definimos

$$B(t) := s(0,t) = \int_0^\infty b(a)n(a,t) \,\mathrm{d}a,$$

donde b(a) es la función de maternidad. Todos los recién nacidos pertenecen a la clase S de los susceptibles, es decir como siempre se supone que no hay transmisión vertical de la enfermedad.

Desafortunadamente el sistema (6.15) es demasiadamente complejo para permitir un análisis simple. Sin embargo, después de algunas simplificaciones podemos identificar la edad en promedio de la infección. Supongamos entonces que la tasa de infección por pares  $\beta(a, a')$ , la tasa de fallecimientos natural d(a), la tasa de nacimientos b(a), la tasa de fallecimientos debido a la enfermedad c(a) y la tasa de recuperación  $\gamma(a)$  son todas independientes de la edad. Así, la ecuación (6.16) se simplifica a

$$\lambda(i)(a,t) = \beta \int_0^\infty i(a',t) \,\mathrm{d}a' = \beta I(t),$$

donde I(t) es el número total de los infecciosos. Así, la fuerza de la infección es proporcional al número total de los infecciosos, tal como en los modelos anteriores.

En virtud de nuestras experiencias con modelos edad-estructurados en el Capítulo 2 podemos suponer que en algún instante el sistema asume un estado estacionario en el cual la distribución de edades permanece constante, es decir en el cual las derivadas con respecto a t son cero. Además se supone que no hay muerte por enfermedad (c = 0), y que las tasas de nacimientos y de fallecimientos son iguales e independientes de la edad, es decir b = d. Sea, además,  $\beta(a, a') = \beta$  (una constante), y sea

$$R_0 = \frac{\beta N}{\gamma + b}$$

la tasa de reproducción básica correspondiente. Obtenemos entonces las siguientes ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\frac{\mathrm{d}s}{\mathrm{d}a}(a) = -(\lambda(i) + b)s(a) = -(\beta I + b)s(a),$$

$$\frac{\mathrm{d}i}{\mathrm{d}a}(a) = \lambda(i)s(a) - (\gamma + b)i(a) = \beta Is(a) - (\gamma + b)i(a),$$

$$\frac{\mathrm{d}r}{\mathrm{d}a}(a) = \gamma i(a) - br(a)$$
(6.17)

con las condiciones iniciales

 $s(0) = bN, \quad i(0) = 0, \quad r(0) = 0,$ 

las que, a su vez, implican la condición inicial

$$n(0) = bN.$$

Sumando las ecuaciones y resolviéndolas junto con la condición inical obtenemos

$$n(a) = n(0)e^{-ba}$$

Puesto que I es constante, podemos resolver las ecuaciones (6.17), obteniendo

$$s(a) = bNe^{-(\lambda+b)a}, \quad i(a) = bN\frac{\lambda}{\lambda-\gamma} \left(e^{-(\gamma+b)a} - e^{-(\lambda+b)a}\right), \quad r(a) = n(a) - s(a) - i(a).$$

Integrando con respecto a a obtenemos

$$S = \frac{bN}{\lambda + b}, \quad I = \frac{\lambda bN}{(\lambda + b)(\gamma + b)}, \quad R = \frac{\lambda \gamma N}{(\lambda + b)(\gamma + b)}.$$
(6.18)

Puesto que  $\lambda = \beta I$  podemos despejar  $\lambda$  de (6.18) obteniendo

$$\lambda = \frac{\beta bN}{\gamma + b} - b = b(R_0 - 1),$$

y tal como en la Sección 5.3 obtenemos la edad de infección en promedio

$$\bar{a} = \frac{\int_0^\infty a\lambda s(a)\,\mathrm{d}a}{\int_0^\infty \lambda s(a)\,\mathrm{d}a} = \frac{1}{\lambda+b} = \frac{1}{bR_0}.$$

Así obtenemos una nueva posibilidad de estimar la fuerza de una infección y la tasa de reproducción básica asociada. Definiendo la esperanza de vida  $\bar{\omega} := 1/b$  obtenemos

$$R_0 = \bar{\omega}/\bar{a}.$$

Esta información es bastante útil, puesto que en situaciones reales podemos determinar facilmente  $\bar{a} \ge \bar{\omega}$ .

A modo de ejemplo, según anales hospitalarias de Inglaterra y Gales de los años 1956–69, para el sarampión se tiene que  $\bar{\omega} = 70$  años y  $\bar{a} = 4,8$  años, correspondiente a  $R_0 = 14,58$ .

Finalmente mencionamos que el modelo edad-estructurado permite facilmente estudiar efectos de vacunación. Si p es la fracción de los susceptibles vacunados brevemente después de su nacimiento y q = 1 - p, las condiciones iniciales nuevas son

$$s(0) = qbN, \quad i(0) = 0, \quad r(0) = pbN;$$

los demás ingredientes del modelo quedan s<br/>n cambiar. Así obtenemos los valores nuevos de  $R_0$  y  $\bar{a}$  dados por  $R'_0 = qR_0$  y  $\bar{a}' = \bar{a}/q$ , es decir la vacunación incrementa la edad en promedio de la infección.

#### Literatura citada en este capítulo

- Hethcote, H.W., 1976. Qualitative analysis for communicable disease models. *Math. Biosci.* **28**, 335–356.
- Kermack, W.O., McKendrick, A.G., 1932. Contributions to the mathematical theory of epidemics, part II. Proc. Roy. Soc. Lond. A 138, 55–83.
- Soper, H.E., 1929. Interpretation of periodicity in disease prevalence. J. Roy. Stat. Soc., Ser. B 92, 34–73.

# Capítulo 7

# Enfermedades infecciosas. Parte III

#### 7.1. Enfermedades transmitidas por vectores

En este capítulo se considerarán enfermedades donde el agente patógeno es transmitido desde un individuo ya infectado a un individuo susceptible mediante un transmisor, por ejemplo un insecto como en el caso de la malaria. La malaria es una enfermedad que no es, a su vez, infecciosa (en el sentido de una propagación por contacto físico), sino que es provocada por un parásito, el cual puede vivir en un huésped intermedio. Tales enfermedades exhiben el fenómeno de "infección criss-cross" (*criss-cross infection*): el vector infecta el huésped, y luego el huésped infecta otro vector.

En el caso de la malaria, el vector es el mosquito *Anopheles*. El agente patógeno es un parásito que se inyecta a la circulación de la sangre humana por un mosquito femenino cuando ella se ingiere la sangre humana, necesaria para el desarrollo de sus huevos. El parásito se desarrolla en el cuerpo humano y eventualmente produce gametocitas que pueden ser ingeridos por un mosquito al morder. Los gametocitas fusionan para formar cigotas, que siguen desarrollándose en el mosquito y eventualmente llegan a la glándula salival del mosquito para nuevamente iniciar un ciclo de vida.

Para poder modelar la malaria tenemos que considerar el estado de enfermedad de la población humana tanto que de la de los mosquitos. Se supone que la población humana es cerrada y del tamaño  $N_1$ , además de que los mosquitos no se mueren de la enfermedad, y que las tasas de nacimientos y de muertes de los mosquitos son iguales y por lo tanto la población de los transmisores es igualmente constante (más precisamente, del tamaño  $N_2$ ).

Para el modelo más simple podemos suponer que no existe inmunidad adquirida ni para los humanos, ni para los mosquitos, lo que entrega las ecuaciones diferenciales

$$\frac{\mathrm{d}S_1}{\mathrm{d}\tau} = -f_1(S_1, I_2) + \gamma_1 I_1, \qquad \qquad \frac{\mathrm{d}I_1}{\mathrm{d}\tau} = f_1(S_1, I_2) - \gamma_1 I_1, \\ \frac{\mathrm{d}S_2}{\mathrm{d}\tau} = -f_2(S_2, I_1) + \gamma_2 I_2 + b_2 N_2 - d_2 S_2, \qquad \frac{\mathrm{d}I_2}{\mathrm{d}\tau} = f_2(S_2, I_1) - \gamma_2 I_2 - d_2 I_2,$$

con  $b_2 = d_2$ . La función de incidencia para los humanos está dada por

$$f_1(S_1, I_2) = ap_1 \frac{S_1}{N_1} I_2.$$

El parámetro a es la tasa de mordiscos de los mosquitos, es decir cada mosquito femenino se ingiere, en promedio,  $a\delta\tau + \mathcal{O}(\delta\tau^2)$  porciones de sangre humana en un período corto de la duración  $\Delta\tau$ . Este respuesta funcional de los mosquitos hacia los humanos se supone constante, es decir se supone que siempre se encuentra un número suficiente de víctimas humanas para que un mosquito pueda tomar sange. De estas porciones, una fracción  $S_1/I_1$  se toma de susceptibles, y cada porción causa la infección con la probabilidad  $p_1$ .

La función de inciodencia para los mosquitos está dada por

$$f_2(S_2, I_1) = ap_2 S_2 \frac{I_1}{N_1},$$

donde  $f_2$  es de forma similar que  $f_1$ , y  $p_2$  es la probabilidad de infección de un insecto susceptible al morder un humano.

Supongamos que  $R_0$  es el número de casos segundarios humanos que genera un caso (infectado) primario insertado en una población de humanos e insectos susceptibles. El caso humano genera  $ap_2N_2/\gamma_1N_1$  casos de mosquitos, de los cuales cada uno genera  $ap_1/(\gamma_2 + b_2)$  casos humanos, por lo tanto se tiene que

$$R_0 = \frac{a^2 p_1 p_2 N_2}{\gamma_1 N_1 (\gamma_2 + b_2)}$$

Simplificando las ecuaciones definiendo

$$u_1 = \frac{S_1}{N_1}, \quad v_1 = \frac{I_1}{N_1}, \quad u_2 = \frac{S_2}{N_2}, \quad v_2 = \frac{I_2}{N_2}$$

obtenemos las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}v_1}{\mathrm{d}\tau} = \gamma_1(\alpha_1 v_2 u_1 - v_1), \quad \frac{\mathrm{d}v_2}{\mathrm{d}\tau} = (\gamma_2 + b_2)(\alpha_2 v_1 u_2 - v_2),$$

 $\operatorname{con} u_1 + v_2 = 1 \text{ y } u_2 + v_2 = 1, \text{ donde}$ 

$$\alpha_1 := \frac{p_1 N_2}{\gamma_1 N_1}, \quad \alpha_2 := \frac{a p_2}{\gamma_2 + b_2}$$

El sistema posee un equilibrio en  $(v_1, v_2) = (0, 0)$  y un equilibrio no trivuial en  $(v_1^*, v_2^*)$ , donde se tiene que

$$v_1^* = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - 1}{\alpha_1 (\alpha_2 + 1)}, \quad v_2^* = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - 1}{\alpha_1 (\alpha_2 + 1)}.$$

Esto es realístico biológicamente si  $\alpha_1\alpha_2 > 1$ , es decir si se tiene que

$$R_0 = \frac{a^2 p_1 p_2 N_2}{\gamma_1 N_1 (\gamma_2 + b_2)} > 1.$$

En tal caso  $(v_1^*, v_2^*)$  es estable, es decir la malaria permanece endémicamente si y sólo si  $R_0 > 1$ .

#### 7.2. Enfermedades macroparasitarias

Ciertas enfermedades trópicas son transmitidas por macroparásitos, es decir por organismos pluricelulares como gusanos y artrópodos incluyendo pulgas y piojos. Se distinguen de los microparásitos por la mayor duración de una generación y un ciclo de vida más corto. Se puede suponer que el parásito infecta solamente una determinada especie de huésped y lo hace en su fase adulta, mientras que las larvas viven libremente en el ambiente y maduran apenas que encuentran un huésped y lo infectan. Para las enfermedades macroparasitarias el grado de la infestación, es decir el número de parásitos albergados por un individuo, es un indicador importante de la extensión de una enfermedad. Este grado de infestación debe ser considerado por los modelos matemáticos. Se define por  $H_i$  el número de huéspedes de los cuales cada uno alberga *i* parásitos, lo cual entrega las ecuaciones

$$\frac{\mathrm{d}H_0}{\mathrm{d}t} = -\lambda H_0 + \delta H_1,$$

$$\frac{\mathrm{d}H_1}{\mathrm{d}t} = -(\lambda + i\delta)H_i + (i+1)\delta H_{i+1} + \lambda H_{i-1}, \quad i \ge 1.$$
(7.1)

Sea

$$N = \sum_{i=0}^{\infty} H_i$$

el número total de huéspedes. Sumando todas las ecuaciones en (7.1) obtenemos

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = \sum_{i=0}^{\infty} \frac{\mathrm{d}H_i}{\mathrm{d}t} = 0,$$

es decir N es efectivamente constante. Sin embargo, estas ecuaciones no son suficientes para determinar  $H_i$ , puesto que la fuerza de infección,  $\lambda$ , depende de la población de los parásitos. Necesitamos entonces una ecuación para la población de los parásitos.

Sea L el número de larvas en los alrededores y M el número de parásitos maduros en los huéspedes, es decir

$$M = \sum_{i=0}^{\infty} iH_i$$

Las ecuaciones para las larvas son

$$\frac{\mathrm{d}L}{\mathrm{d}t} = bM - \lambda N - dL_{\mathrm{f}}$$

donde *b* es la tasa per cápita de producción de larvas (por parte de los parásitos adultos) y *d* es la tasa de muerte per cápita de las larvas. La fuerza de la infección  $\lambda$  multiplicada por el número de huéspedes *N* da la tasa con la cual las larvas infectan los huéspedes. Estas larvas inmediatamente se ponen maduras, por lo tanto

$$\frac{\mathrm{d}M}{\mathrm{d}t} = \lambda N - \delta M. \tag{7.2}$$

Esta ecuación podría haber sido obteniendo la i-ésima ecuación de los huéspedes por i y sumando las ecuaciones resultantes. Ahora, si usamos el siguiente modelo para la fuerza de la infección:

$$\lambda = \theta L,$$

donde  $\theta$  es una constante, obtenemos la siguiente ecuación para las larvas:

$$\frac{\mathrm{d}L}{\mathrm{d}t} = bM - \theta NL - dL. \tag{7.3}$$

Entonces tenemos ahora dos ecuaciones con coeficientes constantes, (7.2) y (7.3). Notamos que ambas poblaciones crecen exponencialmente si el determinante del Jacobiano correspondiente es negativo, es decir, si

$$\delta(\theta N + d) - b\theta N < 0.$$

¿Cuál es la tasa de reproducción básica  $R_0$  de esta enfermedad? Podemos decir que  $R_0$  es el número esperado de los descendientes de un parásito adulto que sobrevive y luego se reproduce. Un parásito adulto genera larvas con la tasa *b* durante el período esperado  $1/\delta$ , y cada larva tiene la esperanza de vida  $1/(\theta N + d)$ , donde  $\theta N$  es la probabilidad por tiempo unitario de madurar exitosamente. Así se tiene que

$$R_0 = \frac{b}{\theta} \frac{\theta N}{\theta N + d}.$$

La condición bajo la cual la población de parásitos crece exponencialmente es simplemente  $R_0 > 1$ . La fase de infección es muchas veces mucho más cotrta que la face madura, por ejemplo en el caso de la especie Ascaris limbricoides. Esto sugiere que la aproximación por un cuasi-estado estacionario,

$$\dot{L} \approx 0$$

puede entregar un resultado útil. Con esta aproximación obtenemos la fuerza de la infección

$$\lambda = \theta L = \frac{\theta b M}{\theta N + d}$$

y la ecuación para M es

$$\frac{\mathrm{d}M}{\mathrm{d}t} = \delta(R_0 - 1)M,$$

de la cual nuevamente se puede deducir un crecimiento exponencial para  $R_0 > 1$ .

## Capítulo 8

# Modelamiento espacial. Parte I: Movimiento biológico

#### 8.1. Introducción

Tanto en la biología como en la física se supone que el azar influye los movimientos. En la física, por ejemplo, el movimiento aleatorio de moléculas de un fluido genera la llamada *difusión molecular*. Además, las partículas del fluido están sujetas a la *advección*, es decir son transportadas a lo largo de una corriente. Por supuesto el movimiento biológico de células, por ejemplo, es diferente de la difusión y la advección molecular (pero existen ciertas semejanzas). Una diferencia importante es el hecho de que la difusión es independiente de nacimientos y muertes, además el movimiento biológico de células y de organismos es influenciado por otros individuos o substancias del medio ambiente. Estos fenómenos incluyen la *quimiotaxis*, donde el movimiento depende de un gradiente químico. El movimiento biológico aleatorio puede ser descrito por modelos microscópicos o macroscópicos. En lo siguiente desarrollaremos una teoría macroscópica dada por un planteo continuo.

#### 8.2. Teoría macroscópica del movimiento

La siguiente teoría del movimiento está basada en el principio de la conservación de la materia. Para el planteo continuo consideramos la conservación de partículas en un volumen arbitrario y fijo V limitado por una superficie S. En tal caso se tiene la siguiente ecuación de conservación:

partículas		partículas		número neto		creación neta
en $V$ en el	=	en $V$ en el	+	de partículas	+	de partículas
instante $t + \delta t$		instante $t$		que entran a ${\cal V}$		en $V$ .

El último sumando incluye el crecimiento y la disminución del número de partículas por nacimientos, muertes, crecimiento, y descomposición.

La computación del número de partículas que entran al volumen V requiere el concepto del vector de flujo. Este vector especifica la tasa y la dirección del movimiento de las partículas bajo las influencias de advección, difusión y otros efectos. Sean ahora J(x,t) el flujo de partículas en el lugar x en el instante t, J = |J| la longitud o el valor absoluto de J, m = (1/J)J la dirección del flujo de partículas, y u la concentración volumétrica de partículas, es decir, J = Jm.

Consideremos ahora el flujo de partículas que atraviesa una pequeña superficie test dS que posee el vector normal  $\boldsymbol{m}$ . Entonces,  $J\delta S$  es el número neto de las partículas que atraviesan la superficie test en la dirección positiva de  $\boldsymbol{m}$ . Esta cantidad se llama *el caudal* por la superficie. Por otro lado, el flujo de partículas está relacionado con la velocidad en promedio  $\bar{\boldsymbol{v}}$  por la ecuación  $\boldsymbol{J} = u\bar{\boldsymbol{v}}$ .

#### 8. MOVIMIENTO BIOLÓGICO

Para poder determinar la corriente por la superficie de un volumen arbitrario debemos conocer la tasa con la cual las partículas atraviesan la superficie in otras direcciones (diferentes de  $\boldsymbol{m}$ ). Para tal efecto consideremos nuevamente una pequeña superficie test dS con el vector normal  $\boldsymbol{n}$ . La tasa con la cual las partículas atraviesan dS depende de cos  $\Theta$ , donde  $\Theta$  es el ángulo incluido entre el vector de flujo (normalizado)  $\boldsymbol{m}$  y el vector normal  $\boldsymbol{n}$  sobre dS.

Para  $\boldsymbol{m}^{\mathrm{T}}\boldsymbol{n} = \cos\Theta$  y el elemento de superficie orientado  $\boldsymbol{n}\mathrm{d}S = \boldsymbol{d}S$  el caudal está dado por

$$I = J \cos \Theta \, \mathrm{d}S = J\boldsymbol{m} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S = \boldsymbol{J} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S.$$

Ahora podemos re-escribir la ecuación de conservación en términos matemáticos, hasta un error de segundo orden en  $\delta t$ , como

$$\int_{V} u(\boldsymbol{x}, t + \delta t) \, \mathrm{d}V = \int_{V} u(\boldsymbol{x}, t) \, \mathrm{d}V - \int_{S} \boldsymbol{J}(\boldsymbol{x}, t) \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S \, \delta t + \int_{V} f(\boldsymbol{x}, t) \, \mathrm{d}V \, \delta t.$$

Aquí  $f(\boldsymbol{x},t)$  describe la generación neta de partículas por volumen y tiempo unitario. Restando  $\int_{V} u(\boldsymbol{x},t) \, dV$  de ambos lados y dividiendo el resultado por  $\delta t$  obtenemos la ecuación

$$\int_{V} \frac{u(\boldsymbol{x}, t + \delta t) - u(\boldsymbol{x}, t)}{\delta t} dV = -\int_{S} \boldsymbol{J}(\boldsymbol{x}, t) \cdot \boldsymbol{n} \, dS + \int_{V} f(\boldsymbol{x}, t) \, dV.$$

Tomando el límite  $\delta t \rightarrow 0$  y aplicando el Teorema de Gauss se llega a

$$\int_{V} \frac{\partial u(\boldsymbol{x},t)}{\partial t} dV = -\int_{S} \boldsymbol{J}(\boldsymbol{x},t) \cdot \boldsymbol{n} \, dS + \int_{V} f(\boldsymbol{x},t) \, dV = -\int_{V} \nabla \cdot \boldsymbol{J} \, dV + \int_{V} f(\boldsymbol{x},t) \, dV,$$

es decir

$$\int_{V} \left( \frac{\partial u(\boldsymbol{x}, t)}{\partial t} + \nabla \cdot \boldsymbol{J} - f \right) dV = 0, \qquad (8.1)$$

siempre que las funciones involucradas sean suficientemente suaves. Puesto que (8.1) debe ser válido para volumenes V arbitrarios, el integrando debe desaparecer, es decir

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot \boldsymbol{J} - f = 0. \tag{8.2}$$

Esta es la ecuación básica de la conservación de la materia.

Para especificar el flujo J, consideremos primeramente el flujo por advección con la velocidad v. En tal caso, el flujo advectivo está dado por  $J_{adv} = uv$ , donde u es la concentración volumétrica de partículas. Así obtenemos la *ecuación de advección con término fuente* 

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot \boldsymbol{J} + \boldsymbol{f} = -\nabla \cdot (\boldsymbol{v}u) + \boldsymbol{f}.$$

Por otro lado, se puede considerar un flujo que es proporcional al gradiente de la concentración, y dirigido hacia donde la concentración disminuye. Específicamente, el flujo difusivo  $J_{dif}$  está dado por la llamada *ley de Fick*  $J_{dif} = -D\nabla u$  con el coeficiente de difusión *D*. Esto entrega la siguiente *ecuación de difusión con término fuente*:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot \boldsymbol{J}_{\text{dif}} + f = \nabla \cdot (D\nabla u) + f.$$

98

En la presencia de advección y difusión se tiene que  $J = J_{adv} + J_{dif}$  y obtenemos la siguiente ecuación de advección-difusión con término fuente:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot (\boldsymbol{v}u) + \nabla \cdot (D\nabla u) + f.$$

En el caso de un flujo uni-dimensional en un dominio tri-dimensional con las coordenadas cartesianas  $x, y \neq z$  en la dirección de x, todas las variables dependen solamente de  $x \neq t$ . Si la velocidad v es constante, no hay generación neta ( $f \equiv 0$ ) y D es el coeficiente de difusión, llegamos a la ecuación de advección-difusión

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -v\frac{\partial u}{\partial x} + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

Ejemplo 8.1. Consideremos la solución de la ecuación

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} + f$$

para  $f \equiv 0$  y  $x \in \mathbb{R}$  con la condición inicial  $u(x,0) = u_0(x)$  para  $x \in \mathbb{R}$ . El número de partículas en el instante t = 0 está dado por

$$N_0 = \int_{-\infty}^{\infty} u_0(x) \,\mathrm{d}x;$$

para el número de partículas en un instante t general se tiene que

$$N(t) = \int_{-\infty}^{\infty} u(x,t) \,\mathrm{d}x.$$

Ilustraremos que aquí se tiene el principio de conservación de la materia, es decir que  $N_0 = N(t)$  para todo t. Supongamos que J(x,t) = 0 si |x| es suficientemente grande, entonces

$$\frac{\mathrm{d}N(t)}{\mathrm{d}t} = \lim_{M \to \infty} \int_{-M}^{M} \frac{\partial u(x,t)}{\partial t} \,\mathrm{d}x = -\lim_{M \to \infty} \int_{-M}^{M} \frac{\partial J(x,t)}{\partial x} \,\mathrm{d}x = -\lim_{M \to \infty} [J(x,t)]_{-M}^{M} = 0,$$

lo que confirma la conservación de la materia.

## 8.3. Movimiento dirigido (taxias)

Los organismos y células no se mueven solamente aleatoriamente, sino que también responden positivamente o negativamente a estímulos externos. En muchas situaciones, la respuesta es un movimiento dirigido para acercarse a o alejarse de la fuente del estímulo. Este fenómeno se llama *taxia*.

En la biología las taxias aparecen en varias formas. Una de ellas es la *quimiotaxis*, es decir un movimiento de orientación (de animales o plantas) causado por estímulos químicos. La *fototaxis* es el movimiento dirigido para acercarse a o alejarse a una fuente de luz; otro fenómeno es la *galvanotaxis*, done el movimiento es una reacciómn frente a un estímulo eléctrico. Además, el movimiento de organismos tambi'en es la reacci ón a la presencia de otros individuos de la misma especie, de predadores y de presas.

De todos estos movimientos, la quimiotaxis es el tipo de movimiento más importante. Aquí sucede que la substancia química está secretada por individuos de la misma especie. Por ejemplo, las hormigas encuentran su camino siguiendo pistas de una substancia mensajera, la

#### 8. MOVIMIENTO BIOLÓGICO

llamada *feromona*. La quimiotaxis también se realiza en el nivel celular. Por ejemplo durante la formación de un tumor se produce una multitud de substancias químicas que influye el crecimiento de células vecinas.

Consideremos ahora la reacción quimiotáctica de un organismo unicelular (por ejemplo, una bacteria), donde se supone que la substancia quimiotáctica está producida externamente. Aquí se supone que la reacción es proporcional al valor absoluto del gradiente químico y posee la misma dirección que el gradiente. Entonces, si  $\bar{\boldsymbol{v}}$  es la velocidad en promedio con la cual se mueven las bacterias, se supone una proporcionalidad del tipo  $\bar{\boldsymbol{v}} \sim \nabla c$ , por lo tanto si  $\boldsymbol{J}_{\text{quim}}$  denota el flujo quimiotáctico y u es la densidad de las bacterias, se tiene que  $\boldsymbol{J}_{\text{quim}} \sim u \nabla c$ , puesto que  $\boldsymbol{J} = u \boldsymbol{v}$ . Aquí c denota la concentración de la substancia química.

En virtud de lo anterior obtenemos que  $J_{quim} = \chi u \nabla c$ , donde  $\chi$  es una constante de proporcionalidad, el llamado *coeficiente quimiotáctico* o la *sensitividad quimiotáctica*. La reacción quimiotáctica se llama *positiva* o *negativa* en los respectivos casos  $\chi > 0$  y  $\chi < 0$ .

Ahora, si se supone que las mismas bacterias producen la substancia química, llegamos al siguiente modelo más complicado:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) - \nabla \cdot (\chi u \nabla c) + \nabla \cdot (D_u \nabla u), \quad \frac{\partial c}{\partial t} = g(u, c) + \nabla \cdot (D_c \nabla c),$$

donde f(u) es la tasa neta de reproducción de las bacterias y g(u, c) describe la tasa neta de producción de la substancia química, es decir la tasa de producción menos la tasa de descomposición. Típicamente se elige f(u) = 0 puesto que la reproducción de las bacterias es un proceso mucho más lento que la producción y la degradación de la substancia química.

#### 8.4. Estados estacionarios y tiempos de travesía

La ecuación de difusión es una ecuación de derivadas parciales que puede ser difícil de reolver. Sin embargo, en muchas situaciones biológicas se busca un etado estacionario en el cual todas las variables son independientes del tiempo t. Si se trata de un problema unidimensional, la EDP se convierte en una ecuación diferencial ordinaria.

Consideremos ahora un ejemplo de esta situación, tomando en cuenta que para alcanzar un estado estacionario no es necesario que el flujo desaparezca; solamente ya no puede variar en el tiempo. En lo siguiente queremos calcular el flujo y el tiempo que las moléculas (u otras partículas) requieren para atravesar un cierto dominio, el llamado *tiempo de travesía*.

Desde la ecuación de conservación (8.2) obtenemos la siguiente ecuación para el estado estacionario:

$$-\nabla \cdot \boldsymbol{J} + f = 0,$$

donde J es independiente de t. Si no hay generación neta  $(f \equiv 0)$  obtenemos en una dimensión espacial

$$\frac{\mathrm{d}J}{\mathrm{d}x} = 0$$

es decir J = C, donde C es una constante de integración. Si el flujo es solamente difusivo, se tiene que  $J_{\text{dif}} = -D\nabla u$ , es decir en una dimension espacial

$$J_{\rm dif} = -D\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}x}.$$

Es decir, obtenemos

$$-D\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = C,$$

con un coeficiente de difusión constante D, por lo tanto la estación estacionaria está dada por

$$u = Ax + B, \quad A = -C/D,$$

con B como constante de integración, y donde las constantes pueden ser evaluadas utilizando las condiciones de borde.

Para determinar los tiempos de travesía o permanencia se supone que las partículas entran a V por un subconjunto  $S_1$  de la superficie y salen de V por otro subconjunto  $S_2$  de la misma superficie. Sean  $I_1 \in I_2$  los caudales de entrada y de salida de partículas, respectivamente. Consideremos el estado de equilibrio con  $I := I_1 = I_2$ , además sea N el número de partículas contenidas en V. La probabilidad con la cual una partícula arbitraria sale de V en el próximo período de duración  $\delta t$  es  $I\delta t/N$ . El tiempo de travesía, es decir el tiempo en promedio que una partícula requiere en promedio para atravesar el volumen V para llegar desde  $S_1$  hasta  $S_2$ está dado por

$$\tau = N/I.$$

A modo de ejemplo, consideremos el proceso de difusión de una substancia con un coeficiente de difusión constante y en una dimensión espacial, desde x = 0 hasta x = L, donde se supone que las condiciones de borde son

$$u(0,t) = u_0, \quad u(L,t) = 0,$$

además que las partículas inmediatamente desaparecen después de llegar a x = L. Queremos identificar el estado estacionario y el tiempo de travesía entre x = 0 y x = L. Aquí se supone que las partículas desaparecen inmediatamente depués de llegar a x = L. Puesto que el problema es uni-dimensional, interpretamos u como concentración uni-dimensional (número de partículas por longitud unitaria), y J representa el caudal como la tasa con la cual las partículas pasan por un cierto punto. El problema de valores de frontera uni-dimensional está dado por

$$D\frac{\mathrm{d}^2 u}{\mathrm{d}x^2} = 0$$
 para  $x \in (0, L), \quad u(0) = u_0, \quad u(L) = 0,$ 

con la siguiente solución que se obtiene ajustando las constantes  $A ext{ y } B$  en la solución general u(x) = Ax + B a las condiciones de frontera:

$$u(x) = u_0 \left(1 - \frac{x}{L}\right),$$

lo que entrega

$$I = J = -D\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}x} = D\frac{u_0}{L}.$$

El número de partículas está dado por

$$N = \int_0^L u(x) \,\mathrm{d}x = \frac{1}{2}Lu_0,$$

es decir el tiempo de travesía es

$$\tau = \frac{N}{I} = \frac{\frac{1}{2}Lu_0}{D\frac{u_0}{L}} = \frac{1}{2}\frac{L^2}{D}$$

El coeficiente de difusión depende del tamaño de las moléculas y del medio por el cual las moléculas o partículas difunden. Un valor típicode D correponde a moléculas de oxigénio en agua:  $D = 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$ . Esto significa que tales moléculas difunden en 0,1 segundos por una célula de la extensión  $10 \,\mu\text{m}$ , pero la difusión por un axón neuronal de la longitud 1 m duraria nada menos que 27 años. Este ejemplo demuestra que la difusión no es un mecanismo muy apto para describir el transporte por distancias muy largas.

Típicamente, el coeficiente D para moléculas pequeñas en el aire es de la magnitud  $D = 10^{-1} \text{ cm}^2/\text{s}$ . Esto significa que que la transmisión de moléculas de un perfume, por ejemplo, en una sala cerrada basada solamente en difusión duraria un tiempo del orden un mes. Esto significa que en muchos contextos la difusión aparece combinada con otros fenónemos tales como la advección.

#### Capítulo 9

# Movimiento biológico. Parte II: Invasiones biológicas

#### 9.1. Una invasión biológica: un modelo de la propagación del ratón almizclero

En el año 1905, un príncipe introdució ratones almizcleros (Ondatra zibethica) a la ciudad de Dobrisch, República Checa, a 40 kilómetros al sur-oeste de Praga. Desde entonces estos animales se propagaron por toda Europa (ver Figura 9.1). Tal como veremos aquí, esta propagación puede ser caracterizada por una ecuación de difusión. La primera pregunta es si los datos observados apuntan solamente al fenómeno de difusión, o a un proceso de difusión y crecimiento de la población. Para analizar este problema desarrolaremos un modelo matemático. Una ecuación que combina el crecimiento exponencial con la propagación por movimiento aleatório está dada por

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \alpha u + \nabla \cdot (D\nabla u), \tag{9.1}$$

donde u denota la densidad de los individuos. Se supone que la propagación empieza con la introducción de M individuos en el origen x = 0, lo que implica la condición inicial correspondiente

$$u(x,0) = M\delta(x),$$

donde  $\delta(x)$  denota el  $\delta$ -impulso unitario centrado en x = 0. Así obtenemos la siguiente solución de (9.1):

$$u(R,t) = \frac{M}{4\pi Dt} \exp\left(\alpha t - \frac{R^2}{4Dt}\right).$$
(9.2)

La Figura 9.2 muestra esta solución para D = 10, M = 20,  $\alpha = 0,1$ , y  $t = 2, 4, 6, \dots, 16$ .

Observamos que inicialmente se encuentra en x = 0 un peak de la densidad u que corresponde a la introducción inicial de los M individuos. Luego, para tiempos t avanzados, observamos el crecimiento y la propagación de la población de los animales. Para t > 0, la onda se propaga hasta la infinidad, por lo tanto hay que definir una línea de propagación máxima. Supongamos entonces que  $u_1$  es un pequeño valor de densidad, y que el área de propagación de los individuos en el instante t corresponde a la región en la cual  $u(x,t) \ge u_1$ . En el presente modelo, este área es, evidentemente, circular con el radio  $R = R_1(t)$ . El radio R(t) está relacionado con la densidad (dada)  $u_1$  por

$$u_1 = \frac{M}{4\pi Dt} \exp\left(\alpha t - \frac{R_1^2(t)}{4Dt}\right),\tag{9.3}$$

# 9. INVASIONES BIOLÓGICAS



(b)



FIGURA 9.1. (a) El ratón almizclero (*Ondatra zibethica*). (b) Frentes de propagación del ratón almizclero en Europa después de 1905. (La fuente de esta figura es Britton (2003), p. 161, pero ya aparece en el artículo de Skellam (1951) quien, a su vez, se refiere a Ulbrich (1930).)

es decir

$$\ln\left(\frac{4\pi D u_1 t}{M}\right) = \alpha t - \frac{R_1^2(t)}{4Dt} \tag{9.4}$$



FIGURA 9.2. Onda de propagación de los ratones almizcleros: evaluación de (9.1) para  $D = 10, M = 20, \alpha = 0, 1, y t = 2, 4, 6, \dots, 16.$ 

o equivalentemente

$$\ln t + \ln\left(\frac{4\pi Du_1}{M}\right) = \alpha t - \frac{R_1^2(t)}{4Dt}.$$
(9.5)

Cuando t es muy grande, el único término que puede balancear  $\alpha t$  es  $R_1^2(t)/(4Dt)$ , por lo tanto despreciando  $\ln t$  y términos constantes comparados con  $\mathcal{O}(t)$  obtenemos para valores grandes de t la ecuación lineal aproximada

$$R_1 \approx \sqrt{4\alpha Dt},\tag{9.6}$$

es decir la velocidad de la onda de propagación de la población de los animales tiende al valor constante  $\sqrt{4\alpha D}$ . Este modelo presenta dos problemas: por un lado, se supone que la velocidad de los animales es ilimitada; por otro lado, el modelo permite densidades ilimitadas, es decir  $u(0,t) \to \infty$  cuando  $t \to \infty$ . Sin embargo este modelo entrega una buena aproximación (por ejemplo, la proporcionalidad  $R_1(t) \sim t$ ).

# 9.2. La propagación del roble común en Gran Bretaña (Skellam, 1951)

Skellam (1951) consideró la propagación del roble común (*Quercus robur*, ver Figura 9.3) en Gran Bretaña desde el último período glacial. Se sabe que una generación dura más de 60 años, y que bajo condiciones óptimas (tierra no cultivada y factores de crecimiento como luz,

#### 9. INVASIONES BIOLÓGICAS



FIGURA 9.3. El roble común (Quercus robur).

agua y viento óptimos) un árbol no produce más de 9 millones de descendientes maduros. Las bellotas se dispersan cayendo del árbol con una distancia de dispersión de no más de 50 metros. Utilizando las ecuaciones (9.3) y (9.4) se puede calcular que una población de robles, inicialmente comenzando con un sólo árbol, durante 20000 años se propaga por un área circular con un radio no mayor de 67 kilómetros, y que un árbol produce no más de 16 descendientes.

# 9.3. Soluciones de onda viajera para sistemas de reacción-difusión: propagación de epidemias

En el modelo SIR del Capítulo 5 discutimos el modelo SIR epidémico dado por (5.9). En este modelo epidémico consideramos una población cerrada sin tomar en cuenta nacimientos y fallecimientos debido a la enfermedad. En particular no tomamos en cuenta la estructura espacial de la epidemia. Sin embargo, los datos reales de epidemias muestran una propagación espacial en la forma de una onda. Para poder describir este fenómeno extenderemos el modelo SIR no-espacial a un modelo espacial. Para tal efecto suponemos que S,  $I \ge R$  representan las densidades de los susceptibles, infecciosos y removidos, respectivamente, que dependen del tiempo y de la posición espacial. Modificamos ligeramente las definiciones anteriores, suponiendo por ejemplo que ahora  $\beta$  es la tasa de infección de un infeccioso por densidad de infecciosos.

A modo de ejemplo podemos considerar la rabia como enferemedad que afecta a poblaciones de zorros. Los individuos sanos de esta especie permanecen en sus respectivos cotos. Sin embargo esta enfermedad se propaga por distancias muy largas de manera aleatoria debido a asaltos de zorros enfermos a zorros sanos, por ejemplo en peleas por territorio. Por estos motivos el siguiente modelo ha sido sugerido como modelo de la rabia:

$$\frac{\partial S}{\partial \tau} = -\beta IS, \qquad \frac{\partial I}{\partial \tau} = \beta IS - \gamma I + D \frac{\partial^2 I}{\partial \xi^2}, \qquad \frac{\partial R}{\partial \tau} = \gamma I,$$

donde D es el coeficiente de difusión de zorros infectados. No se considera la difusión de zorros susceptibles. Es decir, una epidemia es la propagación de estados infectados en una población de estados susceptibles. Se supone que  $S \to N$ ,  $I \to 0$  y  $R \to 0$  cuando  $\xi \to \infty$ .

#### 9.3. SOLUCIONES DE ONDA VIAJERA

Definiendo las variables no dimensionales

$$\tilde{u} = S/N, \quad \tilde{v} = I/N, \quad \tilde{w} = R/N \quad y \quad t = \gamma \tau, \quad x = \xi (\gamma/D)^{1/2},$$

donde  $R_0 = \beta N/\gamma$  es la tasa de reproducción básica, es decir el número de contactos de un individuo enfermo. Tal como en el Capítulo 5 obtenemos la siguiente interpretación: para  $R_0 < 1$  no estalla una epidemia, es decir la rabia no se propaga; para  $R_0 > 1$  sí se propaga. Buscaremos ahora una solución en forma de onda viajera en la forma

$$\tilde{u}(x,t) = u(s) = u(x+ct), \quad \tilde{v}(x,t) = v(s) = v(x+ct),$$

donde c es una velocidad de propagación constante. Así obtenemos las siguientes ecuaciones:

$$cu' = -R_0 uv, \qquad cv' = R_0 uv - v + v'', \qquad cw' = v$$
 (9.7)

considerando las restricciones

$$u(s) \to 1 \text{ cuando } s \to -\infty, \qquad u(s) \to u_1 \text{ cuando } s \to \infty,$$
  

$$v(s) \to 0 \text{ cuando } s \to \pm\infty, \qquad (9.8)$$
  

$$w(s) \to 0 \text{ cuando } s \to -\infty, \qquad w(s) \to w_1 \text{ cuando } s \to \infty.$$

En virtud de

$$\frac{v'}{u'} = \frac{dv}{du}, \qquad \frac{v''}{u'} = \frac{d(v')}{du}$$

podemos dividir la segunda y la tercera ecuación de (9.7) por la primera para obtener

$$\frac{dv}{du} = -1 + \frac{1}{R_0 u} + \frac{1}{c} \frac{d(v')}{du}, \qquad \frac{dw}{du} = -\frac{1}{R_0 u}.$$
(9.9)

Integrando (9.9) con respecto a u obtenemos

$$v = -u + \frac{1}{R_0} \ln u + \frac{1}{c}v' + A, \qquad w = -\frac{1}{R_0} \ln u + B$$

donde  $A \neq B$  son constantes de integración y

$$-\frac{\ln u}{R_0} = w(u)$$

De las condiciones (9.8) se desprende que dado que  $u \ge v$  poseen un límite cuando  $s \to \pm \infty$ , igualmente v' posee un límite:  $v'(s) \to 0$  cuando  $s \to \pm \infty$ . Utilizando que  $A = 1 \ge B = 0$ (considerando  $s \to \pm \infty$ ) se tiene que  $w = w(u) \ge w$ 

$$u' = -\frac{1}{c}uv,$$
  $v' = c(u + w(u) - 1 + v).$ 

Considerando  $s \to \infty$  obtenemos el requerimiento adicional  $u_1 + w_1 = 1$ , luego

$$1 - w_1 = \exp\left(-R_0 w_1\right).$$

Esta ecuación siempre posee la solución  $w_1 = 0$ , es decir no estalla una epidemia. En el Capítulo 5 demostramos que para  $R_0 < 1$  no existe ninguna otra solución positiva. Esto implica que para  $R_0 < 1$  no estalla una epidemia. Para  $R_0 > 1$  existe otra solución  $w_1$  que satisface las condiciones

$$0 < w_1 < 1$$
 y  $R_0(1 - w_1) = R_0 u_1 < 1.$ 

Si elegimos  $R_0 > 1$  tal que se satisface la condición

$$0 < u_1 < \frac{1}{R_0} < 1$$

los únicos puntos críticos son  $(u_1, 0)$  y (1, 0), el estado libre de enfermedad. En el primer caso obtenemos, analizando el Jacobiano  $J(u_1, 0)$ , un punto de silla puesto que

tr 
$$\boldsymbol{J}(u_1, 0) = c$$
, det  $\boldsymbol{J}(u_1, 0) = \frac{R_0 u_1 - 1}{R_0} < 0$ .

Para el estado (1,0) un análisis de estabilidad entrega un nodo inestable si

$$c^2 \geqslant \frac{4(R_0 - 1)}{R_0}$$

puesto que aquí se tiene que

tr 
$$\boldsymbol{J}(1,0) = c$$
, det  $\boldsymbol{J}(1,0) = \frac{R_0 - 1}{R_0} > 0$ ;

por otro lado se obtiene un punto inestable si

$$c^2 < \frac{4(R_0 - 1)}{R_0}.$$

# Literatura citada en este capítulo

Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38**, 196–218. Ulbrich, J., 1930. Die Bisamratte. Heinrich, Dresden.

108
# Capítulo 10

# Formacion de patrones: Leyes de Fick e inestabilidad de Turing

#### 10.1. Leyes de difusión de Fick

10.1.1. Primera ley de difusión de Fick. Consideremos un disolvente líquido que contiene una substancia no disuelta. Si la substancia se mezcla con el disolvente, entonces el líquido que se produce se llama *solución*, la cual se caracteriza por la concentración másica C, deonde C es la masa de la materia no disuelta por volumen unitario. En general se producen fluctuaciones espaciales de la concentración, las cuales producen el fenómeno de difusión. El flujo difusivo por una superficie unitario en un intervalo de tiempo unitario está dado por la *primera ley de difusión de Fick*:

$$j = -D\frac{\partial C}{\partial x},$$

donde C = C(x,t) es la masa de la materia no disuelta por volumen unitario, j es la densidad del flujo particular, y D es el coeficiente de difusión. Podemos extender esta ley al caso multi-dimensional, obteniendo la relación

$$\boldsymbol{j} = -D\nabla C, \tag{10.1}$$

donde C = C(x, y, z, t) nuevamente es la concentración másica y  $\mathbf{j} = (j_x, j_y, j_z)$  es la densidad del flujo o simplemente, el flujo.

10.1.2. Segunda ley de difusión de Fick. Para derivar la segunda ley de difusión de Fick, consideremos ahora la cantidad de la substancia contenida en la región V en el instante t:

$$M = \int_{V} C(t, x, y, z) \,\mathrm{d}V,$$

y el flujo por la superficie S de la región V (ver Figura 10.1) dado por

$$J = \int_{S} \boldsymbol{j} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S.$$

Debido a la conservación de masa se tiene que

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{V} C(t, x, y, z) \, \mathrm{d}V = -\int_{S} \boldsymbol{j} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S.$$

Puesto que la región V no cambia en el tiempo, podemos intercambiar la derivación con respecto a t con la integración para obtener

$$\int_{V} \frac{\partial}{\partial t} C(t, x, y, z) \, \mathrm{d}V + \int_{S} \boldsymbol{j} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S = 0.$$



FIGURA 10.1. El flujo por la superficie S de la región V.



FIGURA 10.2. Una célula con una membrana de espesor  $\delta$  muy pequeño.

En lo siguiente se supone que V es una región estándar de Gauss, es decir V es cerrado y acotado con una superficie suficientemente suave. Aplicando el Teorema Integral de Gauss obtenemos la ecuación

$$\int_{V} \left( \frac{\partial}{\partial t} C(t, x, y, z) + \nabla \cdot \boldsymbol{j} \right) \, \mathrm{d}V = 0,$$

y puesto que V fue elegido arbitrario, el integrando debe ser nulo, es decir

$$\frac{\partial}{\partial t}C(t, x, y, z) + \nabla \cdot \boldsymbol{j} = 0.$$

Utilizando la primera ley de difusión de Fick (10.1) obtenemos la ecuación de difusión clásica

$$\frac{\partial}{\partial t}C - D\Delta C = 0.$$

### 10.2. Computación de la difusión por una membrana

En lo sigiuente consideraremos una célula (ver Figura 10.2), donde no nos interesa lo que sucede en el interior de ella, sino que nos limitamos al exterior, el interior, y la membrana de la célula. Simplificamos además el modelo suponiendo que la difusión intra-celular es tan grande que la concentración química en su interior es uniforme. Además se supone que la concentración en el exterior es constante, puesto que el espacio exterior de la célula es tan grande que la fracción de substancia que difunde hacia su interior es insignificante.

Queremos ahora calcular la difusión de una substancia por una membrana de un espesor  $\delta$ muy pequeño, tomando en cuenta que la estructura de la membrana en sus superficies puede causar discontinuidades de la concentración. Sean ahora  $C_{\rm e}$  y  $C_{\rm i}$  las concentraciones en el exterior y el interior de la célula, respectivamente. Queremos calcular  $C_{\rm i}$  en dependencia de  $C_{\rm e}$  y de la concentración inicial en el interior, denotada  $C_{\rm i0}$ .

Debido a la discontinuidad las concentraciones en las superficies interior y exterior de la membrana difieren de  $C_i$  y  $C_e$ , respectivamente. Sean  $\bar{C}_i$  y  $\bar{C}_e$  las respectivas concentraciones sobre las superficies interior y exterior de la membrana. Así obtenemos las relaciones

$$\bar{C}_{\rm e} = \Gamma C_{\rm e}, \qquad \bar{C}_{\rm i} = \Gamma C_{\rm i}$$

donde  $\Gamma$  es una constante, el llamado *coeficiente de partición* (ver, por ejemplo, Jones y Sleeman, 2003).

Suponiendo que el espesor de la membrana,  $\delta$ , es muy pequeño, podemos aproximar el gradiente de la concentración por

$$\frac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}x} \approx \frac{\bar{C}_{\mathrm{e}} - \bar{C}_{\mathrm{i}}}{\delta}$$

En virtud de la primera ley de difusión de Fick (10.1) se tiene que

$$j = \frac{D}{\delta} (\bar{C}_{\rm i} - \bar{C}_{\rm e}).$$

Puesto que no se pueden observar las concentraciones  $\bar{C}_i$  y  $\bar{C}_e$  en el interior de la membrana, aprovechamos la discontinuidad en la superficie de la membrana celular obteniendo

$$j = \frac{\Gamma D}{\delta} (C_{\rm i} - C_{\rm e}).$$

Ahora sean m la masa de la substancia en el interior de la célula, A la superficie y V el volumen de la célula. Ahora, según el principio de la conservación de masa se tiene que

$$\frac{\mathrm{d}m}{\mathrm{d}t} = -jA,$$

y si se supone que la concentración en el interior de la célula es uniforme espacialmente, pero variable en el tiempo t, obtenemos

$$m = C_{\rm i} V$$

y por lo tanto

$$V\frac{\mathrm{d}C_{\mathrm{i}}}{\mathrm{d}t} = -jA = \frac{A\Gamma D}{\delta}(C_{\mathrm{e}} - C_{\mathrm{i}}).$$

Dividiendo esto por V obtenemos la ecuación diferencial

$$\frac{\mathrm{d}C_{\mathrm{i}}}{\mathrm{d}t} = k(C_{\mathrm{e}} - C_{\mathrm{i}}), \quad k = \frac{\Gamma DA}{\delta V}.$$

Utilizando el dato inicial  $C(t = 0) = C_{i0}$  podemos escribir la solución como

$$C_{\rm i}(t) = C_{\rm e} + (C_{\rm i0} - C_{\rm e}) {\rm e}^{-kt},$$

es decir podemos calcular la concentración en el interior de la célula si conocemos la concentración  $C_{\rm e}$  en el exterior de la célula y la concentración  $C_{\rm i}$  en su interior en el instante t = 0. Obviamente,  $C_{\rm i} \rightarrow C_{\rm e}$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Hasta ahora hemos supuesto que el espesor  $\delta$  de la membrana es muy pequeño. Ahora consideraremos un modelo donde esto ya no es así. Se supone, además, que la membrana inicialmente no contiene substancia. Estas hipótesis nos llevan al problema de valores iniciales y de frontera dado por

$$\frac{\partial C}{\partial t} - D\Delta C = 0, \tag{10.2}$$

$$C(0,t) = C_1, (10.3)$$

$$C(\delta, t) = C_2, \tag{10.4}$$

$$C(x,0) = 0, \quad 0 < x < \delta. \tag{10.5}$$

Resolveremos primeramente el problema con datos de frontera homogéneos, luego agregaremos los datos no homogéneos mediante una función lineal de x. Para resolver el problema de valores iniciales se utiliza el planteo

$$C(x,t) = X(x)T(t).$$

Derivando este producto una vez con respecto a t y dos veces con respecto a x e insertando los resultados en (10.2) obtenemos la ecuación

$$X(x)T'(t) - DT(t)X''(x) = 0.$$

Dividiendo esto por C(x,t) = X(x)T(t) obtenemos

$$\frac{T'(t)}{T(t)} - D\frac{X''(x)}{X(x)} = 0.$$
(10.6)

Puesto que la función T depende solamente de t y X depende solamente de x y la diferencia es cero, ambos términos en (10.6) deben ser constantes, es decir

$$\frac{T'(t)}{T(t)} = D\frac{X''(x)}{X(x)} = \tilde{\lambda}\frac{\pi^2}{\delta^2}, \quad \tilde{\lambda} = D\lambda.$$

Esta ecuación nos lleva a dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer y segundo orden, respectivamente. Obtenemos

$$X''(x) + \frac{\pi^2}{\delta^2} \lambda X(x) = 0$$
 (10.7)

112

con las condiciones de borde de Dirchlet homogéneas

$$C(0,t) = X(0) \cdot T(t) = 0 \Rightarrow R_1 X := X(0) = 0,$$
  

$$C(\delta,t) = X(\delta) \cdot T(t) = 0 \Rightarrow R_2 X := X(\delta) = 0.$$
(10.8)

El sistema fundamental asociado con la ecuación diferencial ordinaria (10.7) está dado por

$$X_{1,\lambda} := \begin{cases} \cos\left(\frac{\pi}{\delta}\sqrt{\lambda}x\right) & \text{para } \lambda > 0, \\ 1 & \text{para } \lambda = 0, \\ \cosh\left(\frac{\pi}{\delta}\sqrt{-\lambda}x\right) & \text{para } \lambda < 0, \end{cases} \quad X_{2,\lambda} := \begin{cases} \sin\left(\frac{\pi}{\delta}\sqrt{\lambda}x\right) & \text{para } \lambda > 0, \\ x & \text{para } \lambda = 0, \\ \sinh\left(\frac{\pi}{\delta}\sqrt{-\lambda}x\right) & \text{para } \lambda < 0. \end{cases}$$

Para poder resolver el problema de valores de frontera de Sturm (10.7), (10.8) se debe satisfacer

$$\begin{vmatrix} R_1 X_{1,\lambda} & R_1 X_{2,\lambda} \\ R_2 X_{1,\lambda} & R_2 X_{2,\lambda} \end{vmatrix} = 0$$

Insertando las condiciones de borde  $R_1 X = 0$  y  $R_2 X = 0$  obtenemos

$$\left\{ \begin{array}{cc} 1 & 0 \\ \cos(\sqrt{\lambda}\frac{\pi}{\delta}\delta) \\ 1 \\ \cosh(\sqrt{-\lambda}\frac{\pi}{\delta}\delta) \end{array} \right\} \quad \left\{ \begin{array}{c} \sin(\sqrt{\lambda}\frac{\pi}{\delta}\delta) \\ \pi \\ \sinh(\sqrt{-\lambda}\frac{\pi}{\delta}\delta) \end{array} \right\} \quad \left| = \left\{ \begin{array}{c} \sin(\sqrt{\lambda}\pi) \\ \pi \\ \sinh(\sqrt{-\lambda}\pi) \end{array} \right\} \right| = 0.$$

Esta condición está satisfecha si $\sqrt{\lambda}=n,$ es decir los valores propios están dados por  $\lambda=n^2$ y las soluciones propias son

$$X_n(x) = \sin\left(\frac{n\pi}{\delta}x\right).$$

Concluimos que la solución completa de la ecuación diferencial (10.7) está dada por la combinación lineal de las soluciones propias

$$X(x) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin\left(\frac{n\pi}{\delta}x\right).$$

Como solución de la ecuación diferencial

$$\frac{T'(t)}{T(t)} = -\tilde{\lambda} \frac{\pi^2}{\delta^2} = -Dn^2 \frac{\pi^2}{\delta^2}$$

obtenemos después de la separación de variables y una integración

$$T(t) = \exp\left(-\frac{Dn^2\pi^2t}{\delta^2}\right).$$

y por lo tanto la siguiente solución de la ecuación de derivadas parciales con condiciones de borde homogéneas:

$$C(x,t) = X(x)T(t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \exp\left(-\frac{Dn^2\pi^2 t}{\delta^2}\right).$$

Para obtener la solución del problema de valores de frontera con datos de borde no homogéneos sumamos a la solución del problema homogéneo una función lineal en x que interpola los valores de frontera. Así obtenemos la función

$$C(x,t) = C_1 + (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta} + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \exp\left(-\frac{Dn^2\pi^2 t}{\delta^2}\right).$$

Ahora tenemos que determinar los coeficientes  $A_n$  de tal manera que la condición inicial esté satisfecha. Así obtenemos la condición

$$C(x,0) = C_1 + (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta} + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) = 0.$$

Para calcular los coeficientes  $A_n$  desarrollamos la función  $x \mapsto C_1 + (C_2 - C_1) \frac{x}{\delta}$  en una series de Fourier y luego comparamos los coeficientes. Los coeficientes  $B_n$  son

$$B_n = \frac{2}{\delta} \int_0^{\delta} (C_1 + (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta}) \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) dx$$
  

$$= \frac{2}{\delta} \int_0^{\delta} C_1 \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) dx + \frac{2}{\delta} \int_0^{\delta} (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta} \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) dx$$
  

$$= \frac{2}{\delta} \left[ -\frac{\delta}{n\pi} C_1 \cos\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \right]_0^{\delta} + \frac{2}{\delta} \left[ (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta} \cos\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \frac{\delta}{n\pi} \right]_0^{\delta}$$
  

$$+ \frac{2}{\delta} \int_0^{\delta} \frac{C_2 - C_1}{\delta} \cos\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \frac{\delta}{n\pi} dx$$
  

$$= \frac{2C_1}{n\pi} (1 - \cos(n\pi)) - \frac{2}{n\pi} (C_1 - C_2) \cos(n\pi) - \frac{2}{\delta} \frac{\delta}{n\pi} \frac{\delta}{n\pi} \left[ \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \right]_0^{\delta}$$
  

$$= \frac{2}{n\pi} (C_1 - C_2 \cos(n\pi)).$$

La comparación de coeficientes nos entrega que

$$A_n = -B_n = \frac{2}{n\pi} (C_2 \cos(n\pi) - C_1).$$

Así obtenemos la siguiente solución de nuestro problema de valores iniciales y de frontera:

$$C(x,t) = C_1 + (C_2 - C_1)\frac{x}{\delta} + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{2}{n\pi} (C_2 \cos(n\pi) - C_1) \sin\left(\frac{n\pi x}{\delta}\right) \exp\left(-\frac{Dn^2 \pi^2 t}{\delta^2}\right).$$
 (10.9)

Finalmente calculamos la densidad del corriente particular j en la superficie x = 0 de la membrana. Esta cantidad está dada por

$$j = -D\left(\frac{\partial C}{\partial x}\right)\Big|_{x=0}.$$

Derivando (10.9) con respecto a x obtenemos

$$j = -(C_2 - C_1)\frac{D}{\delta} - \frac{2}{\delta}\sum_{n=1}^{\infty} (C_2 \cos(n\pi - C_1)) \exp\left(\frac{-Dn^2\pi^2 t}{\delta^2}\right).$$

# 10.3. El modelo de inestabilidad de Turing

En lo siguiente estudiaremos el proceso de formación de patrones, por ejemplo de los motivos en los pelajes de los animales. Primeramente nos concentraremos en el caso unidimensional, referiéndonos al modelo de Alan Turing (1912–1954) publicado en 1952 (Turing, 1952). El trabajo de Turing se centra en la *morfogénesis*, es decir en el estudio de las formas complejas y patrones que resultan del desarrollo de un organismo vivo.

La morfogénesis se efectua en dos procesos, un proceso químico y un proceso mecánico. En el proceso químico los llamados morfogenes se crean desde la información genética. Durante el proceso mecánico los morfogenes estimulan el crecimiento, el cual termina en el desarrollo del patrón. Todos los morfogenes son moléculas de señales capaces de formar un gradiente de concentración, el cual, a su vez, determina el posicionamiento de las células alrededores.

En lo siguiente estudiaremos un modelo matemático de la formación de patrones. Para tal efecto derivaremos primeramente una ecuación de derivadas parciales de la segunda ley de Fick, para la cual se realiza un análisis de estabilidad e inestabilidad. Consideremos ahora un volumen que contenga una mezcla de substancias químicas con las concentraciones respectivas  $c_1, c_2, \ldots, c_n$ , además suponemos que existe una fuente f de estas substancias que depende de las concentraciones  $c_1, c_2, \ldots, c_n$ . En analogía a la segunda ley de difusión de Fick, la conservación de masa implica la ecuación

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{V} c_{i}(x,t) \, \mathrm{d}V = -\int_{V} \boldsymbol{j}_{i} \cdot \boldsymbol{n} \, \mathrm{d}S + \int_{V} f_{i} \, \mathrm{d}V, \quad i = 1, \dots, n.$$

Intercambiando la derivación con respecto a t con la integración, aplicando la primera ley de difusión de Fick

$$\boldsymbol{j}_i = D_i \nabla c_i, \quad i = 1, \dots, n_i$$

y aplicando el Teorema de Gauss obtenemos

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = D_i \Delta c_i + f_i(c_1, \dots, c_n), \quad i = 1, \dots, n$$

Esta ecuación corresponde a la segunda ley de Fick con un término de fuente adicional. Para simplificar la discusión nos limitaremos a solamente dos substancias químicas (n = 2). En tal caso obtenemos el siguiente sistema de dos ecuaciones de derivadas parciales (EDPs):

$$\frac{\partial c_1}{\partial t} = D_1 \Delta c_1 + f_1(c_1, c_2), \quad \frac{\partial c_2}{\partial t} = D_2 \Delta c_2 + f_2(c_1, c_2)$$

Consideremos ahora estas ecuaciones en una dimension espacial. En tal caso obtenemos

$$\frac{\partial c_1}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 c_1}{\partial x^2} + f_1(c_1, c_2), \quad \frac{\partial c_2}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 c_2}{\partial x^2} + f_2(c_1, c_2).$$
(10.10)

Supongamos que existe un estado estacionario  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  para el cual las substancias químicas están bien mezcladas y distribuidas uniformamente. Se supone que en la ausencia de difusión

 $(D_1 = D_2 = 0)$  este estado estacionario es asintóticamente estable. Ahora, si  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  es una solución constante de (10.10), se debe satisfacer que

$$f_1(c_{1,0}, c_{2,0}) = f_2(c_{1,0}, c_{2,0}) = 0.$$

Ahora perturbamos el estado estacionario estable bajo el efecto de difusión. Es decir, tratamos de identificar condiciones bajo las cuales la difusión desestabiliza el estado estacionario  $(c_{1,0}, c_{2,0})$ . Para tal efecto re-escribimos  $c_1(x, t) \ge c_2(x, t)$  como

$$c_1(x,t) = c_{1,0} + d_1(x,t),$$
 (10.11)

$$c_2(x,t) = c_{2,0} + d_2(x,t), (10.12)$$

donde  $d_1(x,t), d_2(x,t) \ll 1$  son términos de perturbación. Sea  $\mathbf{c} := (c_1(x,t), c_2(x,t))$ . Desarrollando las funciones  $f_1$  y  $f_2$  en una series de Taylor por el estado estacionario  $\mathbf{c}_0 = (c_{1,0}, c_{2,0})$  obtenemos

$$f_i(c_1, c_2) = f_i(c_{1,0}, c_{2,0}) + (c_1 - c_{1,0}) \frac{\partial f_i}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) + (c_2 - c_{2,0}) \frac{\partial f_i}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}) + \mathcal{O}(|\boldsymbol{c} - \boldsymbol{c}_0|^2)$$
  
=  $d_1 \frac{\partial f_i}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) + d_2 \frac{\partial f_i}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}) + \mathcal{O}(|\boldsymbol{c} - \boldsymbol{c}_0|^2), \quad i = 1, 2.$ 

Despreciando los términos  $\mathcal{O}(|\boldsymbol{c} - \boldsymbol{c}_0|^2)$  e insertando los términos (10.11) y (10.12) en (10.10) obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones de derivadas parciales para los términos de perturbación  $d_1$  y  $d_2$ :

$$\frac{\partial d_i}{\partial t} = D_i \frac{\partial^2 d_i}{\partial x^2} + d_1 \frac{\partial f_i}{\partial c_1} (c_{1,0}, c_{2,0}) + d_2 \frac{\partial f_i}{\partial c_2} (c_{1,0}, c_{2,0}), \quad i = 1, 2.$$
(10.13)

Para el siguiente análisis definimos la notación

$$a_{ij} := \frac{\partial f_i}{\partial c_j}(c_{1,0}, c_{2,0}), \quad i, j = 1, 2.$$

Así podemos escribir las EDPs (10.13) en la forma

$$\frac{\partial d_1}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 d_1}{\partial x^2} + a_{11} d_1 + a_{12} d_2, \qquad (10.14)$$

$$\frac{\partial d_2}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 d_2}{\partial x^2} + a_{21} d_1 + a_{22} d_2.$$
(10.15)

Ahora definimos los planteos para la solución

$$d_{1} = (d_{1,1}, d_{2,1})^{\mathrm{T}} = \boldsymbol{\alpha}_{1} \mathrm{e}^{\sigma t} \cos(kx), \qquad (10.16)$$
$$d_{2} = (d_{1,2}, d_{2,2})^{\mathrm{T}} = \boldsymbol{\alpha}_{2} \mathrm{e}^{\sigma t} \sin(kx),$$

donde k y las componentes de los vectores  $\boldsymbol{\alpha}_1$  y  $\boldsymbol{\alpha}_2$  son constantes reales. Se supone, además, que  $\sigma \in \mathbb{C}$ . Para el análisis de estabilidad no necesitamos la solución general en la forma de una combinación lineal de los planteos de solución. Sin pérdida de la generalidad nos limitaremos al planteo (10.16), y escribiremos  $\boldsymbol{\alpha} = (\alpha_1, \alpha_2)^{\mathrm{T}}$  al lugar de  $\boldsymbol{\alpha}_1$ .

Ahora, insertando (10.16) en las ecuaciones (10.14) y (10.15) y dividiendo los respectivs resultados por  $e^{\sigma t} \cos(kx)$  obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\alpha_1 \sigma = a_{11} \alpha_1 + a_{12} \alpha_2 - D_1 k^2 \alpha_1, \quad \alpha_2 \sigma = a_{21} \alpha_1 + a_{22} \alpha_2 - D_2 k^2 \alpha_2.$$

116

Esto es un sistema lineal homogéneo para las desconocidas  $\alpha_1$  y  $\alpha_2$ :

$$\alpha_1(\sigma - a_{11} + D_1k^2) - \alpha_2a_{12} = 0, \quad -\alpha_1a_{21} + \alpha_2(\sigma - a_{22} + D_2k^2) = 0.$$

Nos interesan soluciones no triviales  $(\alpha_1, \alpha_2) \neq (0, 0)$  de este sistema, es decir se debe satisfacer

$$\left. \begin{array}{ccc} \sigma - a_{11} + D_1 k^2 & -a_{12} \\ -a_{21} & \sigma - a_{22} + D_2 k^2 \end{array} \right| = 0.$$

Calculando el determinante obtememos la siguiente ecuación cuadrática para  $\sigma$ :

$$\sigma^{2} + \sigma \left( (D_{1} + D_{2})k^{2} - (a_{11} + a_{22}) \right) + (a_{11} - D_{1}k^{2})(a_{22} - D_{2}k^{2}) - a_{12}a_{21} = 0.$$
(10.17)

Utilizando esta ecuación analizaremos ahora la estabilidad de las soluciones del sistema de ecuaciones parciales diferenciales (10.14), (10.15). Para tal efecto notamos primeramente que la solución (10.16) crece exponencialmente si  $\text{Re }\sigma > 0$ . En tal caso, el estado estacionario homogéneo ( $c_{1,0}, c_{2,0}$ ) es inestable con respecto a pequeñas perturbaciones. Por otro lado, cuando  $\text{Re }\sigma < 0$ , la solución (10.16) decrece con el tiempo, es decir el estado estacionario ( $c_{1,0}, c_{2,0}$ ) es estable.

Según nuestra hipótesis, el estado estacionario  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  es asintóticamente estable en la ausencia de difusión, es decir cuando  $D_1 = D_2 = 0$ . Insertando esta condición en (10.17) obtenemos

$$\sigma^2 - \sigma(a_{11} + a_{22}) + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0$$

Las soluciones de esta ecuación cuadrática son

$$\sigma_{1,2}' = \frac{1}{2} \left( a_{11} + a_{22} \pm \sqrt{(a_{11} + a_{22})^2 - 4(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})} \right).$$

Definiendo  $A := a_{11} + a_{22}$  y  $B := a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$  obtenemos que

$$\sigma_1' + \sigma_2' = a_{11} + a_{22},$$

puesto que

$$\sigma_1' + \sigma_2' = \frac{A + \sqrt{A^2 - 4B}}{2} + \frac{A - \sqrt{A^2 - 4B}}{2} = \frac{A}{2} + \frac{A}{2} = A = a_{11} + a_{22};$$

además, observamos que

$$\sigma_1' \cdot \sigma_2' = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

en virtud de

$$\sigma_1' \cdot \sigma_2' = \left(\frac{A + \sqrt{A^2 - 4B}}{2}\right) \cdot \left(\frac{A - \sqrt{A^2 - 4B}}{2}\right)$$
$$= \left(\frac{A}{2} + \frac{\sqrt{A^2 - 4B}}{2}\right) \cdot \left(\frac{A}{2} - \frac{\sqrt{A^2 - 4B}}{2}\right)$$
$$= \frac{A^2}{4} - \frac{A^2 - 4B}{4} = B = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}.$$

Estas relaciones nos entregan restricciones que las cantidades  $a_{11}$ ,  $a_{22}$ ,  $a_{12}$  y  $a_{21}$  deben satisfacer para el estado estacionario sea estable. La estabilidad del estado estacionario implica que

$$\operatorname{Re}\sigma_i' < 0, \quad i = 1, 2,$$
 (10.18)

lo que implica que

$$a_{11} + a_{22} = \sigma_1' + \sigma_2' < 0. \tag{10.19}$$

Por otro lado se puede demostrar facilmente que en el caso de estabilidad, es decir cuando (10.18) es válido se debe satisfacer que

$$a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = \sigma'_1 \cdot \sigma'_2 > 0. \tag{10.20}$$

Esto sigue de una discusión de dos casos. Si  $\sigma'_1, \sigma'_2 \in \mathbb{R}$  y  $\sigma'_1, \sigma'_2 < 0$ , entonces sabemos que  $\sigma'_1 \cdot \sigma'_2 = \operatorname{Re} \sigma'_1 \cdot \operatorname{Re} \sigma'_2 > 0$ . Por otro lado, si  $\sigma'_1, \sigma'_2 \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ , entonces sabemos que  $\sigma'_1 = \bar{\sigma}'_2$  y por lo tanto  $\sigma'_1 \cdot \sigma'_2 = |\sigma'_1|^2 > 0$ . Por lo tanto hemos encontrado en (10.19) y (10.20) las condiciones necesarias para asegurar la estabilidad de la solución.

Sin embargo, no nos interesa la estabiliad de  $(c_{1,0}, c_{2,0})$ , sino que las condiciones que permiten la formación de patrones. Este fenómeno occure cuando el estado estacionario se pone inestable debido al efecto de la difusión. Para analizar cuando eso sucede supongamos en lo siguiente que  $D_1, D_2 > 0$ . En este caso, la ecuación (10.17) posee las siguientes soluciones:

$$\sigma_{1,2} = \frac{A^* \pm \sqrt{A^{*2} - 4 \cdot B^*}}{2}$$

donde definimos

$$A^* := a_{11} + a_{22} - (D_1 + D_2)k^2, \quad B^* := (a_{11} - D_1k^2)(a_{22} - D_2k^2) - a_{12}a_{21}.$$

En analogía al caso  $D_1 = D_2 = 0$  se puede demostrar que

$$\sigma_1 + \sigma_2 = A^* = (a_{11} + a_{22}) - (D_1 + D_2)k^2,$$

$$\sigma_1 \cdot \sigma_2 = B^* = (a_{11} - D_1k^2)(a_{22} - D_2k^2) - a_{12}a_{21}.$$
(10.21)

Puesto que  $D_1, D_2 > 0$ , obtenemos de (10.19) y (10.21) que

$$\sigma_1 + \sigma_2 < 0. \tag{10.22}$$

Para producir la inestabilidad de la solución tenemos que asegurar que se satisfaga  $\sigma_1 \cdot \sigma_2 < 0$ . Para tal efecto definimos la función

$$k^2 \mapsto H(k^2) := (a_{11} - D_1 k^2)(a_{22} - D_2 k^2) - a_{12} a_{21} = \sigma_1 \sigma_2,$$
 (10.23)

la cual discutiremos en lo siguiente.

Ahora, supongamos primeramente que  $\sigma_1, \sigma_2 \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ . En este caso, (10.22) implica que

Re 
$$\sigma_1 = \frac{1}{2}(\sigma_1 + \sigma_2) < 0$$
, Re  $\sigma_2 = \frac{1}{2}(\sigma_1 + \sigma_2) < 0$ ,

además se tiene que

$$\sigma_1 \cdot \sigma_2 = \sigma_1 \cdot \bar{\sigma}_1 = |\sigma_1|^2 > 0$$

Concluimos que la solución decae exponencialmente, y que por lo tanto  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  sigue siendo estable bajo el efecto de difusión. Es decir, para  $\sigma_1, \sigma_2 \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$  no se produce la inestabilidad deseada.

Consideremos entonces el caso contrario, es decir  $\sigma_1, \sigma_2 \in \mathbb{R}$ , y trataremos de obtener inestabilidad para ciertos valores de  $k^2$ . Para lograr esto se debe satisfacer  $\sigma_1 \cdot \sigma_2 < 0$ , es decir en términos de la función definida en (10.23),

$$H(k^{2}) = \sigma_{1} \cdot \sigma_{2} = (a_{11} - D_{1}k^{2})(a_{22} - D_{2}k^{2}) - a_{12}a_{21}$$
  
=  $D_{1}D_{2}k^{4} - (D_{1}a_{22} + D_{2}a_{11})k^{2} + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21},$ 

se debe demostrar que existen valores  $k_*^2$  tales que  $H(k_*^2) < 0$ . La función  $k^2 \mapsto H(k^2)$  es una parábola abierta hacia arriba con

$$H(0) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0.$$

La función  $k^2\mapsto H(k^2)$  pose<br/>e dos ceros reales si el discriminante es mayor que cero. Esto suce<br/>de si

$$(D_1a_{22} + D_2a_{11})^2 > 4D_1D_2(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}), (10.24)$$

es decir obtenemos dos ceros reales positivos si

$$D_1 a_{22} + D_2 a_{11} > 0. (10.25)$$

Bajo las restricciones (10.24) y (10.25)  $k^2 \mapsto H(k^2)$  es una parábola abierta hacia arriba que asume un valor positivo en  $k^2 = 0$ , y que por lo tanto posee dos ceros positivos reales. En virtud de la desigualdad (10.25) y (10.19) concluimos que  $D_1 \neq D_1$ , puesto que si fuera  $D_1 = D_2$ , la desigualdad (10.25) implicaria que

$$0 < D_1 a_{22} + D_1 a_{11} = D_1 (a_{22} + a_{11}),$$

o sea  $a_{22} + a_{11} > 0$ , lo que contradice (10.19).

Volviendo al modelo de morfogénesis, concluimos que la formación de patrones está condicionada a que una substancia morfogenética difunde más rapidamente que la otra. Resumiendo podemos decir que el estado estacionario  $(c_{1,0}, c_{2,0})$  es *estable*, y pequeñas pertubaciones se amortiguan, si  $H(k^2) > 0$  para todo  $k^2 \ge 0$ . En este caso no se produce ningún patrón. Por otro lado, este estado es *inestable*, y pequeñas pertubaciones no se amortiguan en general, si existen valores  $k_1 < k_2$  tales que  $H(k^2) < 0$  para  $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ . En este caso sí podemos esperar la formación de patrones.

El caso límite corresponde a  $H(k^2) \ge 0$  para todo  $k^2 \ge 0$ , pero cuando existe exactamente un valor  $k_*^2$  tal que  $H(k_*^2) = 0$ . Este punto  $k_*^2$  es el punto tangencial de la parábola con el eje  $k^2$ . Para este valor  $k_*^2$  se tiene que

$$k_*^2 = \frac{1}{2} \left( \frac{a_{11}}{D_1} + \frac{a_{22}}{D_2} \right).$$

Insertando, además, la condición de que el discriminante debe anularse, es decir

$$(D_1a_{22} + D_2a_{11})^2 = 4D_1D_2(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}),$$

entonces llegamos a

$$k_*^2 = \left[\frac{(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})}{D_1 D_2}\right]^{1/2}.$$

## 10.4. Sistema activador-inhibidor

Supongamos ahora que  $a_{11} > 0$ , entonces (10.19) implica que  $a_{22} < 0$ . Recordamos que definimos  $a_{11}$  y  $a_{22}$  como

$$a_{11} = \frac{\partial f_1}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}), \quad a_{22} = \frac{\partial f_2}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}),$$

es decir  $a_{11} > 0$  corresponde a

$$\frac{\partial f_1}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) > 0.$$

Esto significa que cuanto más de la substancia ya existe, tanto mayor será su tasa de producción. También se dice que la substancia con la concentración  $c_1$  es un *auto-activador*. (El lo siguiente, hablaremos simplemente de "la substancia  $c_1$ " y "la substancia  $c_2$ ".) Para la substancia  $c_2$  concluimos que

$$\frac{\partial f_2}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}) < 0,$$

es decir cuanto más de la substancia existe, tanto menor es su tasa de producción, por lo tanto se dice que la substancia con la concentración  $c_2$  es un *auto-inhibidor*. Resumiendo, hablaremos del *activador*  $c_1$  y del *inhibidor*  $c_2$ .

Ahora, (10.25) implica la desigualdad

$$\frac{D_2}{D_1} > -\frac{a_{22}}{a_{11}} > 1,$$

puesto que según (10.19) se tiene que  $a_{11} < -a_{22}$ . Por lo tanto concluimos que  $D_2 > D_1$ , es decir el inhibidor  $c_2$  difunde más rapidamente que el activador  $c_1$ . Luego discutiremos los coeficientes  $a_{12}$  y  $a_{21}$ , siempre suponiendo que  $c_1$  es el activador y  $c_2$  es el inhibidor, es decir que

$$a_{11} = \frac{\partial f_1}{\partial c_1}(c_{1,0}, c_{2,0}) > 0, \quad a_{22} = \frac{\partial f_2}{\partial c_2}(c_{1,0}, c_{2,0}) < 0.$$

En tal caso (10.20) significa que  $a_{12}a_{21} < 0$ . Aquí hay dos casos posibles.

Si  $a_{12} < 0$  y  $a_{21} > 0$ , entonces la matriz  $\mathbf{A} = (a_{ij})$  posee la siguiente estructura de signos:

$$oldsymbol{A} = \begin{bmatrix} + & - \\ + & - \end{bmatrix},$$

es decir  $a_{11}, a_{21} > 0$  y  $a_{22}, a_{12} < 0$ , es decir  $c_1$  activa a sí misma y a  $c_2$ . Por otro lado, la substancia  $c_2$  se inhibe a si misma y a  $c_1$ , por lo tanto hablamos de un sistema activador-inhibidor.

Si  $a_{12} > 0$  y  $a_{21} < 0$ , entonces la matriz  $\mathbf{A} = (a_{ij})$  posee la siguiente estructura de signos:

$$\boldsymbol{A} = \begin{bmatrix} + & + \\ - & - \end{bmatrix},$$

120

es decir  $c_1$  activa a sí misma, pero inhibe a  $c_2$ . A su vez, la substancia  $c_2$  inhibe a sí misma, pero activa a  $c_1$ . En tal caso, se habla de un sistema de retroalimentación positiva.

Ejemplo 10.1. Consideremos el sistema de ecuaciones de derivadas parciales

$$\frac{\partial c_1}{\partial t} = \frac{c_1^2}{c_2} - bc_1 + D_1 \frac{\partial^2 c_1}{\partial x^2}, \quad \frac{\partial c_2}{\partial t} = c_1^2 - c_2 + D_2 \frac{\partial^2 c_2}{\partial x^2}, \quad (x, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+, \quad b > 0,$$

con el estado estacionario

$$c_{1,0} = \frac{1}{b}, \quad c_{2,0} = \frac{1}{b^2}.$$

Formando las derivadas parciales de las funciones  $f_1 = c_1^2/c_2 - bc_1 y f_2 = c_1^2 - c_2$  con respecto a  $c_1 y c_2$  obtenemos los coeficientes  $a_{ij}$ , i, j = 1, 2. En este caso,

$$a_{11} = b$$
,  $a_{22} = -1$ ,  $a_{12} = -b^2$ ,  $a_{21} = \frac{2}{b}$ ,

es decir  $c_1$  es el activador y  $c_2$  es el inhibidor Las condiciones (10.19) y (10.20) implican que se debe tener que 0 < b < 1. Para analizar cuando se produce una inestabilidad debemos discutir la función

$$k^{2} \mapsto H(k^{2}) = D_{1}D_{2}k^{4} - (bD_{2} - D_{1})k^{2} + b,$$

tratando de encontrar puntos  $k^2$  con  $H(k^2) \leq 0$ . Es decir, las desigualdades (10.24) y (10.25) implican que

$$bD_2 - D_1 > 0$$
,  $(bD_2 - D_1)^2 \ge 4D_1D_2b$ 

En nuestro caso, el inhibidor difunde más rápidamente que el activador dado que

$$\frac{D_2}{D_1} > \frac{1}{b} > 1.$$

Finalmente queremos determinar el llamado espacio de parámetros de Turing. En virtud de la desigualdad

$$(bD_2 - D_1)^2 \ge 4D_1D_2b$$

se tiene que

$$b^2 D_2^2 + D_1^2 - 6D_1 D_2 b \ge 0.$$

Dividiendo esto por  $D_1^2$  obtenemos

$$\frac{b^2 D_2^2}{D_1^2} - \frac{6D_2 b}{D_1} + 1 \ge 0,$$

luego

$$\left(\frac{bD_2}{D_1} - 3\right)^2 - 8 \ge 0,$$

es decir

$$\frac{bD_2}{D_1} \geqslant 3 \pm 2\sqrt{2}.$$

Así podemos limitar el espacio de parámtros para los cuales se producen inestabilidades y por lo lanto, patrones.

# 10.5. Formación de patrones

Consideremos ahora al sistema de ecuaciones diferencias parciales

$$\frac{\partial c_1}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 c_1}{\partial x^2} + f_1(c_1, c_2), \quad \frac{\partial c_2}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 c_2}{\partial x^2} + f_2(c_1, c_2)$$

sobre un dominio acotado  $x \in [0, l]$  junto con los datos iniciales

$$c_1(x,0) = u_1(x), \quad c_2(x,0) = u_2(x), \quad x \in [0,l],$$

donde  $u_1(x)$  y  $u_2(x)$  son concentraciones dadas, y las condiciones de borde del tipo "flujo cero"

$$\frac{\partial c_i}{\partial x}(x,t) = 0, \quad x = 0, l, \quad i = 1, 2.$$

Estas condiciones implican que las substancias morfogenéticas no pueden entrar al ni salir del dominio. Estas condiciones de borde siguen siendo válidas para los términos de perturbación, es decir

$$\frac{\partial d_i}{\partial x}(x,t) = 0, \quad x = 0, l, \quad i = 1, 2.$$
 (10.26)

Si nuevamente utilizamos el planteo

$$\boldsymbol{d} = \boldsymbol{\alpha} \mathrm{e}^{\sigma t} \cos(kx),$$

entonces la condición de borde (10.26) implica que sin(kl) = 0 y por lo tanto

$$k = k_n = \frac{n\pi}{l}, \quad n \in \mathbb{N}.$$

De acuerdo con nuestras consideraciones teóricas podemos definir la función  $k^2\mapsto H(k^2)$ y calcular su cero

$$k_*^2 = \frac{1}{2} \left( \frac{a_{11}}{D_1} + \frac{a_{22}}{D_2} \right).$$

Esto implica la relación

$$\frac{n^2 \pi^2}{l^2} = \frac{1}{2} \left( \frac{a_{11}}{D_1} + \frac{a_{22}}{D_2} \right),$$

la cual, a su vez, entrega una relación entre n y el tamaño l del dominio. Esto significa que el patrón depende del tamaño l del dominio. Ahora debemos analizar si podemos elegir n de tal forma que se satisface  $H(k_n^2) < 0$ . Esto sucede si

$$k_1^2 < \frac{n^2 \pi^2}{l^2} < k_2^2$$
, donde  $H\left(k_1^2\right) = H\left(k_2^2\right) = 0.$  (10.27)

En tal caso la desigualdad es de la forma

$$\frac{D_1 a_{22} + D_2 a_{11} - ((D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 - 4D_1 D_2 A)^{1/2}}{2D_1 D_2} < \frac{n^2 \pi^2}{l^2} < \frac{D_1 a_{22} + D_2 a_{11} + ((D_1 a_{22} + D_2 a_{11})^2 - 4D_1 D_2 A)^{1/2}}{2D_1 D_2}$$



FIGURA 10.3. Patrón espacialmente uni-dimensional para n = 1.

donde definimos

$$A := a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0.$$

Supongamos ahora que l sea elegido tal que la inclusión (10.27) esté satisfecha solamente para n = 1. En tal caso, la solución deseada está dada por

$$c_1(x,t) \sim c_{1,0} + \alpha \mathrm{e}^{\sigma t} \cos\left(\frac{\pi x}{l}\right)$$

Esto significa que existen algunas regiones donde la concentración es mayor que la concentración del estado estacionario, y otras donde es menor. Si asociamos ambas posibilidades con los colores negro y blanco, respectivamente, obtenemos la situación ilustrada en la Figura 10.3.

Si alternativamente suponemos (a modo de ejemplo) que l es elegido tal que (10.27) esté satisfecha solamente para n = 2 obtenemos la solución

$$c_1(x,t) \sim c_{1,0} + \alpha \mathrm{e}^{\sigma t} \cos\left(\frac{2\pi x}{l}\right),$$

la cual corresponde al patrón ilustrado en la Figura 10.4.



FIGURA 10.4. Patrón espacialmente uni-dimensional para n = 2.

# 10.6. Formación de patrones en dos dimensiones espaciales

Se considera el dominio  $Q_T := \Omega \times [0,T]$  con  $\Omega = [0,1]^2$  y el sistema de reacción-difusión (Murray, 2003) dado por

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \gamma f(u, v) + \Delta A(u), \qquad f(u, v) = a - u - u^2 v, 
\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma g(u, v) + d\Delta B(u), \qquad g(u, v) = b - u^2 v.$$
(10.28)

Sea  $\Gamma$  la frontera de  $\Omega$ . Se considera el sistema (10.28) junto con las condiciones iniciales

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y), \quad v(x, y, 0) = v_0(x, y) \quad \text{para} \ (x, y) \in \Omega$$
 (10.29)

y las condiciones de frontera de flujo cero

$$\nabla A(u) \cdot \boldsymbol{n} = 0, \quad \nabla B(u) \cdot \boldsymbol{n} = 0, \tag{10.30}$$

donde n es el vector normal de  $\Gamma$ . La discusión anterior del caso uni-dimensional puede ser extendida a dos dimensiones espaciales (ver detalles en Murray, 2003). Por otro lado, queremos analizar si aún se produce el fenómeno de formación de patrón si los términos de difusión que hemos conocido hasta ahora, A(u) = B(u) = u, son remplazados por funciones de difusión degeneradas (es decir que son constantes sobre ciertos *u*-intervalos).

Consideremos primeramente el caso de difusión no degenerada, A(u) = B(u) = 0. El sistema (10.28) posee un estado estacionario positivo  $(u_0, v_0)$  dado por

$$u_0 = a + b, \quad v_0 = \frac{b}{(a+b)^2}, \quad b > 0, \quad a+b > 0.$$

Una condición necesaria para la existencia de una inestabilidad debido a difusi'on es la validez de la desigualdades

$$f_{u}g_{v} < 0,$$
  

$$f_{u} + g_{v} > 0,$$
  

$$f_{u}g_{v} - f_{v}g_{u} > 0,$$
  

$$df_{u} + g_{v} > 0,$$
  

$$(df_{u} + g_{v})^{2} - 4d(f_{u}g_{v} - f_{v}g_{u}) > 0.$$
  
(10.31)

Evaluando las desigualdades (10.31) para el sistema (10.28) obtenemos las condiciones

$$f_u + g_v < 0 \Longrightarrow 0 < b - a < (a + b)^3,$$
  

$$f_u g_v - f_v g_u > 0 \Longrightarrow (a + b)^2 > 0,$$
  

$$df_u + g_v > 0 \Longrightarrow d(b - a) > (a + b)^3,$$
  

$$(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0 \Longrightarrow (d(b - a) - (a + b)^3)^2 > 4d(a + b)^4.$$

Ahora definimos las funciones

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

En virtud del análisis de dominions rectangulares generales presentado por Murray (2003), obtenemos que la solución inestable (con patrón) del problema de valores iniciales y de frontera (10.28)–(10.30) está dada por

$$\boldsymbol{w}(x, y, t) = \sum_{m, n} \boldsymbol{c}_{nm} \exp(\lambda(k^2)t) \cos(n\pi x) \cos(m\pi y),$$

donde los coeficientes  $c_{nm}$  son constantes que dependen de la series de Fourier de la condición inicial para w, y se suma sobre todos los números enteros n y m que satisfacen

$$\gamma L(a, b, d) =: k_1^2 < k^2 = \pi^2 (n^2 + m^2) < k_2^2 := \gamma M(a, b, d).$$
(10.32)

Aquí $\lambda(k^2)$  es la solución positiva de la ecuación

$$\lambda^{2} + \lambda (k^{2}(1+d) - \gamma (f_{u} + g_{v})) + h(k^{2}) = 0,$$

donde se define

$$h(k^{2}) = dk^{4} - \gamma(df_{u} + g_{v})k^{2} + \gamma^{2}(f_{u}g_{v} - f_{v}g_{u}),$$

y las expresiones  $f_u, f_v, g_u$  y  $g_v$  son evaluadas en estado estacionario.

Para determinar soluciones numéricas del problema de valores iniciales y de frontera (10.28)-(10.30) definimos la malla

$$(x_i, y_j) = (i\Delta x, j\Delta x), \quad i, j = 0, \dots, J,$$

el paso temporal  $\Delta t := T/N$  y los valores aproximados

$$u_{ij}^n \approx u(x_i, y_j, t_n), \quad v_{ij}^n = v(x_i, y_j, t^n).$$



FIGURA 10.5. La versión discreta del dato inicial (a)  $u_0(x, y)$ , (b)  $v_0(x, y)$ .

Utilizamos la fórmula explícita simple

$$u_{ij}^{n+1} = u_{ij}^n + \Delta t \gamma f(u_{ij}^n, v_{ij}^n) + \frac{\Delta t}{\Delta x^2} (\Delta_{\rm N} - \Delta_{\rm S} + \Delta_{\rm W} - \Delta_{\rm E}) A_{ij}^n,$$
  
$$v_{ij}^{n+1} = v_{ij}^n + \Delta t \gamma g(u_{ij}^n, v_{ij}^n) + \frac{\Delta t}{\Delta x^2} (\Delta_{\rm N} - \Delta_{\rm S} + \Delta_{\rm W} - \Delta_{\rm E}) B_{ij}^n,$$
  
$$i, j = 0, \dots, J, \quad n = 0, \dots, N-1,$$

donde  $A_{ij}^n := A(u_{ij}^n), B_{ij}^n := B(u_{ij}^n)$ , y los operadores de diferencias están definidos por

$$\Delta_{\mathbf{N}}A_{ij} := \begin{cases} A_{i,j+1} - A_{ij} & \text{si } j = 0, \dots, J - 1, \\ 0 & \text{en caso contrario,} \end{cases} \quad \Delta_{\mathbf{S}}A_{ij} := \begin{cases} A_{ij} - A_{i,j-1} & \text{si } j = 1, \dots, J, \\ 0 & \text{en caso contrario,} \end{cases}$$
$$\Delta_{\mathbf{E}}A_{ij} := \begin{cases} A_{i+1,j} - A_{ij} & \text{si } i = 0, \dots, J - 1, \\ 0 & \text{en caso contrario,} \end{cases} \quad \Delta_{\mathbf{W}}A_{ij} := \begin{cases} A_{ij} - A_{i-1,j} & \text{si } i = 1, \dots, J, \\ 0 & \text{en caso contrario.} \end{cases}$$

Para el caso no degenerado se utilizan los parámetros

$$a = -0.5, \quad b = 1.9, \quad d = 4.8,$$
 (10.33)

considerando diferentes valores de  $\gamma$  para lograr que la inclusión esté satisfecha por diferentes pares (n, m), y por lo tanto se produzcan patrones diferentes. Para los parámetros (10.33) se tiene que

$$u_0 = 1,4, \quad v_0 = 0,96939, \quad L = 0,51865, \quad M = 0,78731$$

Discutiremos tres casos diferentes del valor de  $\gamma$ . En todos los casos, el dato inicial es una función suave, representada en la Figura 10.5, y la discretización está definida por J = 120 (o J = 160).



FIGURA 10.6. La solución numérica para  $\gamma = 210$  (primera parte).

Consideremos primeramente el caso  $\gamma=210,$  para el cual se tiene que

$$\frac{\gamma L}{\pi^2} \approx 11,035549, \quad \frac{\gamma M}{\pi^2} \approx 16,751948,$$



FIGURA 10.7. La solución numérica para  $\gamma = 210$  (segunda parte).

por lo tanto (10.32) está satisfecha para  $n, m \in \mathbb{N}_0$  con

$$n^2 + m^2 \in \{12, 13, \dots, 16\}.$$

Los pares posibles son (n = 0, m = 4) y (n = 2, m = 3), o vice versa. En las Figuras 10.6 y 10.7 observamos la formación de un patrón que efectivamente corresponde a n = 2, m = 3.







v(x, y, t = 0, 18)



FIGURA 10.8. La solución numérica para  $\gamma = 395$  (primera parte).

Luego se escoge el valor  $\gamma=395,$  correspondiente a

$$\frac{\gamma L}{\pi^2} \approx 20,757342, \quad \frac{\gamma M}{\pi^2} \approx 31,509617,$$



FIGURA 10.9. La solución numérica para  $\gamma = 395$  (segunda parte).

es decir (10.32) está satisfecha para  $n, m \in \mathbb{N}_0$  con

$$n^2 + m^2 \in \{21, 22, \dots, 31\}.$$

Aquí los pares posibles son (n = 0, m = 5), (n = 1, m = 5), (n = 2, m = 5) y (n = 3, m = 4) (o vice versa). Las Figuras 10.8 y 10.9 muestran la solución numérica.



FIGURA 10.10. La solución numérica para  $\gamma=800.$ 

Para $\gamma=800$ obtenemos

$$\frac{\gamma L}{\pi^2} \approx 42,040186, \quad \frac{\gamma M}{\pi^2} \approx 63,816945,$$



FIGURA 10.11. El dato inicial y la solución numérica (primera parte) para  $\gamma=395$  y difusión degenerada.

por lo tanto (10.32) está satisfecha para  $n, m \in \mathbb{N}_0$  con

$$n^2 + m^2 \in \{43, 44, \dots, 63\},\$$



FIGURA 10.12. La solución numérica (segunda parte) para  $\gamma=395$  y el caso de difusión degenerada.

y los pares admisibles son (n = 0, m = 7), (n = 1, m = 7), (n = 2, m = 7), (n = 3, m = 6), (n = 3, m = 7), (n = 4, m = 6) y (n = 5, m = 5). La Figura 10.10 muestra la solución numérica. Para  $\gamma = 800$  se utilizó J = 160 al lugar de J = 120.

Una reciente investigación (Bendahmane et al., 2009) mostró que fenómenos muy similares (por lo menos) a la formación de patrones pueden aparecer si remplazamos los términos de difusión  $\Delta u$  y  $\Delta v$  por  $\Delta A(u)$  y  $\Delta B(v)$ , donde definimos las funciones

$$A(u) = \begin{cases} 0 & \text{for } u \leq u_{\rm c} := 1, 2, \\ u - u_{\rm c} & \text{for } u > u_{\rm c}, \end{cases} \qquad B(u) = \begin{cases} 0 & \text{for } u \leq v_{\rm c} := 0, 7, \\ u - v_{\rm c} & \text{for } u > v_{\rm c}. \end{cases}$$

Las Figuras 10.11 y 10.12 muestran la solución numérica.

# Literatura citada en este capítulo

- Bendahmane, M., Bürger, R., Ruiz-Baier, R., Schneider, K., 2009. Applied multiresolution schemes with local time stepping for two-dimensional degenerate reaction-diffusion systems. Appl. Numer. Math. 59, 1668–1692.
- Turing, A.M., 1952. The chemical basis of morphogenesis. Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. B 237, 37-72.