

Departamento de Matemática - UTFSM

MAT-437 Modelos Biomatemáticos

PABLO AGUIRRE

PRELUDIO

Estas notas están creadas para servir como acompañamiento del curso Modelos Biomatemáticos (MAT-437), del Departamento de Matemática en la Universidad Técnica Federico Santa María.

Los objetivos del curso son: Identificar modelos, herramientas, técnicas y conceptos matemáticos usualmente aplicados en modelación de fenómenos biológicos; adquirir nuevas técnicas avanzadas de dinámica no lineal y aplicarlas en modelos descritos por EDOs y EDPs; interpretar los resultados obtenidos y discutir las implicancias de las predicciones que se puedan hacer con ellos.

Para el final del curso, los estudiantes estarán familiarizados con: Las aplicaciones de modelos en la forma de EDOs en una variedad de sistemas biológicos; ecuaciones de reacción-difusión y sus aplicaciones en biología; el uso de análisis de estabilidad lineal y no lineal para estudiar la dinámica de sistemas complejos; el enfoque de sistemas dinámicos para describir medios oscilatorios y excitables.

Este curso puede ser tomado por estudiantes matemáticos y no-matemáticos con conocimientos sólidos de teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales ordinarias, cálculo diferencial e integral, y conocimientos de ecuaciones diferenciales parciales elementales. Además, es deseable pero no-imprescindible manejar nociones de sistemas dinámicos, teoría de bifurcaciones y caos.

La mayor parte de este texto no corresponde a una obra original, sino a una recopilación de extractos de diversas fuentes. Las principales fuentes en que se basa parcialmente cada capítulo son las siguientes:

- Capítulo 1: [1, 4, 18].
- Capítulo 2: [2, 22]
- Capítulo 3: [3, 4, 7, 8, 9, 18, 23].
- Capítulo 4: [9, 13, 18, 24, 26].
- Capítulo 5: [6, 9, 16, 18].

- Capítulo 6: [3, 4, 9, 18, 19].
- Capítulo 7: [4, 9, 19].

Una lista más amplia de textos complementarios se puede hallar en la Bibliografía al final de estos apuntes.

Finalmente, hay que notar que estos apuntes fueron producidos en el marco de la pandemia y cuarentena por el coronavirus del 2020 para suplir las carencias de la docencia de emergencia a distancia. Como tal, estos apuntes fueron creados contra el tiempo y con los escasos recursos tecnológicos propios para la generación de material gráfico con los que cuento en casa. Los lectores de este texto sabrán disculpar la baja calidad de muchas imágenes hechas a mano. Aquellas figuras de evidente mejor calidad son obra de Dana Contreras, a quien agradezco por toda su ayuda.

El texto que tienen en sus manos ha sido revisado y complementado en 2021 y 2023 gracias a los certeros aportes, observaciones y sugerencias de los ilustres estudiantes del curso en sus versiones previas. En particular, se han expandido algunas secciones como afortunado resultado del minicurso *Sistemas dinámicos para entender la propagación de enfermedades infecciosas* ofrecido a estudiantes de la Escuela de Matemática de América Latina y del Caribe (EMALCA) en 2022.

En virtud de todas estas afortunadas oportunidades de revisión, se han hecho los más serios y quirúrgicos esfuerzos para eliminar cualquier error y rectificar toda omisión esencial en el texto. Empero, cualquier remanente de inconsistencias, pasos en falso o tropiezos técnicos que se hubiesen escabullido improbable o deliberadamente de nuestra vigía, seguirán siendo enteramente muestra de mi compromiso y máxima sensatez.

pablo aguirre

-33.036, -71.62963 – MMXXIII

Índice general

1. Dinámica de poblaciones	7
1.1. Modelos para una población	7
1.2. Modelos para poblaciones interactuantes	19
1.2.1. Modelos de depredación	20
2. Modelos bien planteados	26
2.1. Soluciones no-negativas	26
2.2. Acotamiento de soluciones	28
2.2.1. Un teorema de comparación	28
2.2.2. Método de la región atrapadora	32
2.2.3. Compactificación de Poincaré	35
3. Modelación de enfermedades infecciosas	44
3.1. Modelo de Kermack-McKendrick o modelo SIR	44
3.2. Otro modelo SIR más general	49
3.2.1. Estimando \mathcal{R}_0	51
3.2.2. Inmunidad de rebaño y la importancia de las vacunas	53
3.3. Otros modelos compartimentales	54
3.4. Matriz de la próxima generación	55
3.4.1. Construcción de la matriz de la próxima generación	55
3.4.2. Limitaciones del cálculo de \mathcal{R}_0	62
3.5. Comentarios y conclusiones.	64
4. Oscilaciones biológicas I – Reajuste de fase, agujeros negros, osciladores acoplados, sincronización y caos	66

4.1.	Reajuste de fase y agujeros negros	67
4.2.	Osciladores acoplados y sincronización	79
4.3.	Ondas viajeras generadas por osciladores acoplados	83
4.3.1.	Modelo matemático para el generador de patrones central	86
4.4.	Dinámica cuasiperiódica y ruta al caos	98
4.4.1.	Ruta al caos por cuasiperiodicidad	102
5.	Oscilaciones biológicas II – Oscilaciones de relajación, propaga-	
	ción de impulsos nerviosos, y teoría geométrica de perturbación	
	singular	107
5.1.	Propagación de impulsos nerviosos en neuronas	110
5.1.1.	Teoría de Hodgkin-Huxley de membranas celulares	110
5.1.2.	Modelo de Fitzhugh-Nagumo	114
5.2.	Teoría geométrica de perturbación singular	120
6.	Mecanismos de dispersión espacial	131
6.1.	Ecuación de conservación	132
6.2.	Convección, atracción y difusión	137
6.3.	Ecuaciones de reacción-difusión	141
6.4.	Ondas biológicas en ecuaciones de reacción-difusión	142
6.4.1.	Difusión vs reacción-difusión (parte I)	142
6.4.2.	Ondas viajeras	143
6.4.3.	Difusión vs reacción-difusión (parte II)	146
6.5.	Caso de estudio I – Ecuación de Fisher-Kolmogorov	147
6.5.1.	Relación de dispersión	149
6.5.2.	Simetría de las ondas viajeras	150
6.5.3.	Estabilidad de las ondas viajeras	151
6.6.	Caso de estudio II – Propagación espacial de epidemias	153
6.7.	Ondas viajeras en ecuaciones de reacción-difusión generales	159
6.7.1.	Ecuación monoestable	160
6.7.2.	Ecuación biestable	162
6.8.	Comentarios	163

7. Formación de patrones morfológicos	164
7.1. Inestabilidad de Turing	168
7.2. Sistemas activador-inhibidor	177
7.3. Ejemplo: Reacción de Schnakenberg	177
7.3.1. Caso 1D	180
7.3.2. Caso 2D	184
7.3.3. Observaciones finales	186
8. Apéndice: Teoría cualitativa de EDOs y sistemas dinámicos	188
8.1. Nociones básicas	188
8.2. Propiedades de los retratos de fase	190
8.3. Equivalencias y conjugaciones	192
8.4. Análisis de estabilidad local	196
8.4.1. Estabilidad de Lyapunov	196
8.4.2. Estabilidad por linealización — Teorema de Hartman-Grobman	197
8.4.3. Estabilidad de órbitas periódicas	201
8.5. Teorema de la variedad estable	204
8.6. Bifurcaciones	205
8.6.1. Bifurcación silla-nodo	207
8.6.2. Bifurcación transcítica	212
8.6.3. Bifurcación pitchfork	213
8.6.4. Bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf	215

Capítulo 1

Dinámica de poblaciones

La dinámica de poblaciones tiene como objetivo el estudio del crecimiento e interacción entre poblaciones. Estas poblaciones pueden ser animales, plantas, células, bacterias, virus, seres humanos, especies en extinción, etc. Las aplicaciones de estos modelos nos ayudan a entender las interrelaciones entre estas poblaciones y su ambiente, fenómenos de depredación, competencia, manejo de recursos naturales, evolución de cepas resistentes a pesticidas, control de pestes, etc. En este capítulo consideramos algunos modelos determinísticos con el fin de dar una introducción al tema.

1.1. Modelos para una población

Sea $N(t)$ el tamaño de la población (o densidad poblacional) de una especie en el instante t . Entonces modelamos su tasa de cambio en la forma de una *ecuación de conservación* para la población:

$$\frac{dN}{dt} = \text{nacimientos} - \text{muertes} \pm \text{otros efectos.}$$

La forma concreta de los términos de esta expresión dependerá de la situación que se esté modelando. En particular, los “otros efectos” pueden considerar migración, competencia por recursos o por parejas para el apareamiento, cooperación, depredación o extracción de individuos por parte de otra especie o agente, etc.

Ejemplo 1 (Modelo Malthusiano) El modelo más simple solamente tiene en consideración nacimientos y muertes y se conoce como *Modelo Malthusiano*. Aquí

asumimos que la población es completamente homogénea (todos los individuos son “idénticos” en cuanto a edad y capacidades), y tanto el nacimiento como la muerte de individuos es proporcional al tamaño poblacional. De esta forma obtenemos la EDO:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN, \quad (1.1)$$

donde $b, d > 0$ son las tasas de nacimiento y muerte, respectivamente. Si llamamos $a = b - d$, entonces la EDO se reduce a

$$\frac{dN}{dt} = aN.$$

Si consideramos una condición inicial $N(0) = N_0 > 0$, la solución obtenida es:

$$N(t) = N_0 e^{at},$$

la cual representa un crecimiento o decrecimiento exponencial de la población dependiendo del signo de a : Si $a < 0$, la población decrece asintóticamente a $N(t) \rightarrow 0$ a medida que $t \rightarrow \infty$. Por otro lado, si $a > 0$, la población crece exponencialmente y de manera ilimitada (!), lo cual es bastante irrealista.

A pesar de las implicancias poco realistas de este modelo, los conceptos idealizados o hipótesis de modelación de Malthus (1798) fueron tan fundamentales para el desarrollo de la Ecología Matemática como lo fue en su momento la noción de una *masa puntual* para el desarrollo de la Mecánica.

Ejemplo 2 (Modelo logístico) Verhulst (1838) propuso un modelo más realista en el que el crecimiento de la población está limitado por los recursos disponibles. El modelo propuesto es

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad (1.2)$$

donde r y K son constantes positivas. En este modelo, la tasa de crecimiento *per cápita* es

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

La constante K es la *capacidad de carga* del ambiente, la cual es una medida de cuánto puede el ambiente soportar el crecimiento de la población. La capacidad

de carga K queda entonces usualmente determinada por la cantidad de recursos disponibles en el ambiente para el sustento de la población. La constante r puede interpretarse como una tasa de crecimiento exponencial a tamaños poblacionales pequeños (¿Por qué?).

La línea de fase del modelo logístico se muestra en la Figura 1.1. Existen dos estados de equilibrio, a saber, $N = 0$ y $N = K$. $N = 0$ es inestable, mientras que $N = K$ es estable. Luego, $N(t) \rightarrow K$ a medida que $t \rightarrow \infty$, para toda condición inicial $N(0) = N_0 > 0$. Por lo tanto, la capacidad de carga K determina el tamaño poblacional en el equilibrio.

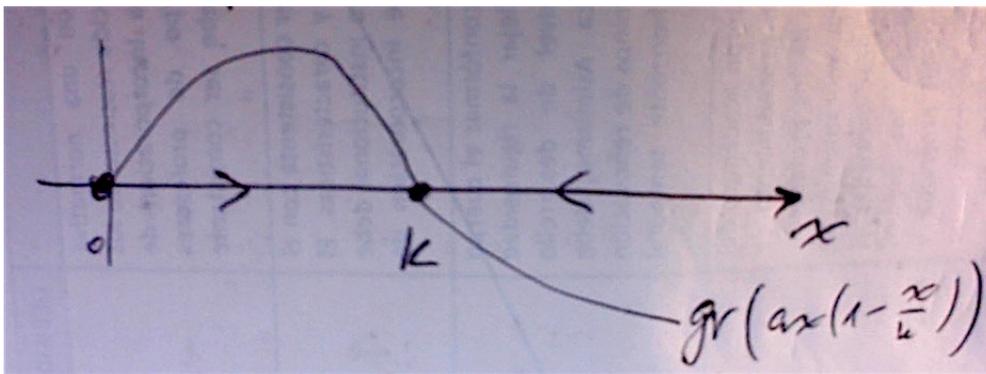


Figura 1.1: Línea de fase del modelo logístico.

De hecho, la linealización de la EDO en K es de la forma

$$\frac{d}{dN} \left(rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right) \Big|_{N=K} = -r.$$

Luego, r es una medida de la tasa en la cual la población alcanza su tamaño estacionario. Podemos incorporar esta tasa en la variable temporal al reescalar el tiempo de la forma $t \mapsto rt$. Así, $1/r$ es una escala de tiempo representativa de la respuesta del modelo a cualquier cambio en la población desde su estado de equilibrio.

Si $N(0) = N_0 > 0$, podemos resolver explícitamente la ecuación del modelo logístico mediante separación de variables e integración, obteniendo:

$$t = \frac{1}{r} \int_{N_0}^N \frac{K}{N(K-N)} dN = \frac{1}{r} \log \left(\frac{(K-N_0)N}{(K-N)N_0} \right).$$

Por lo tanto,

$$N(t) = \frac{KN_0e^{rt}}{K - N_0 + N_0e^{rt}}.$$

La Figura 1.2 ilustra las posibles gráficas de $N(t)$. Si $N_0 < K$, $N(t)$ simplemente crece monótonamente hasta K , mientras que si $N_0 > K$, decrece monótonamente a K . En el primer caso hay una diferencia cualitativa dependiendo si $N_0 > K/2$ o $N_0 < K/2$; con $N_0 < K/2$ la forma posee un carácter sigmoideo, lo cual es observado comúnmente.

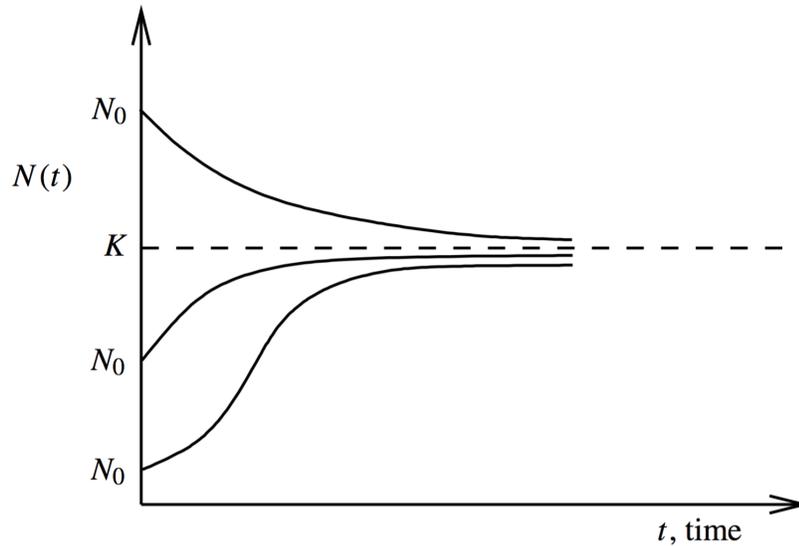


Figura 1.2: Posibles gráficas de $N(t)$. Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology*, Springer, 2002.

Deducción de un modelo poblacional

A modo de ejemplo, ocuparemos el modelo Malthusiano (1.1) para ilustrar los principales razonamientos usualmente utilizados para construir más formalmente un modelo poblacional.

El primer paso es definir las variables y cantidades a considerar. Sea $N(t)$ el tamaño poblacional en el instante t . Denotamos como b la tasa de reproducción per cápita, y d la tasa de mortalidad per cápita.

A continuación, establecemos las hipótesis o supuestos de modelación, los cuales nos permitirán definir relaciones matemáticas entre las cantidades. Por ejemplo, suponemos que no hay distinción de edad en la población (podemos asumir que todos los individuos son adultos); la población es homogénea, tanto en sus características fisiológicas como en su distribución espacial (en particular, podemos ignorar los efectos de las migraciones); y asumimos que la densidad de población es suficientemente grande de manera que los efectos estocásticos sean despreciables.

De esta manera, la probabilidad de que cualquier individuo en la población produzca un descendiente en un intervalo de tiempo δt pequeño se puede expresar como $b \delta t + O(\delta^2 t^2)$. Análogamente, $d \delta t + O(\delta^2 t^2)$ es la probabilidad de que un individuo muera en el siguiente intervalo de tiempo de duración δt pequeño. Entonces, el tamaño de la población en el instante $N(t + \delta t)$ es

$$N(t + \delta t) = N(t) + bN(t) \delta t - dN(t) \delta t + O(\delta^2 t^2),$$

o equivalentemente,

$$\frac{N(t + \delta t) - N(t)}{\delta t} = (b - d)N(t) + O(\delta t).$$

Al tomar el límite cuando $\delta t \rightarrow 0$ a ambos lados de la ecuación anterior obtenemos finalmente

$$\frac{dN}{dt}(t) = (b - d)N(t).$$

En el modelo Malthusiano (1.1), la tasa de crecimiento neta per cápita $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = b - d$ es constante e independiente de N . En búsqueda de lograr mayor realismo, uno podría formular un modelo más general de la forma

$$\frac{dN}{dt} = (b(N) - d(N)) N \pm \text{otros efectos}, \quad (1.3)$$

en donde $b(N)$ es una tasa de fecundidad per cápita denso-dependiente (i.e., que depende del tamaño o densidad poblacional N), y $d(N)$ es una tasa de mortalidad per cápita denso-dependiente.

Competencia entre la población

Si los recursos disponibles en el ambiente son limitados, los miembros de una población podrían competir por su uso o consumo. Podemos asumir que la competencia intraespecie afecta al crecimiento neto per cápita de la población en forma negativa, y es proporcional al número de individuos de la especie, i.e.,

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \propto -N.$$

Es decir, a mayor densidad poblacional, uno esperaría una mayor probabilidad de que exista competencia por los recursos, y que esto dificulte el crecimiento de la población. En tal caso, tomando como punto de partida la forma general (1.3), podemos pensar que nuestro modelo poblacional toma la forma

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= (b(N) - d(N) - eN) N \\ &= F(N) - eN^2, \end{aligned}$$

donde $e > 0$ es una constante de proporcionalidad y el término $-eN^2$ representa el efecto negativo que tiene la competencia intraespecie por los recursos en el crecimiento de la población.

Ejemplo 3 El modelo Malthusiano (1.1) considerando competencia por los recursos queda de la forma

$$\frac{dN}{dt} = aN - eN^2,$$

donde $a = b - d$. Si definimos una nueva constante $K = a/e$ y reordenamos los términos de la ecuación, obtenemos

$$\frac{dN}{dt} = aN \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

Por lo tanto, el modelo Malthusiano con competencia es equivalente al modelo logístico (1.2) en donde los recursos limitados del ambiente están determinados por la capacidad de carga $K = a/e$.

Ejemplo 4 Si consideramos una población que se reproduce sexualmente, podemos suponer que la tasa de fecundidad per cápita $b(N)$ en (1.3) es proporcional al tamaño de la población, luego: $b(N) = kN$, con $k > 0$. Entonces, la tasa de reproducción absoluta $B(N) = b(N)N = kN^2$ es la tasa de fecundidad de un solo individuo multiplicada por el total de individuos de la población. Por lo tanto, interpretamos $B(N)$ como “proporcional a la frecuencia de encuentros o contactos entre individuos de la especie”. Si además agregamos mortalidad y competencia por los recursos, obtenemos el modelo

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= kN^2 - dN - eN^2 \\ &= rN^2 - dN,\end{aligned}$$

donde $r = k - e$. ¿Cuál es la dinámica en el largo plazo para este modelo?

Efecto Allee

Cuando una especie se encuentra con niveles muy bajos de población, puede enfrentar problemas para disuadir depredadores, hallar alimentos, o buscar parejas para aparearse. Esto puede traer consigo una dificultad para que la especie aumente su tamaño cuando se encuentre con bajas densidades de población. Este fenómeno se conoce como *efecto Allee*. Matemáticamente, esto se manifiesta en que la tasa de reproducción per cápita se puede volver negativa si el tamaño poblacional es muy bajo. Una de las formas más sencillas de modelar el efecto Allee es mediante la siguiente ecuación:

$$\frac{dN}{dt} = aN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - M),$$

donde $0 < M \ll K$. La figura 1.3 muestra la línea de fase de este modelo. Si la densidad poblacional inicial $N(0) = N_0$ es demasiado baja, i.e., $0 < N_0 < M$, se tiene $\dot{N} < 0$ y la población tiene tantas dificultades para crecer que eventualmente decae a cero. Por lo tanto, el valor de M define un umbral que debe ser sobrepasado por la población de manera que pueda sobrevivir en el largo plazo.

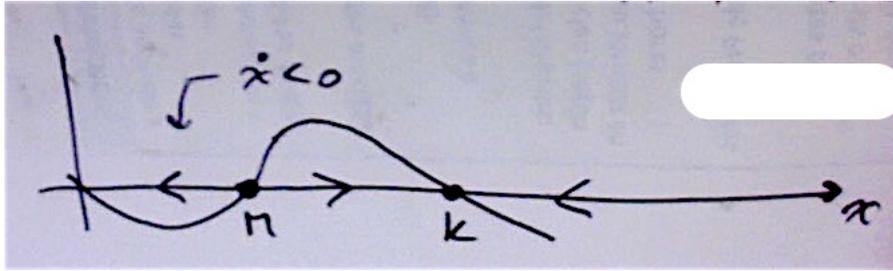


Figura 1.3: Línea de fase del modelo con efecto Allee.

Efecto de la depredación

Una manera sencilla de modelar los efectos de la depredación sobre una población es considerar una variante del modelo logístico en la forma

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - p(N), \quad (1.4)$$

donde la función $p(N)$ corresponde a la *respuesta funcional* del depredador y representa la tasa de consumo como función de la densidad de la presa. La figura 1.4 muestra las gráficas de tres de las principales respuestas funcionales. La respuesta funcional *tipo I* asume que la tasa de consumo por parte del depredador es proporcional al número de presas disponible, esto es,

$$p(N) = aN.$$

Por otro lado, la respuesta funcional tipo II

$$p(N) = \frac{aN}{N + b}$$

se caracteriza por una tasa creciente de consumo, la cual se estabiliza en un nivel de saturación $p(N) \rightarrow a > 0$ cuando $N \rightarrow \infty$. En otras palabras, por muy abundante que sea la disponibilidad de presas (i.e., N grande), el depredador posee una capacidad limitada para capturar y consumir a sus presas, alcanzando una tasa de captura máxima a . La constante $b > 0$ es el tamaño de N necesario para que la tasa de captura sea $a/2$, i.e., la mitad del nivel máximo de saturación.

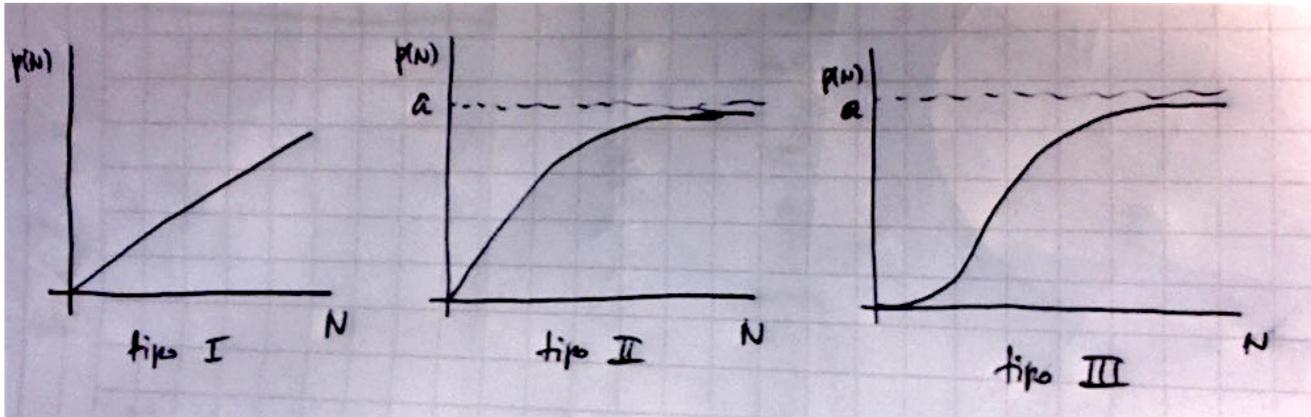


Figura 1.4: Tipos I, II y II de respuestas funcionales.

Finalmente, la respuesta funcional tipo III

$$p(N) = \frac{aN^2}{N^2 + b^2}$$

es similar al tipo II en cuanto a que posee un nivel de saturación a , pero muestra una forma sigmoidea que se manifiesta a través de una tasa de captura “acelerada”.

Ejemplo 5 (Histéresis) Consideremos el siguiente modelo para un brote de insectos

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN^2}{N^2 + b^2},$$

sujeto a una depredación representada por una respuesta funcional tipo III. Para analizar este modelo conviene hallar una versión *adimensionalizada* mediante los siguientes cambios de variable y parámetros, y reescalamiento del tiempo:

$$u = \frac{N}{b}, r = \frac{br}{a}, q = \frac{K}{b}, \tau = \frac{at}{b},$$

obteniendo la EDO

$$\frac{du}{d\tau} = ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{u^2 + 1}.$$

Aquí, la variable adimensional satisface $u \ll 1$ si y solo si $N \ll b$. El origen $u = 0$ es un punto de equilibrio. Los otros equilibrios satisfacen la ecuación

$$g(u) := r \left(1 - \frac{u}{q} \right) = \frac{u}{u^2 + 1} =: h(u).$$

Podemos averiguar la cantidad de equilibrios positivos mediante un método gráfico. El gráfico de $g(u)$ corresponde a una recta con pendiente $-r/q < 0$ e intercepto $r > 0$. La figura 1.5 muestra la gráfica de $h(u)$ junto a la de $g(u)$ para varios valores de r y dejando q fijo.

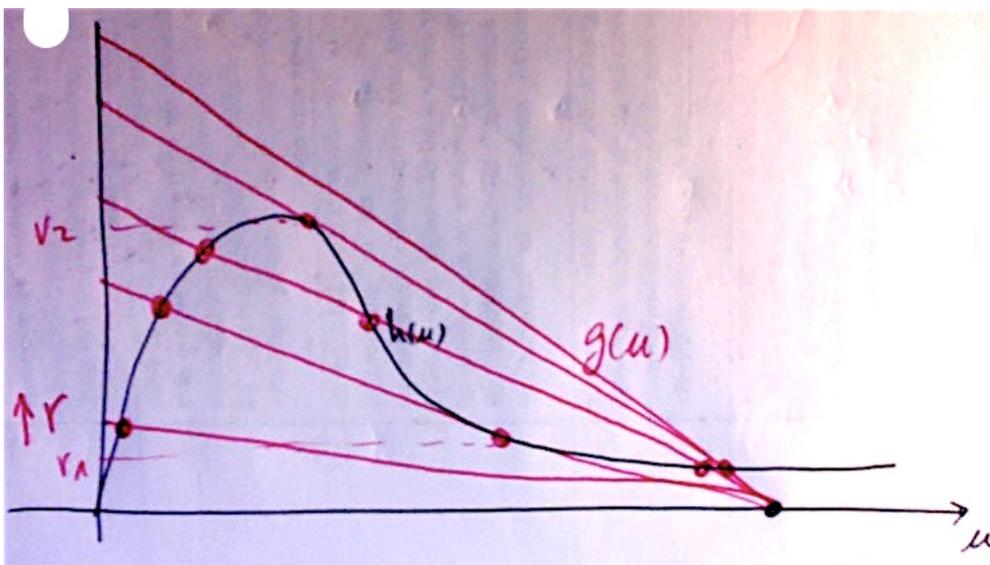


Figura 1.5: Los puntos de equilibrio positivos del modelo de brote de insectos corresponden a las intersecciones de las gráficas de $g(u)$ y $h(u)$. Aquí, $r_1 < r_2 < r_2$.

Existe un rango de valores para r , dado por $r_1 < r < r_2$ en donde hay tres equilibrios positivos. En tal caso, la línea de fase es como en la figura 1.6.

La figura 1.7 muestra el diagrama de los puntos de equilibrio u versus el parámetro r . Cada punto (r^*, u^*) en la curva representa la coordenada u^* de un punto de equilibrio que existe cuando $r = r^*$. Supongamos que inicialmente el parámetro $r = r^*$ se encuentra en el rango $r_1 < r < r_2$. Si el estado inicial del sistema es un punto regular (i.e., no es un punto de equilibrio), el sistema evolucionará hasta alcanzar alguno de los puntos de equilibrio. Sin pérdida de

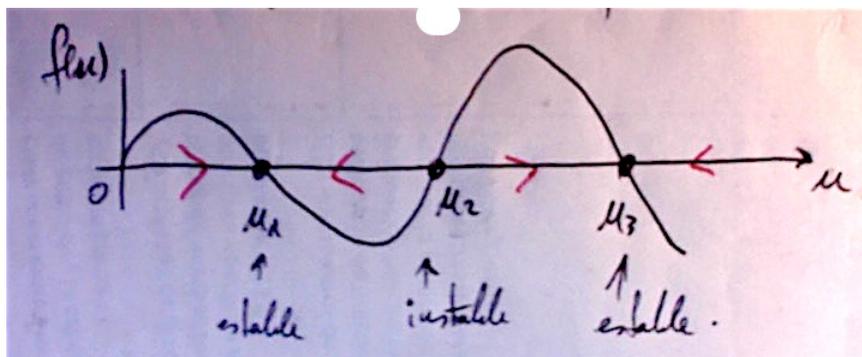


Figura 1.6: Línea de fase en el caso en que hay tres equilibrios positivos. El equilibrio menor y el mayor son estables, mientras que el punto de equilibrio del medio es inestable.

generalidad, supongamos que se alcanza el equilibrio de la rama inferior. Si ahora aumentamos r hasta r_2 , el equilibrio pierde estabilidad y el sistema “salta” hacia el estado estacionario estable en la rama superior. Sin embargo, si decrecemos r hasta volver a su valor original r^* , el sistema NO regresa al mismo estado inicial de equilibrio (!). Este fenómeno es conocido como *histéresis*.

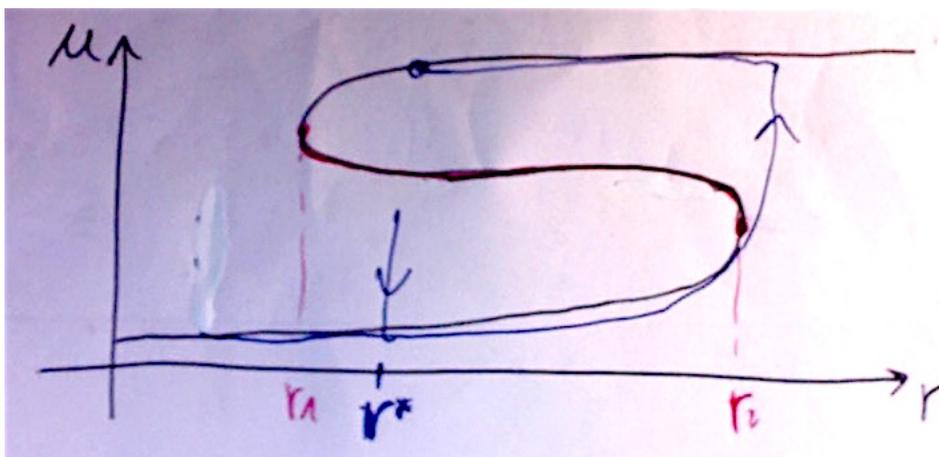


Figura 1.7: El gráfico de estabilidad u vs r muestra el fenómeno de histéresis.

Otros enfoques de modelación para poblaciones aisladas

A medida que uno desea agregar mayor complejidad al modelo, se vuelve necesario adoptar otros enfoques matemáticos para abordar el proceso de modelación. El siguiente es un brevísimo resumen de algunos de tales fenómenos más complejos que se pueden considerar:

1. **Modelos con retardo.** En este enfoque se asume que la tasa de crecimiento neto de la población dN/dt depende no solo del tamaño actual de la población $N(t)$, sino que de los tamaños poblacionales hasta $\tau > 0$ unidades de tiempo hacia el pasado en la forma

$$\frac{dN}{dt}(t) = f(N(t), N(t - \tau)).$$

La constante $\tau > 0$ se conoce como “retardo” (*delay* en inglés). Este enfoque es útil cuando existe un retraso en el tiempo (o un “tiempo de espera”) para que los individuos de la población alcancen la madurez o cuando deben pasar por un período de gestación. Las herramientas usadas para analizar este tipo de modelos son principalmente de la teoría de ecuaciones diferenciales con retardo (DDE, por sus siglas en inglés), las cuales son un subconjunto de las ecuaciones diferenciales funcionales.

2. **Cosecha o extracción.** En este tipo de modelos el objetivo es determinar la captura o cosecha óptima de un recurso natural por parte de un agente externo de manera que la extracción del recurso sea sustentable en el tiempo. Típicamente, la forma de estos modelos es

$$\frac{dN}{dt} = f(N) - h(N),$$

donde $N(t)$ es la densidad de biomasa del recurso explotado en el instante $t > 0$, $f(N)$ es la tasa de crecimiento intrínseco per cápita del recurso, y la función $h(N)$ representa la tasa de captura o extracción de individuos o biomasa del recurso natural.

3. **Poblaciones con estructura de edad.** Este enfoque es apropiado cuando las diferencias de edad entre miembros de la población cobran relevancia.

Por ejemplo, un individuo es capaz de reproducirse solamente si su edad a se encuentra en un cierto rango $[a_m, a_M]$. En tales casos, asumimos que la densidad de población $N = N(t, a)$ es una función del tiempo $t > 0$ y de la edad $a > 0$. Concretamente, $N(t, a)$ es la densidad de población en el instante t que tiene una edad a . Este tipo de modelos toma la forma de ecuaciones diferenciales parciales cuasilineales de primer orden.

4. **Poblaciones con distribución heterogénea en el espacio.** Si suponemos que la población no está uniformemente distribuida en el espacio, debemos considerar que $N = N(x, t)$ es una función de la ubicación x en algún dominio espacial apropiado, en el instante t . En los casos más comunes, este enfoque de modelación produce típicamente ecuaciones diferenciales parciales del tipo reacción-difusión, y las estudiaremos más adelante en los capítulos 6 y 7.

1.2. Modelos para poblaciones interactuantes

Podemos distinguir tres grupos principales de interacciones entre dos o más poblaciones dependiendo del “beneficio” (+) o “daño” (−) que esta interacción les significa:

- (++) Cooperación, mutualismo, simbiosis.
- (−−) Competencia.
- (+−) Depredación, parasitismo.

En este texto nos concentraremos primariamente en interacciones de depredación entre dos especies.

1.2.1. Modelos de depredación

Los modelos de depredación para dos poblaciones típicamente toman la forma genérica

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = A(N) - B(N, P), \\ \frac{dP}{dt} = C(N, P) - D(P). \end{cases}$$

Aquí, $N(t)$ representa la población de presas y $P(t)$ es la población de depredadores. La función $A(N)$ es la tasa de crecimiento de las presas en ausencia del depredador, mientras que $B(N, P)$ es la respuesta funcional a la depredación. Por otro lado, $C(N, P)$ es la función de conversión de biomasa de presas en nuevos depredadores, y $D(P)$ es la tasa de mortalidad intrínseca del depredador.

Modelo de Lotka-Volterra

En 1926, Volterra propuso el siguiente modelo de depredación de dos especies de peces en el mar Adriático

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N(a - bP) = aN - bNP, \\ \frac{dP}{dt} = P(cN - d) = cNP - dP, \end{cases} \quad (1.5)$$

donde todos los parámetros $a, b, c, d > 0$. En particular, b es la tasa per cápita de consumo de peces por el depredador, y c/b es la fracción de biomasa de presas consumidas que es convertida en biomasa del depredador. En forma independiente, Lotka (1920) había propuesto el mismo sistema de ecuaciones diferenciales (1.5) como un modelo para una reacción química en términos de concentraciones de sustancias químicas. Para construir el modelo (1.5), Volterra había observado que los tamaños de ambas especies de peces exhibían un comportamiento periódico y buscó que su modelo también mostrara estas oscilaciones.

Volterra asumió que en ausencia del depredador, la presa crece ilimitadamente en forma malthusiana. Más aún, por efecto de la depredación, la tasa de crecimiento per cápita de las presas se reduce por un término proporcional a las dos

poblaciones. Por otro lado, en ausencia de presas, el depredador decrece exponencialmente. Finalmente, la contribución de las presas al crecimiento del depredador es proporcional a las presas disponibles y al tamaño de la población de depredadores.

Para analizar (1.5) adimensionalizamos las variables y parámetros mediante la siguiente transformación

$$u(\tau) = \frac{cN}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = \frac{d}{a}.$$

De esta manera, (1.5) se expresa en forma equivalente como

$$X : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1 - v), \\ \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u - 1), \end{cases} \quad (1.6)$$

el cual depende de un solo parámetro. Los puntos de equilibrio de (1.6) son $(0, 0)$ y $(1, 1)$. La matriz jacobiana de (1.6) en $(0, 0)$ es

$$DX(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix},$$

con valores propios $\lambda_1 = 1 > 0$ y $\lambda_2 = -\alpha < 0$; luego, el origen es un punto silla. Análogamente, la matriz jacobiana de (1.6) en $(1, 1)$ es

$$DX(1, 1) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix},$$

con valores propios $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha}$. Por lo tanto, (por el momento) no es posible decir nada sobre la estabilidad de este equilibrio a partir de la parte lineal del sistema (¿Por qué?). Sin embargo, notemos que las órbitas de (1.6) satisfacen la ecuación diferencial

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)}; \quad u \neq 0, v \neq 1.$$

Integrando esta ecuación de variables separables obtenemos que u y v satisfacen

$$H(u, v) := \alpha u + v - \log(u^\alpha v) = h, \quad (1.7)$$

donde h es una constante arbitraria. Por lo tanto, las órbitas de (1.6) en el plano (u, v) están contenidas en las curvas de nivel h de la función $H(u, v)$ en (1.7), es decir, el sistema es conservativo. Se puede demostrar que $H_{min} = 1 + \alpha$ es el valor mínimo de $H(u, v)$ y ocurre en $(u, v) = (1, 1)$. La figura 1.8 muestra el retrato de fase de (1.6). Las curvas de nivel de (1.7) son curvas cerradas. Por lo tanto, $(1, 1)$ es un centro, i.e., un equilibrio rodeado de un continuo de órbitas periódicas. Una órbita periódica queda completamente determinada por la condición inicial $(u(0), v(0))$, la cual determina el valor de $H(u(0), v(0)) = h$. Mientras mayor es el valor de h en (1.7), la órbita cerrada tiene una mayor amplitud.

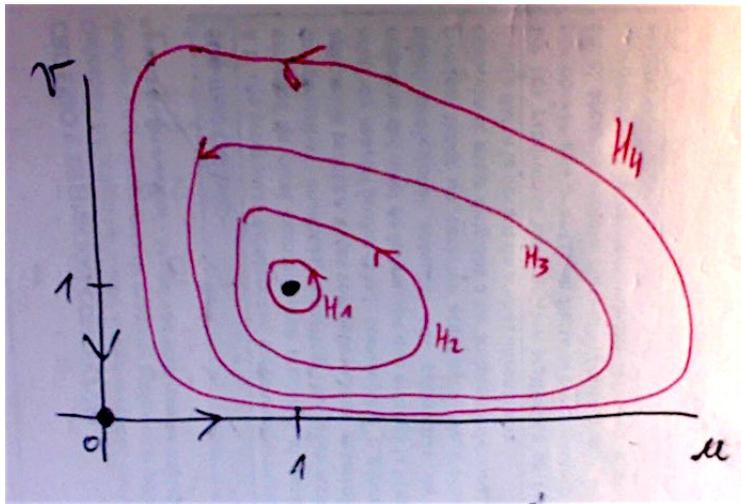


Figura 1.8: El retrato de fase de (1.6). El equilibrio positivo es un centro rodeado de un continuo de órbitas periódicas.

En definitiva, el modelo de Lotka-Volterra logra su propósito de exhibir las oscilaciones que se buscaban reproducir a partir del fenómeno modelado. Sin embargo, el sistema es *estructuralmente inestable*: Este es un concepto importante en la teoría de sistemas dinámicos, el cual implica que cualquier pequeña perturbación al modelo “rompe” la mayoría de las oscilaciones. En otras palabras, el modelo de Lotka-Volterra no es robusto. Incluso si no perturbáramos el sistema, cualquier variación en las condiciones iniciales provoca un “salto” desde una órbita periódica hacia otra que no está nunca cerca de la original.

Modelos de depredación más realistas

Una forma general de modelos de depredación más realistas es

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - P F(N), \\ \frac{dP}{dt} = P G(N, P), \end{cases}$$

donde $F(N)$ es la **respuesta funcional** a la depredación, y $G(N, P)$ es la tasa de crecimiento per cápita del depredador. La respuesta funcional F puede tomar muchas formas, pero algunas de las más comunes son aquellas vistas en la figura 1.4. Aquí las volvemos a repasar en el contexto de interacciones entre depredador y presa:

1. Holling tipo I: Viene dada por una función lineal $F(N) = aN$.
2. Holling tipo II: Corresponde a la forma $F(N) = \frac{AN}{N+B}$. Aquí, la respuesta funcional es una función creciente en N , pero alcanza un valor máximo asintótico A . En esta situación, asumimos que los depredadores poseen un nivel de saturación (A) ante la abundancia de presas, el que representa su máxima capacidad para cazar y consumir presas. El valor de B representa el número de presas para el cual se alcanza la mitad del nivel de saturación A .
3. Holling tipo III: Corresponde a la forma $F(N) = \frac{AN^2}{N^2+B^2}$. Es similar en interpretación al tipo II, con la diferencia de que la gráfica de $F(N)$ es sigmoïdal. Así, la tasa de depredación es baja si la densidad de presas es baja, pero acelera bruscamente a medida que N crece hasta alcanzar su valor máximo asintótico A .

Por otro lado, podemos modelar la tasa de crecimiento de los depredadores mediante los siguientes enfoques generales:

1. Enfoque Gause: Aquí $G(N, P) = \alpha F(N) - d$. Representa una tasa de conversión de biomasa de presas en depredadores la cual sigue un principio de conservación de masa, i.e, la tasa de nacimientos de nuevos depredadores es proporcional a la tasa de capturas y consumo de presas.

2. Enfoque Leslie-Gower: Aquí $G(N, P) = s \left(1 - \frac{P}{hN}\right)$. Es decir, asumimos que el depredador también crece en forma logística, pero su capacidad de carga es hN , es decir, proporcional a la cantidad de presas disponibles.

Ejemplo 6 Consideremos el siguiente modelo depredador-presa de tipo Leslie-Gower con respuesta funcional Holling II:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{k}\right) N - \frac{qNP}{N + D}, \\ \frac{dP}{dt} = s \left(1 - \frac{cP}{N}\right) P, \end{cases}$$

Para simplificar el análisis, hagamos un cambio de coordenadas y de tiempo

$$u = \frac{N}{k}, v = \frac{cP}{k}, \tau = rt,$$

y una reparametrización dada por

$$a = \frac{q}{cr}, b = \frac{s}{r}, d = \frac{D}{k}.$$

Con esto, obtenemos el sistema equivalente

$$\begin{cases} u' = (1 - u)u - \frac{auv}{u + d} =: f(u, v), \\ v' = bv \left(1 - \frac{v}{u}\right) =: g(u, v). \end{cases}$$

Los puntos de equilibrio positivos satisfacen las ecuaciones algebraicas $v = u$, $u^2 + (a+d-1)u - d = 0$, de donde obtenemos $v^* = u^* = \frac{1}{2} \left(1 - a - d + \sqrt{(1 - a - d)^2 + 4d}\right)$.

Para obtener la estabilidad de este punto de equilibrio, consideremos la matriz jacobiana del sistema

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u^* \left(\frac{au^*}{(u^* + d)^2} - 1 \right) & \frac{-au^*}{u^* + d} \\ b & -b \end{pmatrix}.$$

Una condición necesaria y suficiente para la estabilidad del equilibrio es $\text{tr}(A) < 0$ y $\det(A) > 0$. Por un lado,

$$\text{tr}(A) < 0 \implies u^* \left(\frac{au^*}{(u^* + d)^2} - 1 \right) < b,$$

mientras que

$$\det(A) > 0 \implies 1 + \frac{a}{u^* + d} - \frac{au^*}{(u^* + d)^2} = \left(1 + \frac{ad}{(u^* + d)^2} \right) bu^* > 0.$$

Notemos que esta última desigualdad es válida siempre. Sustituyendo las coordenadas de (u^*, v^*) en la desigualdad para la traza se obtiene:

$$b > H(a, d) := \left(a - \sqrt{(1 - a - d)^2 + 4d} \right) \frac{1 - a - d + \sqrt{(1 - a - d)^2 + 4d}}{2a}.$$

Notemos que la expresión $b = H(a, d)$ define una superficie en el espacio de parámetros (a, d, b) . Además, si $b > H(a, d)$, el equilibrio (u^*, v^*) es estable pues sus valores propios satisfacen $\text{Re}(\lambda_{1,2}) < 0$. En caso contrario, si $b < H(a, d)$, el equilibrio (u^*, v^*) es inestable pues sus valores propios satisfacen $\text{Re}(\lambda_{1,2}) > 0$. Por continuidad, en la transición $b = H(a, d)$ tenemos $\text{Re}(\lambda_{1,2}) = 0$. Esta es una condición necesaria para que ocurra una bifurcación de Hopf. De hecho, se puede demostrar que para $b = H(a, d)$, el equilibrio (u^*, v^*) pasa por una bifurcación de Hopf supercrítica. Esto implica que para $b < H(a, d)$ existe un ciclo límite estable rodeando al equilibrio inestable, y los tamaños poblacionales tienden asintóticamente a un comportamiento oscilatorio.

Capítulo 2

Modelos bien planteados

Al construir todo modelo matemático, debemos cerciorarnos de que los resultados predichos a partir de este modelo sean consistentes con la realidad y con las observaciones del fenómeno estudiado. En el caso de muchos modelos biológicos (poblacionales, epidemiológicos, bioquímicos, etc), dos de las verificaciones básicas que se deben efectuar son:

1. El modelo debe arrojar soluciones no-negativas (i.e., los tamaños y densidades que consideramos son cantidades positivas o, a lo más, nulas);
2. Las soluciones deben ser acotadas (i.e., los tamaños y densidades poblacionales no crecen indefinidamente).

2.1. Soluciones no-negativas

Dada una condición inicial positiva $(N_0, P_0) \in \mathbb{R}_+^2$, una manera de asegurarnos de que la solución respectiva se mantenga positiva (o al menos, no se vuelva negativa), es considerando un **modelo del tipo Kolmogorov**. Los sistemas de tipo Kolmogorov en modelos poblacionales tienen la forma general

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N f(N, P), \\ \frac{dP}{dt} = P g(N, P), \end{cases}$$

donde f, g son funciones suficientemente suaves. Es fácil verificar que los ejes coordenados $\{N = 0\}$, $\{P = 0\}$ son invariantes. Si f y g son de tipo Lipschitz, esto implica que la solución que pasa por la condición inicial $(N_0, P_0) \in \mathbb{R}_+^2$ en el interior del primer cuadrante no puede “atravesar” ninguno de los ejes $\{N = 0\}$ e $\{P = 0\}$ y salir del primer cuadrante. Esto asegura que la solución $(N(t), P(t))$ se mantiene positiva para todo $t > 0$.

Este enfoque puede generalizarse fácilmente a sistemas n -dimensionales de la forma

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = F_1(x_1, \dots, x_n), \\ \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} = F_n(x_1, \dots, x_n), \end{cases} \quad (2.1)$$

donde consideramos $x_1, \dots, x_n \geq 0$. La idea consiste en probar que el campo de vectores (2.1) restringido a cada hiperplano $\{x_k = 0\}$ apunta hacia el subespacio $\{x_k \geq 0\}$. Es decir, la función $x_k(t)$ es no decreciente en $\{x_k = 0\}$ para $t > 0$, y por tanto, no puede volverse negativa. Esto es equivalente a verificar que se cumplan las siguientes desigualdades:

$$\begin{cases} F_1(0, x_2, \dots, x_n) \geq 0, \\ \vdots \\ F_k(x_1, \dots, x_{k-1}, 0, x_{k+1}, \dots, x_n) \geq 0, \\ \vdots \\ F_n(x_1, \dots, x_{n-1}, 0) \geq 0. \end{cases}$$

Ejemplo 7 El siguiente modelo representa un sistema depredador-presa con doble efecto Allee:

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{rx}{x+n} \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) - qxy, \\ \dot{y} = sxy - dy - cy^2. \end{cases} \quad (2.2)$$

El modelo (2.2) es un sistema de Kolmogorov pues se puede reescribir en la

forma

$$\begin{cases} \dot{x} = x \left(\frac{r}{x+n} \left(1 - \frac{x}{k} \right) (x-m) - qy \right), \\ \dot{y} = y (sx - d - cy). \end{cases} \quad (2.3)$$

Por lo tanto, toda solución que parte en el primer cuadrante \mathbb{R}_+^2 permanece no negativa para todo $t > 0$.

2.2. Acotamiento de soluciones

Dado un modelo en la forma de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que contemple poblaciones (o en general, cantidades biológicas como densidades de individuos, sustancias, etc), podemos estudiar el acotamiento de las soluciones de distintas maneras. En este capítulo mostraremos tres enfoques, uno analítico y dos geométricos/topológicos.

2.2.1. Un teorema de comparación

En este enfoque buscamos acotar la solución $x(t)$ de un sistema de EDOs en alguna norma apropiada (muchas veces mediante la búsqueda de cotas para su tasa de crecimiento $\dot{x}(t)$). Uno de los métodos analíticos más usados para obtener estas cotas se basa en un principio de comparación.

Dado que la mayoría de las ecuaciones diferenciales no se pueden resolver en términos de funciones elementales, es importante ser capaz de comparar las soluciones *desconocidas* de una EDO con las soluciones *conocidas* de otra. Muchas veces es útil comparar funciones f que satisfacen la *desigualdad diferencial*

$$f'(t) \leq F(t, f(t)) \quad (2.4)$$

con las soluciones exactas g de

$$y' = F(t, y). \quad (2.5)$$

Los siguientes teoremas nos dan una comparación.

Lema 1 Sea σ una función diferenciable que satisface la desigualdad diferencial

$$\sigma'(t) \leq K\sigma(t), \quad a \leq t \leq b, \quad (2.6)$$

donde K es una constante. Entonces

$$\sigma(t) \leq \sigma(a)e^{K(t-a)}, \quad a \leq t \leq b. \quad (2.7)$$

DEMOSTRACIÓN. Multiplicando ambos lados de (2.6) por el “factor integrante” e^{-Kt} se obtiene

$$\frac{d}{dt} (\sigma(t)e^{-Kt}) = e^{-Kt}(\sigma'(t) - K\sigma(t)) \leq 0.$$

Luego, la función $\sigma(t)e^{-Kt}$ es no creciente para $a \leq t \leq b$. Por lo tanto, $\sigma(t)e^{-Kt} \leq \sigma(a)e^{-Ka}$. ■

Lema 2 Considere la desigualdad diferencial (2.4) y suponga que F satisface una condición de Lipschitz para $t \geq a$. Sea g una solución de (2.5) satisfaciendo la condición inicial $g(a) = f(a)$. Entonces, $f(t) \leq g(t)$ para todo $t \geq a$.

DEMOSTRACIÓN. Supongamos que $f(t_1) > g(t_1)$ para algún t_1 en el intervalo dado, y definamos t_0 como el mayor t en el intervalo $a \leq t \leq t_1$ tal que $f(t) \leq g(t)$. Entonces, $f(t_0) = g(t_0)$.

Definiendo $\sigma(t) = f(t) - g(t)$, tenemos $\sigma(t) \geq 0$ para $t_0 \leq t \leq t_1$. Además,

$$\sigma'(t) = f'(t) - g'(t) \leq F(t, f(t)) - F(t, g(t)) \leq L(f(t) - g(t)) = L\sigma(t),$$

para $t_0 \leq t \leq t_1$, donde L es la constante de Lipschitz para la función F . Luego, la función σ satisface las hipótesis del Lema anterior en $t_0 \leq t \leq t_1$, con $K = L$. Por lo tanto,

$$\sigma(t) \leq \sigma(t_0)e^{K(t-t_0)} = 0, \quad t_0 \leq t \leq t_1,$$

y, dado que σ es no-negativa en $t_0 \leq t \leq t_1$, entonces, debe ser idénticamente cero. Pero esto contradice la hipótesis $f(t_1) > g(t_1)$. Por lo tanto, concluimos que $f(t) \leq g(t)$ para todo $t \geq a$. ■

Teorema 1 (Teorema de comparación) Sean f y g soluciones de las ecuaciones diferenciales

$$y' = F(t, y), \quad z' = G(t, z), \quad (2.8)$$

respectivamente. Asuma que $F(t, \cdot) \leq G(t, \cdot)$ en el intervalo $a \leq t \leq b$, y que G satisface una condición de Lipschitz. Suponga también que $f(a) = g(a)$. Entonces $f(t) \leq g(t)$ para todo $t \in [a, b]$.

DEMOSTRACIÓN. Supongamos que G satisface una condición de Lipschitz. Dado que

$$y' = F(t, y) \leq G(t, y),$$

las funciones f y g satisfacen las condiciones del Lema anterior con G en lugar de F . Por lo tanto, la desigualdad $f(t) \leq g(t)$ para $t \geq a$ sigue inmediatamente. ■

El teorema anterior también es válido textualmente en el caso en que F (en lugar de G) satisface una condición de Lipschitz. La prueba es un poco más extensa —con pasos técnicos intermedios adicionales—, pero también de argumentos sencillos; puede hallarse en [2].

Ejemplo 8 El sistema adimensionalizado

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{a_1xy}{1+b_1x}, \\ \frac{dy}{dt} = \frac{a_1xy}{1+b_1x} - d_1y - \frac{a_2yz}{1+b_2y} - h_1y^2, \\ \frac{dz}{dt} = \frac{a_2yz}{1+b_2y} - d_2z - h_2z^2, \end{cases} \quad (2.9)$$

representa una cadena alimenticia tritrófica con una presa x , un depredador intermedio y (solo consume a la presa x) y un depredador top (consume a y). ¿Puedes identificar y/o interpretar los términos del modelo (2.9)?

Probaremos que las soluciones de (2.9) que se inician en \mathbb{R}_+^3 son uniformemente acotadas.

Definamos una función definida positiva

$$W(t) = x(t) + y(t) + z(t).$$

Por definición, $W(t)$ es diferenciable en algún intervalo maximal $(0, t_b)$. Sea $\eta > 0$

una constante arbitraria. Tenemos

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} + \eta W(t) &= x(\eta + (1 - x)) + y(\eta - d_1 - h_1 y) + z(\eta - d_2 - h_2 z) \\ &\leq \frac{(\eta + 1)^2}{4} + \frac{(\eta - d_1)^2}{4h_1} + \frac{(\eta - d_2)^2}{4h_2}. \end{aligned}$$

Por lo tanto, podemos hallar una constante $M > 0$ tal que

$$\frac{dW}{dt} + \eta W(t) \leq M$$

para cada $t \in (0, t_b)$.

Sea $G(t, W) = M - \eta W$. Entonces G satisface alguna condición de Lipschitz en \mathbb{R}_+^3 . Claramente,

$$\frac{dW}{dt} \leq M - \eta W(t) = G(t, W(t))$$

para todo $t \in (0, t_b)$.

Para poder aplicar el teorema de comparación, consideremos el problema de Cauchy auxiliar

$$\frac{dU}{dt} = G(t, U) = M - \eta U, \quad U(0) = W(0) = W_0.$$

La solución de esta EDO es

$$U(t) = \frac{M}{\eta} (1 - e^{-\eta t}) + W_0 e^{-\eta t},$$

la cual es acotada en $(0, t_b)$. Por el teorema de comparación tenemos:

$$W(t) \leq U(t) = \frac{M}{\eta} (1 - e^{-\eta t}) + W_0 e^{-\eta t}, \quad \forall t \in (0, t_b).$$

Supongamos que $t_b < \infty$, entonces $\lim_{t \rightarrow t_b^-} W(t) \leq U(t_b) < \infty$. Esto contradice los teoremas sobre intervalos maximales de definición de una EDO. Por lo tanto $t_b = \infty$. Luego, $W(t)$ debe ser acotada para todo $t \geq 0$ y se tiene

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} W(t) \leq \frac{M}{\eta}.$$

Por lo tanto, la solución $(x(t), y(t), z(t))$ es uniformemente acotada en \mathbb{R}_+^3 .

Tarea: Ocupando el teorema de comparación, demuestre que $\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) < 1$, $\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) < \frac{a_1 - b_1 d_1}{b_1 h_1}$, y $\limsup_{t \rightarrow \infty} z(t) < \frac{a_2 - b_2 d_2}{b_2 h_2}$.

2.2.2. Método de la región atrapadora

Esta técnica consiste en demostrar la existencia de una **región atrapadora** para la dinámica de un sistema, es decir, una región compacta invariante para la evolución en tiempo positivo —i.e., las soluciones no “escapan” de la región— y que captura todas las órbitas en el espacio de fase. Esto implica el acotamiento de las soluciones y además señala la ubicación del conjunto límite de *todas* las soluciones para $t \rightarrow \infty$ —algo que también se da en el ejemplo anterior.

Por un lado, la idea general para probar que un subconjunto $R \subset \Omega$ del espacio de fase Ω es invariante para el sistema $\dot{x} = f(x)$, $x \in \Omega$, consiste en verificar que el campo de vectores asociado f nunca apunta hacia el exterior de R en la frontera ∂R . En efecto, si $\hat{n}(x)$ es un vector normal a ∂R en $x \in \partial R$ y que apunta *hacia el exterior de R* , entonces una condición necesaria y suficiente para que el vector $f(x)$ apunte hacia el interior de R es

$$\langle f(x), \hat{n}(x) \rangle < 0.$$

Además, si $\langle f(x), \hat{n}(x) \rangle = 0$, entonces $f(x)$ es tangente a ∂R en x . Por lo tanto, basta verificar que

$$\langle f(x), \hat{n}(x) \rangle \leq 0, \quad \forall x \in \partial R.$$

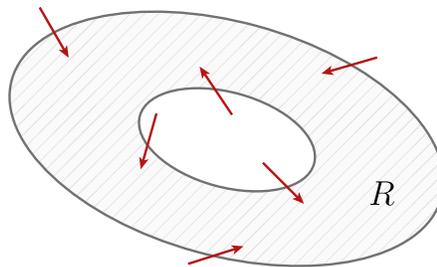


Figura 2.1: Una región atrapadora R .

Por otro lado, verificar que R además captura *todas* las órbitas de un sistema en tiempo positivo implica justamente eso: todas las curvas integrales del campo f eventualmente entran a la región R . La demostración dependerá del ejemplo específico que se esté tratando, pero muchas veces la idea involucra aplicar el teorema de Poincaré-Bendixson o hallar una función de Lyapunov apropiada.

Ejemplo 9 El sistema adimensionalizado

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x, y) = x(1 - \lambda x) - y \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}, \\ \frac{dy}{dt} = Q(x, y) = -\delta y - \mu y^2 + y \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}, \end{cases} \quad (2.10)$$

representa un modelo depredador-presa Lotka-Volterra con una respuesta funcional no-monotónica $P(x) = \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}$, donde $\alpha \geq 0$, $\delta > 0$, $\lambda > 0$, $\mu \geq 0$ y $\beta > -2\sqrt{\alpha}$ son parámetros.

Llamemos X al campo de vectores asociado a (2.10). Sea

$$R = \{(x, y) \mid x \geq 0, y \geq 0, x + y \leq p\},$$

donde $p > \frac{1}{\lambda} \left(\frac{1}{4\delta}(1 - \delta)^2 + 1 \right)$. Para cada p , consideremos el segmento de recta

$$L_p = \{(x, y) \mid x \geq 0, y \geq 0, x + y - p = 0\} \subset \partial R,$$

el cual posee vector normal $\vec{n} = (1, 1)$.

Probaremos que R es una región atrapadora para X . Dado que los ejes son invariantes bajo X , basta mostrar que, para todo p suficientemente grande, X apunta hacia el interior de R en L_p y, por ende, R es una región positivamente invariante y atrapadora. Luego, probaremos que

$$\langle X, \vec{n} \rangle = P(x, y) + Q(x, y) < 0, \quad \forall (x, y) \in L_p.$$

(Esta idea es equivalente a demostrar que la función

$$(x, y) \mapsto F_p(x, y) = x + y - p$$

es una función de Lyapunov, es decir, los valores de F_p decrecen a lo largo de las órbitas de X . De esta manera, las órbitas de X son transversales a las curvas de nivel de F_p y se mueven en dirección a R .)

A partir de (2.10), se tiene

$$\langle X, \vec{n} \rangle = x - \lambda x^2 - \delta y - \mu y^2.$$

Mostraremos que existe $p > 0$ tal que la función

$$f : L_p \rightarrow \mathbb{R}, \quad f(x, y) = x - \lambda x^2 - \delta y$$

es estrictamente negativa.

La frontera de L_p consiste de dos puntos $(0, p)$ y $(p, 0)$, donde $f(0, p) = -\delta p < 0$ y $f(p, 0) = p - \lambda p^2 < 0$ si $p > 1/\lambda$. Luego, f es negativa en la frontera de L_p . Esto implica lo siguiente: Si f cambia de signo en L_p , f posee un máximo global en el interior de L_p ; es decir, existe $(x^*, y^*) \in \text{int}L_p$ tal que

$$0 < f(x^*, y^*) = \sup_{(x,y) \in L_p} f(x, y).$$

De hecho, el máximo de f en L_p se alcanza en

$$x^* = \frac{1 + \delta}{2\lambda}, \quad y^* = p - \frac{1 + \delta}{2\lambda},$$

y

$$\begin{aligned} f(x^*, y^*) &= \frac{1 + \delta}{2\lambda} - \lambda \left(\frac{1 + \delta}{2\lambda} \right)^2 - \delta \left(p - \frac{1 + \delta}{2\lambda} \right) \\ &= \frac{1}{4\lambda} (1 - \delta)^2 + \frac{\delta}{\lambda} (1 - p\lambda), \end{aligned}$$

lo cual es negativo si

$$p > \frac{1}{\lambda} \left(\frac{1}{4\delta} (1 - \delta)^2 + 1 \right).$$

Por lo tanto, f no cambia de signo en L_p y $\langle X, \vec{n} \rangle < 0$ para todo $(x, y) \in L_p$. Esto completa la demostración.

Tarea: Encuentre una región atrapadora para

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x, y) = ax(1 - \lambda x) - y \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}, \\ \frac{dy}{dt} = Q(x, y) = -\delta y - \mu y^2 + cy \frac{mx}{\alpha x^2 + \beta x + 1}, \end{cases}$$

donde $a, c > 0$. Sugerencia: Considere rectas de la forma $b_1 x + b_2 y - p = 0$, con p suficientemente grande (por definir) y constantes $b_1, b_2 > 0$ (también por definir).

2.2.3. Compactificación de Poincaré

En esta sección presentamos otra alternativa geométrica que busca estudiar el comportamiento de las soluciones directamente en una vecindad del *infinito*. Para ello, primero necesitamos introducir un sistema de coordenadas que nos permita definir el sistema en el infinito mediante una compactificación, conocida como la *compactificación de Poincaré*.

Consideremos un punto ubicado en la esfera

$$\mathbb{S}^2 = \{(X, Y, Z) \in \mathbb{R}^3 : X^2 + Y^2 + Z^2 = 1\}.$$

La idea consiste en proyectar este punto en \mathbb{S}^2 mediante un rayo desde el centro de la esfera hacia el plano tangente a \mathbb{S}^2 en el polo norte $(0, 0, 1) \in \mathbb{S}^2$; ver figura 2.2. En este contexto, decimos que \mathbb{S}^2 es la *esfera de Poincaré*. Si denotamos las coordenadas en el plano tangente como (x, y) , sin pérdida de generalidad podemos asumir que el origen $(x, y) = (0, 0)$ corresponde al polo norte de \mathbb{S}^2 . En tal caso, el ecuador de \mathbb{S}^2 corresponde al infinito en el plano (x, y) .

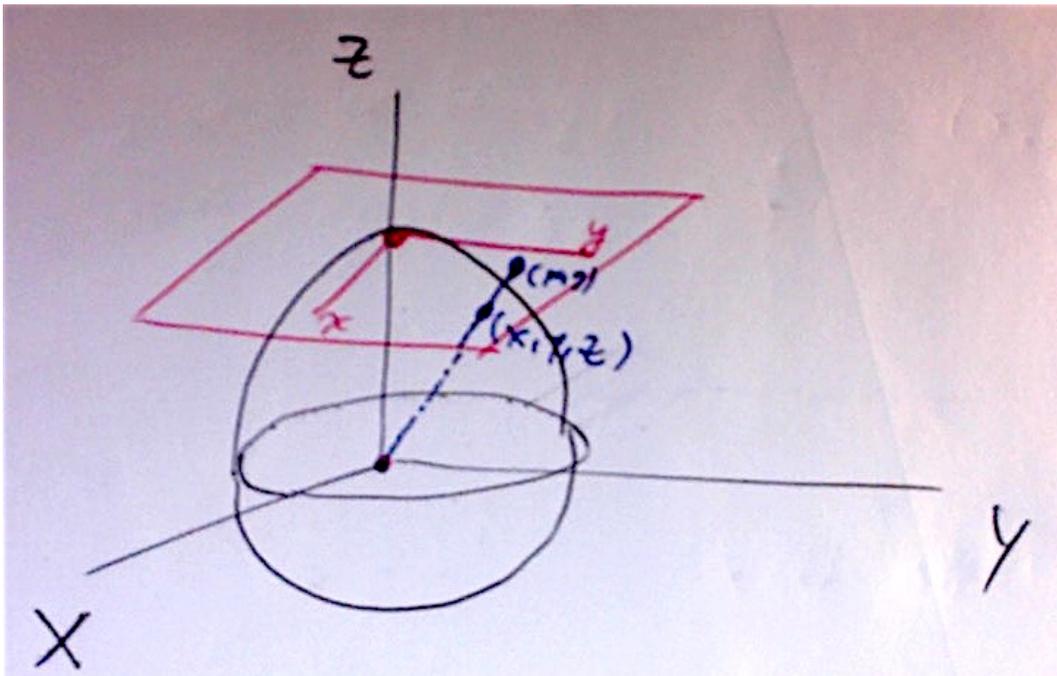


Figura 2.2: La esfera de Poincaré.

Para determinar la proyección de un punto $(X, Y, Z) \in \mathbb{S}^2$ en el plano (x, y) , por simetría podemos imaginar que el punto se halla en el plano (X, Z) como en la figura 2.3. Por simple semejanza de triángulos, obtenemos la relación

$$\frac{x}{1} = \frac{X}{Z}.$$

Análogamente, podemos obtener

$$y = \frac{Y}{Z}.$$

Similarmente, podemos obtener las ecuaciones para (X, Y, Z) en función de (x, y) como:

$$X = \frac{x}{\sqrt{1+x^2+y^2}}, \quad Y = \frac{y}{\sqrt{1+x^2+y^2}}, \quad Z = \frac{1}{\sqrt{1+x^2+y^2}}.$$

Estas ecuaciones definen una biyección entre los puntos (X, Y, Z) en la semiesfera positiva de \mathbb{S}^2 con $Z > 0$ y puntos en el plano (x, y) .

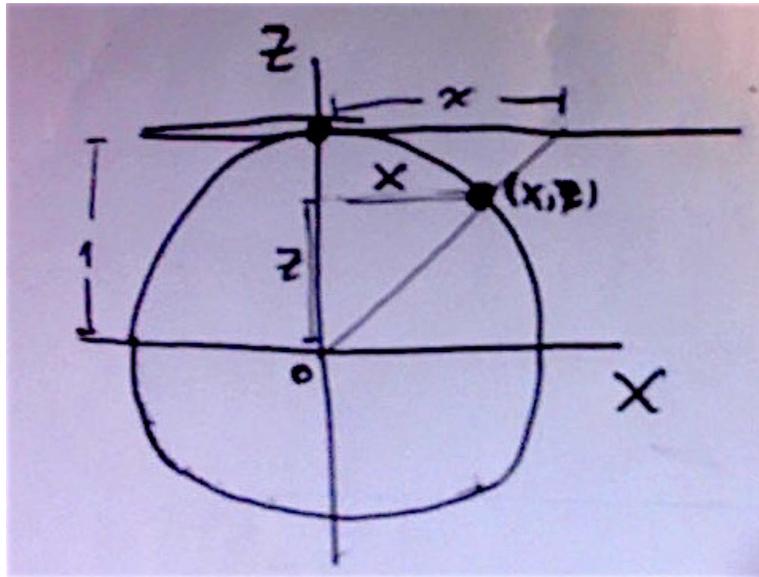


Figura 2.3: Determinando la proyección de un punto $(X, Y, Z) \in \mathbb{S}^2$ en el plano (x, y) por semejanza de triángulos.

A continuación, consideremos un sistema de EDOs en \mathbb{R}^2 de la forma general

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = Q(x, y), \end{cases} \quad (2.11)$$

donde P, Q son funciones polinomiales en $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$. Sea m el grado máximo de los términos en P y Q . Reescribiendo el sistema de ecuaciones como una forma diferencial se tiene:

$$Q(x, y)dx - P(x, y)dy = 0. \quad (2.12)$$

Consideremos la proyección de los puntos (x, y) sobre la esfera de Poincaré dada por

$$x = \frac{X}{Z}, \quad y = \frac{Y}{Z}.$$

Luego, por la regla de la cadena tenemos:

$$dx = \frac{ZdX - XdZ}{Z^2}, \quad dy = \frac{ZdY - YdZ}{Z^2}.$$

Entonces, (2.12) queda escrito como la siguiente forma diferencial en \mathbb{S}^2 :

$$Q(ZdX - XdZ) - P(ZdY - YdZ) = 0, \quad (2.13)$$

donde $P = P\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)$, $Q = Q\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)$. Para eliminar la variable Z de los denominadores en P y Q , podemos multiplicar por Z^m obteniendo $P^*(X, Y, Z) := Z^m P\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)$ y $Q^*(X, Y, Z) := Z^m Q\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)$ los cuales son polinomios en (X, Y, Z) . Sustituyendo en (2.13) y reordenando términos obtenemos

$$ZQ^*dX - ZP^*dY + (YP^* - XQ^*)dZ = 0. \quad (2.14)$$

La forma diferencial (2.14) se puede escribir como

$$\begin{vmatrix} dX & dY & dZ \\ X & Y & Z \\ P^* & Q^* & 0 \end{vmatrix} = 0,$$

y define un flujo en \mathbb{S}^2 . Cada curva solución definida por (2.14) en el hemisferio superior (o inferior) de (2.14) corresponde a una única curva solución de (2.11). En particular, estudiar el flujo de (2.14) en el ecuador de \mathbb{S}^2 es equivalente a estudiar en flujo de (2.11) en el infinito de \mathbb{R}^2 . El ecuador de \mathbb{S}^2 corresponde a $Z = 0$. En (2.14) el flujo en $Z = 0$ se reduce a:

$$(YP^* - XQ^*)dZ = 0.$$

En particular, los puntos de equilibrio deben satisfacer $YP^* - XQ^* = 0$. Expresemos esta condición en una forma más apropiada.

Supongamos que $P(x, y) = P_1(x, y) + \dots + P_m(x, y)$ y $Q(x, y) = Q_1(x, y) + \dots + Q_m(x, y)$, donde P_j, Q_j son polinomios homogéneos de grado j en (x, y) . Luego,

$$\begin{aligned} YP^* - XQ^* &= Z^m Y P_1\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) + \dots + Z^m Y P_m\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) \\ &\quad - Z^m X Q_1\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) - \dots - Z^m X Q_m\left(\frac{X}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) \\ &= Z^{m-1} Y P_1(X, Y) + \dots + Y P_m(X, Y) \\ &\quad - Z^{m-1} X Q_1(X, Y) - \dots - X Q_m(X, Y) \\ &= Y P_m(X, Y) - X Q_m(X, Y), \end{aligned}$$

al hacer $Z = 0$ en el último paso. Además, para $Z = 0$, la ecuación de \mathbb{S}^2 se reduce a $X^2 + Y^2 = 1$. Luego, en coordenadas polares, se tiene:

$$\sin \theta P_m(\cos \theta, \sin \theta) - \cos \theta Q_m(\cos \theta, \sin \theta) = 0.$$

En resumen, tenemos el siguiente teorema.

Teorema 2 *Los puntos de equilibrio de (2.11) en el infinito ocurren en puntos de la forma $(X, Y, 0)$ en el ecuador de \mathbb{S}^2 donde $X^2 + Y^2 = 1$ y*

$$XQ_m(X, Y) - YP_m(X, Y) = 0.$$

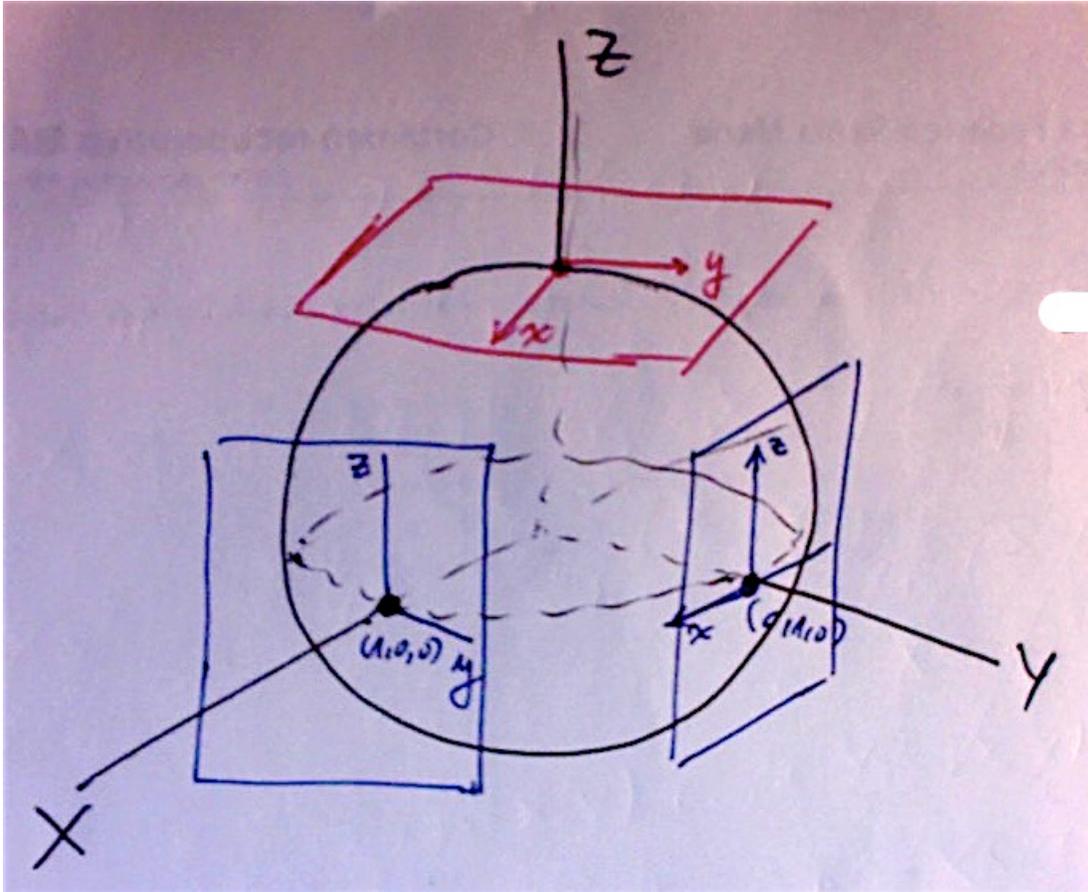


Figura 2.4: Proyecciones de la esfera de Poincaré hacia distintos planos tangentes.

Volvamos ahora al problema de estudiar el comportamiento de las soluciones en una vecindad del infinito. Para eso, debemos proyectar una vecindad de \mathbb{S}^2 a un plano tangente a \mathbb{S}^2 y definir el flujo (2.14) en dichas coordenadas. Tomemos como ejemplo la figura 2.4 y concentrémonos en el caso en que $x \geq 0$, $y \geq 0$. En primer lugar, proyectemos el hemisferio $X > 0$ al plano $X = 1$; notemos que al hacerlo, tendremos $dX = 0$. Sustituyendo en (2.14) tenemos:

$$-ZP^*(1, Y, Z)dY + (YP^*(1, Y, Z) - Q^*(1, Y, Z))dZ = 0$$

$$-ZZ^m P\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)dY + \left(YZ^m P\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) - Z^m Q\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right)\right)dZ = 0.$$

Esta forma diferencial es equivalente al flujo del sistema de EDOs

$$\begin{cases} \dot{Y} = Z^m Q\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right) - Y Z^m P\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right), \\ \dot{Z} = -Z^{m+1} P\left(\frac{1}{Z}, \frac{Y}{Z}\right). \end{cases} \quad (2.15)$$

Esta EDO está definida en el ecuador de \mathbb{S}^2 (i.e., en el infinito del plano de las coordenadas (x, y) originales de (2.11)), excepto en el punto $(0, 1, 0)$ (*¿Por qué?*).

Análogamente, proyectamos el hemisferio $Y > 0$ al plano $Y = 1$; notemos que al hacerlo, tendremos $dY = 0$. Sustituyendo en (2.14) obtenemos la EDO:

$$\begin{cases} \dot{X} = Z^m Q\left(\frac{X}{Z}, \frac{1}{Z}\right) - X Z^m P\left(\frac{X}{Z}, \frac{1}{Z}\right), \\ \dot{Z} = -Z^{m+1} Q\left(\frac{X}{Z}, \frac{1}{Z}\right), \end{cases} \quad (2.16)$$

el cual define un flujo en una vecindad del ecuador de \mathbb{S}^2 , excepto en el punto $(1, 0, 0)$.

De esta manera, el sistema (2.15) corresponde a la compactificación de (2.11) al tomar $x \rightarrow \infty$ y proyectar el hemisferio $X > 0$ de la esfera de Poincaré al plano $X = 1$. Similarmente, el sistema (2.16) corresponde a la compactificación de (2.11) al tomar $y \rightarrow \infty$ y proyectar el hemisferio $Y > 0$ de la esfera de Poincaré al plano $Y = 1$. Podemos resumir estos resultados y expresarlos en forma más sucinta de la siguiente forma:

Teorema 3 *Considere el cambio de variables*

$$x = \frac{1}{u}, \quad y = \frac{v}{u},$$

con $u \neq 0$. Entonces el sistema (2.11) es topológicamente equivalente a

$$\begin{cases} \dot{u} = -u^{m+1} P\left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u}\right), \\ \dot{v} = u^m Q\left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u}\right) - v u^m P\left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u}\right), \end{cases} \quad (2.17)$$

para $u > 0$. Más aún, el sistema (2.17) se puede extender en forma continua al eje $\{u = 0\}$, en donde los puntos de equilibrio de la forma $(0, v^*)$ corresponden a equilibrios de (2.11) para $x \rightarrow \infty$.

Similarmente, si definimos el cambio de coordenadas

$$x = \frac{u}{v}, \quad y = \frac{1}{v},$$

con $v \neq 0$, entonces (2.11) es topológicamente equivalente a

$$\begin{cases} \dot{u} = v^m P\left(\frac{u}{v}, \frac{1}{v}\right) - uv^m Q\left(\frac{u}{v}, \frac{1}{v}\right), \\ \dot{v} = -v^{m+1} P\left(\frac{u}{v}, \frac{1}{v}\right), \end{cases} \quad (2.18)$$

para $v > 0$. Más aún, el sistema (2.18) se puede extender en forma continua al eje $\{v = 0\}$, en donde los puntos de equilibrio de la forma $(u^*, 0)$ corresponden a equilibrios de (2.11) para $y \rightarrow \infty$.

Ejemplo 10 Consideremos de nuevo el modelo de depredación con doble efecto Allee en las presas:

$$\mathbf{X} : \begin{cases} \dot{x} = \frac{rx}{x+n} \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) - qxy, \\ \dot{y} = sxy - dy - cy^2. \end{cases} \quad (2.19)$$

Realizando el cambio de coordenadas y reescalamiento del tiempo

$$(x, y, t) \mapsto \left(kx, \frac{y}{q}, (x+n)t\right),$$

y el cambio de parámetros

$$(r, N, k, q, S, C, d, M) := \left(r, \frac{n}{k}, k, q, sk, \frac{c}{q}, d, \frac{m}{k}\right).$$

transformamos (2.19) en el sistema polinomial C^∞ -equivalente:

$$\mathbf{Y} : \begin{cases} \dot{x} = x [r(1-x)(x-M) - y(x+N)], \\ \dot{y} = y(x+N)(Sx - d - Cy). \end{cases} \quad (2.20)$$

con $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$. Estudiemos el acotamiento de sus soluciones mediante la compactificación de Poincaré. A modo de ilustración, en lugar de aplicar directamente el teorema 3, puede resultar informativo realizar paso a paso las transformaciones que llevan a obtener el sistema compactificado. Para estudiar las órbitas a medida que $x \rightarrow \infty$, primero ocupamos la transformación:

$$(x, y) \mapsto \left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u} \right), \quad u > 0, v \geq 0.$$

El sistema equivalente queda de la forma

$$\begin{cases} \dot{u} = \frac{1}{u^2} [r(u-1)(Mu-1) + v(Nu+1)]; \\ \dot{v} = \frac{v}{u^3} [r(u-1)(Mu-1) + (Nu+1)(S-du+v-Cv)]. \end{cases} \quad (2.21)$$

Dado que queremos estudiar $x \rightarrow \infty$ en (2.20), esto equivale a hacer $u \rightarrow 0$ en (2.21). Pero (2.21) no está bien definido para $u \rightarrow 0$. Para solucionar esto, hacemos el reescalamiento del tiempo $t \mapsto u^3 t$ y obtenemos el sistema

$$\mathbf{Y}_{uv} : \begin{cases} \dot{u} = u [r(u-1)(Mu-1) + v(Nu+1)]; \\ \dot{v} = v [r(u-1)(Mu-1) + (Nu+1)(S-du+v-Cv)]. \end{cases} \quad (2.22)$$

El nuevo sistema (2.22) es equivalente a (2.21) para $u > 0, v \geq 0$ y se puede extender continuamente hacia $u = 0$. De hecho, (2.22) corresponde a (2.17) con $P(x, y) = x[r(1-x)(x-M) - y(x+N)]$, $Q(x, y) = y(x+N)(Sx-d-Cy)$, y $m = 3$, al hacer la transformación

$$(x, y, t) \mapsto \left(\frac{1}{u}, \frac{v}{u}, u^3 t \right), \quad u > 0, v \geq 0$$

en el teorema 3.

Los equilibrios de (2.22) en $u = 0, v \geq 0$ son $\mathbf{0}_{uv} = (0, 0)$, y $q_C = (0, \frac{r+s}{C-1})$, si $C > 1$. Calculando las respectivas matrices jacobianas

$$D\mathbf{Y}_{uv}(\mathbf{0}_{uv}) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & r+s \end{pmatrix}, \quad D\mathbf{Y}_{uv}(q_C) = \begin{pmatrix} r + \frac{r+s}{C-1} & 0 \\ -\frac{(d+r+Mr+Nr)(r+s)}{C-1} & -(r+s) \end{pmatrix}.$$

y ocupando el Teorema de Hartman-Grobman concluimos que $\mathbf{0}_{uv}$ es un repulsor y q_C es un punto silla.

Similarmente, según el teorema 3, el estudio de (2.20) para $y \rightarrow \infty$ se puede realizar mediante el cambio de coordenadas

$$(x, y, t) \mapsto \left(\frac{u}{v}, \frac{1}{v}, v^3 t \right), \quad u \geq 0, v > 0.$$

el cual trasforma (2.20) en la forma (2.18).

Los retratos de fase (para $C \leq 1$ y $C > 1$) en la compactificación de (2.20) quedan como en la figura 2.5. Para toda condición inicial $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$, con $x_0 < \infty$, $y_0 < \infty$, el conjunto ω -límite de la órbita correspondiente no contiene puntos en el infinito. Concluimos que las soluciones de (2.20) —y, por ende, de (2.19)— son acotadas!

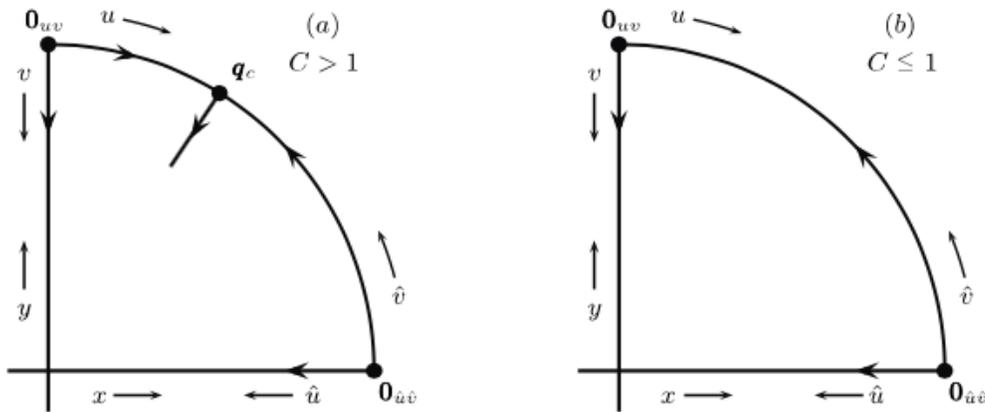


Figura 2.5: Retrato de fase de (2.20) en la compactificación del primer cuadrante.

Capítulo 3

Modelación de enfermedades infecciosas

La Epidemiología Matemática se ocupa de proponer modelos matemáticos para el estudio de enfermedades infecciosas, su dinámica natural y propagación. Uno de los objetivos de estos modelos es ayudarnos a entender cómo una enfermedad infecciosa se transmite entre la población, para que luego los expertos puedan proponer estrategias de control, contención y prevención, tales como campañas de vacunación, cuarentenas, distribución de medicamentos, etc.

Como en todo modelo matemático, siempre es útil realizar supuestos e idealizaciones de la realidad, de manera de obtener una representación abstracta que sea, a la vez, suficientemente realista y matemáticamente *tratable*. Los modelos epidemiológicos más simples consideran solamente la evolución de la población que es afectada por la enfermedad (los seres humanos, por ejemplo). Uno de los enfoques más utilizados es agrupar a esta población afectada en *compartimentos* que simbolizan las etapas de la enfermedad. (Si se necesita agregar mayor realismo o complejidad al modelo, también es posible incluir la evolución temporal de otros agentes involucrados, tales como bacterias, virus, especies transmisoras (vectores) usando enfoques de dinámica de poblaciones).

3.1. Modelo de Kermack-McKendrick o modelo SIR

El modelo de Kermack-McKendrick es una de las representaciones matemáticas más simples de describir las interacciones entre estas tres compartimentos de una enfermedad. A partir de él se pueden derivar muchas otras variantes más

sofisticadas y con distintos grados de complejidad. En este enfoque dividimos a la población en tres categorías: Susceptibles (S), Infectados (I), y Recuperados (R).

- **Susceptibles** (S). Son los individuos *sanos* de la población que pueden contraer la enfermedad.
- **Infectados** (I). También llamados *infecciosos*, son los individuos infectados por la enfermedad y que pueden transmitirla a los susceptibles.
- **Recuperados** (R). Es el grupo de los individuos que no están enfermos y que han adquirido inmunidad (total o temporal), es decir, no pueden volver a enfermarse. En esta categoría también pueden incluirse aquellos individuos que han muerto a causa de la enfermedad; por ello, a los integrantes de este compartimento también se les llama *removidos*.

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

Figura 3.1: Representación esquemática de interacción entre los compartimentos del modelo SIR (3.1).

Los principales supuestos para el modelo son los siguientes:

1. Un miembro promedio de la población hace contacto suficiente para transmitir la infección con otros βN individuos por unidad de tiempo, donde N representa el tamaño total de la población.
2. Los infectados abandonan el compartimento I a una tasa αI por unidad de tiempo.
3. No hay ingreso ni salida de individuos hacia/desde la población, excepto debido a la muerte por la enfermedad.

De acuerdo con el supuesto 1, dado que la probabilidad de que un contacto aleatorio de un infeccioso sea con un susceptible (quien luego puede transmitir

la infección), es S/N , entonces el número de nuevas infecciones por unidad de tiempo por individuo infeccioso es

$$(\beta N)(S/N),$$

dando una tasa de nuevas infecciones de

$$(\beta N)(S/N)I = \beta SI.$$

De esta manera, el modelo consiste de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias dado por:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta SI, \\ \frac{dI}{dt} = \beta SI - \alpha I, \\ \frac{dR}{dt} = \alpha I. \end{cases} \quad (3.1)$$

Aquí, cuando se produce un contacto entre los individuos Susceptibles con los Infeccionados, se producirá un “traspaso” de individuos de la categoría S a la I a una tasa $\beta > 0$. Además, el modelo asume que los Infeccionados son “removidos” (i.e., sanan o mueren) a una tasa $\alpha > 0$. Más aún, esta remoción induce una inmunidad total, es decir, los individuos removidos no reingresan al sistema como Susceptibles.

Al sumar a ambos lados de las tres ecuaciones de (3.1) se obtiene:

$$\frac{dS}{dt} + \frac{dI}{dt} + \frac{dR}{dt} = 0.$$

Es decir,

$$S(t) + I(t) + R(t) = N = \text{constante}.$$

Por lo tanto, en (3.1) el tamaño total de la población es constante. En particular, esto implica que podemos eliminar una variable del sistema (3.1), por ejemplo R , reduciendo el modelo a solo dos ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta SI, \\ \frac{dI}{dt} = \beta SI - \alpha I. \end{cases} \quad (3.2)$$

Notemos que el modelo tiene sentido solamente mientras $S(t)$ e $I(t)$ tomen valores no-negativos. Luego, ya sea que $S(t)$ o $I(t)$ lleguen a cero, consideraremos que el sistema “ha terminado”.

No podemos resolver este sistema analíticamente, pero podemos estudiar el comportamiento cualitativo de sus soluciones. En lugar de intentar obtener S o I como funciones de t , dividimos las dos ecuaciones de (3.2) y llegamos a:

$$\frac{I'}{S'} = \frac{dI}{dS} = \frac{(\beta S - \alpha)I}{-\beta SI} = -1 + \frac{\alpha}{\beta S}.$$

Integrando esta ecuación obtenemos las órbitas (o curvas integrales) en el plano de fase (S, I) :

$$I = -S + \frac{\alpha}{\beta} \ln(S) + c, \quad (3.3)$$

donde c es una constante de integración. Otra manera de describir las órbitas es definir la función

$$V(S, I) = S + I - \frac{\alpha}{\beta} \ln(S)$$

y notar que cada órbita es una curva dada implícitamente por la ecuación $V(S, I) = c$ para una elección de la constante c .

Para estudiar (3.1) o (3.2) debemos considerar condiciones iniciales para el sistema. Una opción útil es considerar un estado inicial donde la enfermedad se halla en una etapa temprana, es decir, $S(0) = S_0 > 0$, $I(0) = I_0 > 0$, $R(0) = 0$. Notemos que

$$\left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0} = I_0(rS_0 - a) = \begin{cases} > 0, & S_0 > \frac{a}{r}, \\ < 0, & S_0 < \frac{a}{r}. \end{cases}$$

El signo de $\left. \frac{dI}{dt} \right|_{t=0}$ nos indica si la enfermedad se propagará o no inicialmente. Diremos que ocurre una **epidemia** si el número de infectados aumenta por sobre la cantidad inicial I_0 , es decir, si $I(t) > I_0$ en algún instante de tiempo futuro $t > 0$. En particular, si $S_0 < \frac{\alpha}{\beta}$, dado que $\frac{dS}{dt} \leq 0$, entonces $S(t) < S_0$ y $\frac{dI}{dt} \leq 0$ para todo $t \geq 0$. Por lo tanto, en tal caso, $I(t) \rightarrow 0$ a medida que $t \rightarrow \infty$, y la infección decae. En resumen, la condición $S_0 < \frac{\alpha}{\beta}$ asegura que no habrá una

epidemia. Por otro lado, si $S_0 > \frac{\alpha}{\beta}$, inicialmente la variable I se incrementa hasta llegar a un valor máximo y luego decrece a cero. Más aún, partir de (3.3), sabemos que este máximo se alcanza cuando $S = \frac{\alpha}{\beta}$ y viene dado por

$$I_{max} = S_0 + I_0 - \rho + \rho \ln \left(\frac{\rho}{S_0} \right),$$

donde

$$\rho = \frac{\alpha}{\beta}.$$

En la figura 3.4 se muestran las trayectorias en el plano (S, I) para el modelo (3.2) dadas por (3.3). Las soluciones están determinadas por las condiciones iniciales $S(0) = S_0$ e $I(0) = I_0$. Si $R(0) = 0$ todas las trayectorias comienzan en la recta $S + I = N$ y permanecen dentro de la región triangular pues $0 < S + I < N$ para todo el tiempo.

El parámetro crítico $\rho = \frac{\alpha}{\beta}$ es llamado **tasa relativa de remoción**. Su recíproco $\sigma = \frac{\beta}{\alpha}$ es la **tasa de contacto de la infección**. Definimos la cantidad

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\beta}{\alpha} S_0$$

como el **Número Básico de Reproducción** de la infección. La cantidad \mathcal{R}_0 puede interpretarse como el número promedio de infecciones secundarias producidas por un solo individuo infectado primario en una población completamente susceptible. En otras palabras, \mathcal{R}_0 es una medida de cuántos contagios son producidos directamente por el “paciente cero” de la enfermedad. Si $\mathcal{R}_0 > 1$ (o equivalentemente $S_0 > \frac{\alpha}{\beta}$), entonces se produce más de una infección secundaria a partir del primer caso infectado, y por lo tanto, se genera la epidemia. En cambio, si $\mathcal{R}_0 < 1$ (o equivalentemente $S_0 < \frac{\alpha}{\beta}$), la epidemia es evitada.

En muchas situaciones de la vida real, lo que los matemáticos y epidemiólogos buscan es poder determinar una estimación de \mathcal{R}_0 , y estudiar cómo (a través de acciones humanas y políticas de salud) es posible variar el valor de \mathcal{R}_0 de manera de que se tenga $\mathcal{R}_0 < 1$. Por

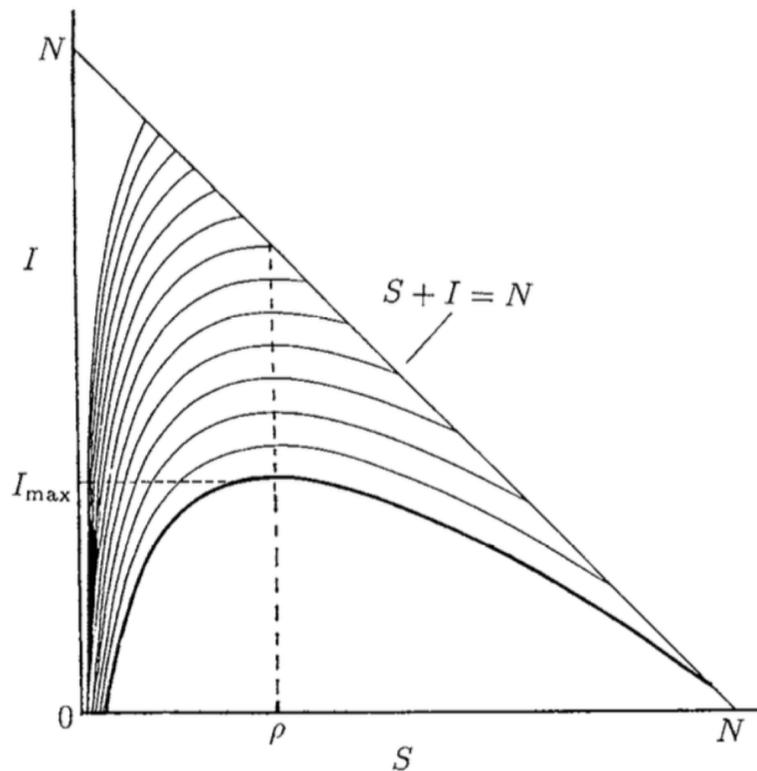


Figura 3.2: Soluciones típicas del modelo SIR (3.1). Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology*, 3rd. edition, Springer-Verlag, 2002.

ejemplo, en el modelo SIR (3.1), el número \mathcal{R}_0 puede disminuir si la tasa de contagio β es baja; esto se puede lograr mediante la implantación (y cumplimiento!) de una cuarentena o, en general, de cualquier medida que reduzca la probabilidad de que un individuo infectado esté en contacto con susceptibles. Otra forma de achicar el valor de \mathcal{R}_0 es aumentando el valor de la tasa de remoción α . Esto se puede lograr al desarrollar e implementar tratamientos más efectivos contra la enfermedad, establecer campañas masivas de vacunación, etc.

3.2. Otro modelo SIR más general

Incluso para un mismo modelo es posible obtener una expresión para \mathcal{R}_0 de distintas maneras, todas basadas en el objetivo de definir \mathcal{R}_0 como un *valor*

umbral. Por ejemplo, consideremos el siguiente modelo SIR en que la población posee una tasa de nacimiento $\Lambda > 0$ y una tasa de mortalidad $\mu > 0$:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dS}{dt} = \Lambda - \beta SI - \mu S, \\ \frac{dI}{dt} = \beta SI - \alpha I - \mu I, \\ \frac{dR}{dt} = f\alpha I - \mu R. \end{array} \right. \quad (3.4)$$

Aquí, los infectados se recuperan o mueren por causa de la enfermedad a una tasa α , mientras que f es la fracción de infectados que se recuperan y logran una inmunidad contra la reinfección.

Para analizar este modelo conviene reescribirlo en términos de $N = S + I + R$, la población total, obteniendo

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dS}{dt} = \Lambda - \beta SI - \mu S, \\ \frac{dI}{dt} = \beta SI - \alpha I - \mu I, \\ \frac{dN}{dt} = \Lambda - (1 - f)\alpha I - \mu N. \end{array} \right. \quad (3.5)$$

En (3.5), si $f = 1$ la ecuación para N se desacopla obteniendo:

$$N' = \Lambda - \mu N.$$

Esta EDO posee un estado de equilibrio en $K := \Lambda/\mu$. Dado que $dN'/dN = -\mu < 0$, entonces K es un equilibrio estable y la población total se acerca al límite K . Decimos que K es la *capacidad de carga* de la población. Si $f < 1$, el tamaño total de la población no es constante y K representa un tamaño poblacional máximo posible.

Si la tasa de nacimiento $\Lambda(N)$ es una función del tamaño poblacional total, entonces en ausencia de enfermedad N satisface la ecuación diferencial

$$N' = \Lambda(N) - \mu N.$$

La *capacidad de carga* del tamaño poblacional es el tamaño poblacional límite K que satisfaga

$$\Lambda(K) = \mu K, \quad \Lambda'(K) < \mu.$$

Es decir, K corresponde a un valor de equilibrio asintóticamente estable para $N = N(t)$.

3.2.1. Estimando \mathcal{R}_0

A continuación analizaremos el modelo (3.4) cualitativamente con herramientas de sistemas dinámicos.

En primer lugar, notemos que el sistema (3.4) es un modelo bien planteado. Para ello, podemos mirar el sistema equivalente (3.5) y considerar condiciones iniciales $S_0 \geq 0, I_0 \geq 0, 0 \leq N_0 \leq K$. A continuación, analizaremos las propiedades del campo de vectores que define (3.5) en la frontera de la región biológicamente realista $S \geq 0, I \geq 0, 0 \leq N \leq K$. Dado que $S' \geq 0$ si $S = 0$ e $I' = 0$ si $I = 0$, tenemos $S \geq 0, I \geq 0$ para todo $t \geq 0$ por unicidad de soluciones de (3.5). Por otro lado, dado que $N' \leq 0$ si $N = K$, tenemos $N \leq K$ para $t \geq 0$. Luego, la solución siempre permanece en la región biológicamente realista $S \geq 0, I \geq 0, 0 \leq N \leq K$ si comienza en esta región.

Volvamos a las variables (S, I, R) del modelo original (3.4). Nuestro enfoque será identificar puntos de equilibrio y luego determinar la estabilidad asintótica de cada uno de ellos. Estabilidad asintótica de un equilibrio significa que una solución comenzando suicientemente cerca del equilibrio permanece cerca del equilibrio y se acerca a él a medida que $t \rightarrow \infty$; mientras que inestabilidad significa que existen soluciones que empiezan arbitrariamente cerca del equilibrio pero que se alejan de él.

Aún cuando podemos hacer el análisis considerando solamente las variables (S, I) (por estar estas ecuaciones desacopladas de la correspondiente a R), para efectos pedagógicos es conveniente tomar en cuenta el sistema completo. En (3.4) existe un punto de equilibrio libre de enfermedad dado por $I = 0, R = 0, S = \frac{\Lambda}{\mu}$ si $f = 1$. Estudiemos bajo qué condiciones este equilibrio es estable, o bien, pierde

estabilidad. La matriz jacobiana de (3.4) viene dada por

$$J(S, I, R) = \begin{pmatrix} -\beta I - \mu & -\beta S & 0 \\ \beta I & \beta S - \alpha - \mu & 0 \\ 0 & \alpha & -\mu \end{pmatrix}.$$

Al evaluar esta matriz en el equilibrio libre de enfermedad obtenemos

$$J(\Lambda/\mu, 0, 0) = \begin{pmatrix} -\mu & -\beta\Lambda/\mu & 0 \\ 0 & \beta\Lambda/\mu - \alpha - \mu & 0 \\ 0 & \alpha & -\mu \end{pmatrix}.$$

El polinomio característico de la matriz $J(\Lambda/\mu, 0, 0)$ es

$$\det(J - \lambda I) = (\mu + \lambda)^2 \left(\frac{\beta\Lambda}{\mu} - \alpha - \mu - \lambda \right),$$

con valores propios $\lambda_{1,2} = -\mu < 0$, $\lambda_3 = \frac{\beta\Lambda}{\mu} - \alpha - \mu$. Por lo tanto, el punto $(\Lambda/\mu, 0, 0)$ es localmente asintóticamente estable (o atractor) si y solo si

$$\lambda_3 = \frac{\beta\Lambda}{\mu} - \alpha - \mu < 0. \quad (3.6)$$

Si $\lambda_3 < 0$, todas las soluciones que estén cercanas a $(\Lambda/\mu, 0, 0)$ (por ejemplo, con $I(0) > 0$) tenderán a converger a este equilibrio libre de enfermedad. Por otro lado, si $\lambda_3 > 0$, el equilibrio $(\Lambda/\mu, 0, 0)$ es inestable y se generará un brote de la infección. Recordando que habíamos definido $K = \Lambda/\mu$, la desigualdad (3.6) también se puede expresar en forma equivalente como

$$\frac{\beta K}{\alpha + \mu} < 1.$$

Por lo tanto, podemos definir \mathcal{R}_0 como el parámetro umbral

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\beta K}{\alpha + \mu}, \quad (3.7)$$

mediante la equivalencia $\lambda_3 < 0 \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 < 1$ (y, por lo tanto, $\lambda_3 > 0 \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 > 1$). Es decir, el punto de equilibrio libre de enfermedad es asintóticamente estable si

y solo si $\mathcal{R}_0 < 1$, lo cual nos da un umbral de existencia para la epidemia. Esto tiene bastante sentido: si el equilibrio libre de enfermedad es asintóticamente estable, cualquier pequeña perturbación desde ese estado decae a cero en el tiempo. Equivalentemente, la aparición de un primer infectado (o “paciente cero”) en una población originalmente libre de enfermedad no producirá una propagación de la misma en el tiempo.

Otra manera de obtener el valor de \mathcal{R}_0 en el modelo (3.4) es preguntándonos por condiciones para la existencia de un equilibrio endémico. Es decir, buscamos un punto de equilibrio con coordenadas $S^* > 0$, $I^* > 0$, $R^* > 0$. Un equilibrio de (3.4) con estas características viene dado por

$$(S^*, I^*, R^*) = \left(\frac{\alpha + \mu}{\beta}, \frac{\Lambda}{\alpha + \mu} - \frac{\mu}{\beta}, \frac{\alpha\Lambda}{\mu(\alpha + \mu)} - \frac{\alpha}{\beta} \right).$$

Este equilibrio tendrá todas sus coordenadas positivas si y solo si

$$I^* = \frac{\Lambda}{\alpha + \mu} - \frac{\mu}{\beta} > 0,$$

lo cual es equivalente a

$$\frac{\beta\Lambda}{\mu(\alpha + \mu)} = \frac{\beta K}{\alpha + \mu} > 1.$$

De esta manera podemos definir \mathcal{R}_0 nuevamente como (3.7). En general, en modelos que sean más complicados, estos dos enfoques para hallar \mathcal{R}_0 pueden dar valores de \mathcal{R}_0 que no coincidan entre sí.

3.2.2. Inmunidad de rebaño y la importancia de las vacunas

Para prevenir que una enfermedad se vuelva endémica, es necesario reducir el número básico de reproducción \mathcal{R}_0 por debajo de uno. A veces esto se puede lograr mediante la inmunización gracias a un esquema de vacunación. Si una fracción p de los nuevos miembros Λ recién nacidos (o ingresados) a una población por unidad de tiempo es inmunizada exitosamente, el efecto es reducir el número de susceptibles. Si es posible alcanzar $\mathcal{R}_0 < 1$ con un programa de vacunación, la enfermedad se extinguirá, a pesar de que permanezcan individuos susceptibles. Esto se conoce como *inmunidad de rebaño*. Efectivamente, si se vacuna a una

fracción p de nuevos “ingresos” a la población, el efecto es remplazar la capacidad de carga K por $K(1 - p)$, y luego reducir el número básico de reproducción a $\mathcal{R}_0(1 - p)$. Si imponemos el requerimiento $\mathcal{R}_0(1 - p) < 1$ nos da $1 - p < 1/\mathcal{R}_0$, o equivalentemente,

$$p > 1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0}.$$

Esto nos da una estimación de la cantidad mínima de individuos que deben ser vacunados de manera de lograr la inmunidad de rebaño y tal que la enfermedad no se pueda volver endémica.

3.3. Otros modelos compartimentales

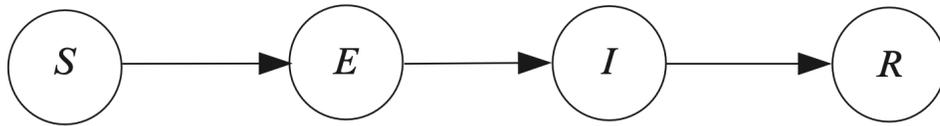


Figura 3.3: Diagrama de flujo de modelo compartimental con etapa de incubación (E).

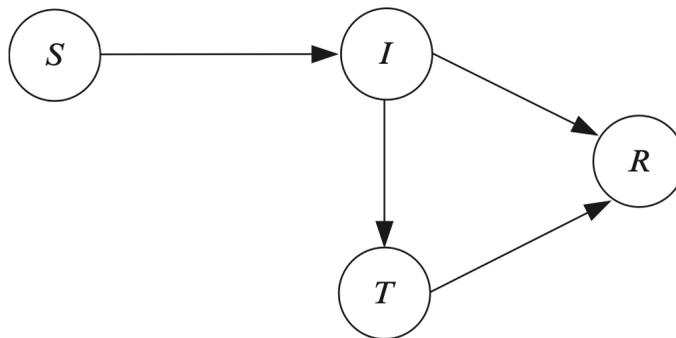


Figura 3.4: Diagrama de flujo de modelo compartimental con etapa de tratamiento (T).

Existen otras muchas variantes de los modelos SIR. Estos modelos más complejos pueden incluir una etapa (o compartimento) de incubación de la enfermedad,

subdividir a los infectados I en distintas subetapas de la enfermedad, agregar estados de latencia, inmunidad (total o temporal), incluir políticas de vacunación, cuarentenas, incorporar estructura de edad de la población, dispersión espacial, etc. Diferentes enfermedades requieren diferentes categorías para sus compartimentos.

3.4. Matriz de la próxima generación

Hasta este punto hemos calculado el número básico de reproducción al seguir los casos secundarios causados por un solo infectado introducido en una población. Sin embargo, si hay subpoblaciones con diferentes susceptibilidades a la infección (por ejemplo, al introducir una vacunación), es necesario seguir las infecciones secundarias en las subpoblaciones separadamente; y el enfoque usado hasta ahora no nos dará el número básico de reproducción. Por ello, es necesario adoptar un enfoque más general al significado del número de reproducción, y esto se logra con la llamada **matriz de la próxima generación**, y que denotaremos como \mathbf{K} . La idea general es que debemos calcular la matriz cuya entrada (i, j) es el número de infecciones secundarias causadas en el compartimento i por un individuo en el compartimento j . La matriz de la próxima generación fue introducida en [7] en 1990, en donde se propuso definir \mathcal{R}_0 como el valor propio dominante (o radio espectral ρ) de \mathbf{K} . Es decir,

$$\mathcal{R}_0 := \rho(\mathbf{K}) = \max(|\lambda_i|),$$

donde $\{\lambda_i\}$ son los valores propios de \mathbf{K} . Sin embargo, en muchas ocasiones resulta conveniente determinar \mathcal{R}_0 basados en el valor propio dominante de una “versión alternativa” de \mathbf{K} que denotaremos \mathbf{K}_L , y para la cual se cumple que $\rho(\mathbf{K}_L) = \rho(\mathbf{K})$.

3.4.1. Construcción de la matriz de la próxima generación

En un modelo de transmisión de enfermedad, ordenamos los individuos en compartimentos basados en una única variable de estado discreta. Un compartimento se dice *compartimento de enfermedad* si los individuos allí están infectados.

Notemos que este uso del término “enfermedad” es más amplio que la definición clínica e incluye etapas de infección como períodos de incubación en donde el individuo no presenta síntomas y no es necesariamente contagioso.

Supongamos que hay n compartimentos de enfermedad y m compartimentos que no son de enfermedad, y sean $x \in \mathbb{R}^n$, $y \in \mathbb{R}^m$ las subpoblaciones en cada uno de estos compartimentos. Además, denotamos por T_i a la tasa a la cual las infecciones secundarias incrementan el i -ésimo compartimento de enfermedad, y sea S_i la tasa a la cual decrece el i -ésimo compartimento de enfermedad por causa de la progresión de la enfermedad, muerte y recuperación. Entonces el modelo compartimental se puede escribir en la forma:

$$\begin{cases} x'_i = T_i(x, y) - S_i(x, y), & i = 1, \dots, n, \\ y'_j = g_j(x, y), & j = 1, \dots, m. \end{cases} \quad (3.8)$$

En palabras simples, los términos T_i corresponden a *transmisiones* y los S_i corresponden a *transiciones* entre estados de la enfermedad. Luego todos los eventos epidemiológicos que llevan a nuevas infecciones (i.e., aparición de *nuevos* individuos infectados) son incorporados en el modelo via T_i , y todos los otros eventos via S_i . Esta descomposición de la dinámica en T y S , y la designación de compartimentos como infectados o no-infectados puede no ser única; diferentes descomposiciones corresponden a diferentes interpretaciones epidemiológicas del modelo.

A continuación explicaremos cómo determinar \mathcal{R}_0 a partir de esta descomposición (3.8) de la dinámica. La derivación del número básico de reproducción se basa en la linealización de (3.8) alrededor de un punto de equilibrio libre de enfermedad. Para un modelo epidemiológico con una recta de equilibrios (como en el modelo SIR) lo usual es ocupar un equilibrio donde todos los miembros de la población sean susceptibles. Los supuestos principales son los siguientes:

- $T_i(0, y) = 0$ y $S_i(0, y) = 0$, para todo $y \geq 0$, y $i = 1, \dots, n$.
- El término libre de enfermedad $y' = g(0, y)$ posee un equilibrio aislado $y^* \in \mathbb{R}_+^m$ que es asintóticamente estable. A este punto lo llamamos el equilibrio libre de enfermedad.

El primer supuesto implica que el hiperplano libre de enfermedad $\{(x, y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m : x = 0\}$ es invariante. Es decir, las órbitas del subsistema $y' =$

$g(0, y)$ están completamente contenidas en este hiperplano. El segundo supuesto asegura que el equilibrio libre de enfermedad y^* de $y' = g(0, y)$ corresponde también a un equilibrio $(0, y^*)$ del sistema completo (3.8). Aunque en algunos modelos epidemiológicos puede que el equilibrio libre de enfermedad no sea único, es suficiente determinar uno con todos los miembros de la población en el estado susceptible.

A continuación asumimos:

- $T_i(x, y) \geq 0$, para todo $(x, y) \in \mathbb{R}_+^n \times \mathbb{R}_+^m$ no-negativos, y $i = 1, \dots, n$.
- $S_i(x, y) \leq 0$, siempre que $x_i = 0$, para $i = 1, \dots, n$.
- $\sum_{i=1}^n S_i(x, y) \geq 0$, para todo (x, y) no-negativos.

Las razones para estos supuestos es que la función T representa nuevas infecciones y no puede ser negativa; cada componente S_i representa un flujo neto exterior desde el compartimento i y debe ser negativo (solo flujo hacia adentro) siempre que el compartimento esté vacío; y la suma $\sum_{i=1}^n S_i(x, y)$ representa el flujo exterior total desde todos los compartimentos infectados. Los términos en el modelo que lleven a incrementos en $\sum_{i=1}^n x_i$ se asumen que representan infecciones secundarias y, por lo tanto, pertenecen a T .

Supongamos que introducimos una sola persona infectada a una población originalmente libre de enfermedad. La habilidad de la enfermedad para propagarse por la población viene dada por la (in)estabilidad del equilibrio libre de enfermedad $(0, y^*)$ de (3.8). Es fácil ver que el supuesto $T_i(0, y) = 0$, $S_i(0, y) = 0$ implica

$$\frac{\partial T_i}{\partial y_j}(0, y^*) = \frac{\partial S_i}{\partial y_j}(0, y^*) = 0$$

para todo par (i, j) . Esto implica que la linealización para los compartimentos de enfermedad x están desacoplados del resto de las ecuaciones y podemos escribir

$$x' = (\mathbf{T} - \mathbf{S})x, \tag{3.9}$$

donde \mathbf{T} y \mathbf{S} son las matrices $n \times n$ con entradas

$$T_{ij} = \frac{\partial T_i}{\partial x_j}(0, y^*), \quad S_{ij} = \frac{\partial S_i}{\partial x_j}(0, y^*).$$

Debido al supuesto de que el hiperplano $\{(0, y)\}$ es invariante, y si y^* es un equilibrio asintóticamente estable *hiperbólico* de $y' = g(0, y)$, entonces la estabilidad lineal de $(0, y^*)$ en el sistema completo (3.8) queda completamente determinada por la estabilidad lineal de la matriz $\mathbf{T} - \mathbf{S}$ en (3.9).

El número de infecciones secundarias producidas por un solo individuo se puede expresar como el producto de la duración esperada del periodo infeccioso y la tasa a la cual ocurren las infecciones secundarias. Para el modelo general (3.8) con n compartimentos de enfermedad, calculamos el número de infecciones secundarias por cada compartimento a partir de un “paciente cero” hipotético. Consideremos el problema (3.9) con $T_i = 0$ para todo $i = 1, \dots, n$ (i.e., no hay infecciones secundarias) y condición inicial x_0 no-negativa representando un paciente cero infectado introducido en $t = 0$. Esto es, nos interesa el problema

$$x' = -\mathbf{S}x, \quad x(0) = x_0. \quad (3.10)$$

Sea $\phi(t, x_0)$ la solución de (3.10). La solución $\phi(t, x_0)$ muestra la trayectoria del paciente cero a través de los compartimentos de la enfermedad desde la etapa inicial de exposición hasta la muerte o recuperación. En efecto, la i -ésima componente de $\phi(t, x_0)$ se puede interpretar como la probabilidad de que el paciente cero (introducido en $t = 0$) esté en la etapa i de la enfermedad en el instante $t > 0$. Luego, el tiempo esperado que el paciente cero pasa “recorriendo” todas las etapas de la enfermedad viene dado por

$$\int_0^{\infty} \phi(t, x_0) dt.$$

De la teoría de ecuaciones diferenciales lineales, se sabe que la solución de (3.10) es

$$\phi(t, x_0) = e^{-\mathbf{S}t} x_0,$$

donde la exponencial de una matriz se define a partir de la serie de Taylor

$$e^A = I + A + \frac{A^2}{2} + \frac{A^3}{3!} + \dots + \frac{A^k}{k!} + \dots,$$

la cual converge para todo t . Luego,

$$\int_0^{\infty} \phi(t, x_0) dt = \mathbf{S}^{-1} x_0,$$

y la entrada (i, j) de la matriz \mathbf{S}^{-1} se puede interpretar como el tiempo esperado que un individuo introducido inicialmente en el compartimento i pasa en el compartimento j . (La evolución de la enfermedad hasta la muerte, o bien, hasta la inmunidad garantiza que \mathbf{S} es invertible).

La entrada (i, j) de la matriz \mathbf{T} es la tasa a la cual se producen infecciones secundarias en el compartimento i por un paciente cero en el compartimento j . Luego, el número de infecciones secundarias producidas por el paciente cero está dado por

$$\int_0^{\infty} \mathbf{T}e^{-\mathbf{S}t}x_0 dt = \mathbf{TS}^{-1}x_0.$$

La matriz $\mathbf{K}_L = \mathbf{TS}^{-1}$ se conoce como **matriz de la próxima generación con dominio grande** para el sistema en el equilibrio libre de enfermedad. La entrada (i, j) de \mathbf{K}_L es el número esperado de infecciones secundarias en el compartimento i producidas a lo largo de toda su vida infectada por un individuo inicialmente en el compartimento j , asumiendo, por supuesto, que el ambiente experimentado por el individuo permanece homogéneo por la duración de su infección.

Aún cuando la matriz \mathbf{K}_L no es, en rigor, igual a la matriz \mathbf{K} definida originalmente en [7], igualmente es muy útil, pues se puede obtener de manera sencilla a partir de la descomposición de la dinámica en \mathbf{T} y \mathbf{S} . Más aún, se puede demostrar que $\mathcal{R}_0 = \rho(\mathbf{K}) = \rho(\mathbf{K}_L)$, es decir, es decir, ambas matrices poseen el mismo radio espectral. Luego,

$$\mathcal{R}_0 = \rho(\mathbf{TS}^{-1}).$$

Además, se puede demostrar el siguiente teorema.

Teorema 4 *El equilibrio $(0, y^*)$ libre de enfermedad del modelo (3.8) es localmente asintóticamente estable si $\mathcal{R}_0 < 1$, e inestable si $\mathcal{R}_0 > 1$.*

Ejemplo 11 (Un modelo *SEI* con dos categorías de incubación)

Consideremos un sistema con los siguientes estados: S susceptible; E_1 infectado en estado de incubación de categoría 1; E_2 infectado en estado de incubación de categoría 2; I infeccioso; y R recuperado/removido/inmune. Como es usual, las letras para los estados indican el tamaño de la subpoblación en ese estado. La idea detrás de este sistema puede ser que las categorías 1 y 2 representan individuos que, una vez infectados, progresan hacia el estado infeccioso a tasas diferentes.

Para este modelo, asumimos que el rasgo que causa esta diferencia en la progresión de la enfermedad no se manifiesta como una diferencia en la susceptibilidad, así que solo hay un estado S . Suponemos que hay una proporción fija entre las dos categorías de incubación: $p : (1 - p)$; luego, los susceptibles entran a los estados E_1 y E_2 en esa razón fija luego de estar expuestos a la infección. Sea β la tasa de transmisión, μ las tasas de nacimiento y muerte per cápita, ν_1 y ν_2 las tasas de salida de los respectivos estados de incubación, y γ la tasa de salida del estado infeccioso. Las ecuaciones son

$$S' = \mu N - \beta \frac{SI}{N} - \mu S, \quad (3.11a)$$

$$E_1' = p\beta \frac{SI}{N} - (\nu_1 + \mu)E_1, \quad (3.11b)$$

$$E_2' = (1 - p)\beta \frac{SI}{N} - (\nu_2 + \mu)E_2, \quad (3.11c)$$

$$I' = \nu_1 E_1 + \nu_2 E_2 - (\gamma + \mu)I, \quad (3.11d)$$

$$R' = \gamma I - \mu R, \quad (3.11e)$$

con $N = S + E_1 + E_2 + I + R$. Este sistema tiene tres estados de enfermedad, E_1 , E_2 e I ; y dos estados sin enfermedad, S y R . Aunque hay 5 estados en el modelo, el sistema es 4-dimensional pues el tamaño de la población total N es constante. En el equilibrio libre de enfermedad tenemos $E_1 = E_2 = I = R = 0$. Luego, $S = N$.

En lugar de reescribir inmediatamente (3.11) en la forma general (3.8), podemos directamente calcular la linealización de los términos de enfermedad (3.11b)-(3.11d) en el equilibrio libre de enfermedad $(N, 0, 0, 0, 0)$ y obtener la descomposición (3.9). Luego, al linealizar (3.11b)-(3.11d) en el equilibrio libre de enfermedad obtenemos

$$E_1' = p\beta I - (\nu_1 + \mu)E_1, \quad (3.12a)$$

$$E_2' = (1 - p)\beta I - (\nu_2 + \mu)E_2, \quad (3.12b)$$

$$I' = \nu_1 E_1 + \nu_2 E_2 - (\gamma + \mu)I, \quad (3.12c)$$

el cual solo describe la producción de nuevos infectados y cambios en los estados de individuos ya infectados.

Denotemos $x = (E_1, E_2, I)^t$. Ahora queremos escribir el sistema linealizado (3.12) en la forma (3.9), esto es,

$$x' = (\mathbf{T} - \mathbf{S})x.$$

Las matrices \mathbf{T} y \mathbf{S} se pueden obtener de (3.12) al separar los eventos de transmisión de los demás eventos. Si nos referimos a los estados de infectados con índices $i, j = 1, 2, 3$, entonces la entrada T_{ij} es la tasa a la cual los individuos en el estado infectado j dan lugar a individuos en el estado infectado i en el subsistema linealizado. Así, $T_{ij} = 0$ siempre que un individuo en el estado j no produzca ningún caso en el estado i inmediatamente después del contacto que produjo la infección. Con respecto al subsistema linealizado (3.12) obtenemos

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & p\beta \\ 0 & 0 & (1-p)\beta \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

y por lo tanto,

$$\mathbf{S} = - \begin{pmatrix} (\nu_1 + \mu) & 0 & 0 \\ 0 & (\nu_2 + \mu) & 0 \\ -\nu_1 & -\nu_2 & (\gamma + \mu) \end{pmatrix}.$$

Luego, la matriz de la próxima generación con dominio grande \mathbf{K}_L es tridimensional y viene dada por

$$\begin{aligned} \mathbf{K}_L = \mathbf{TS}^{-1} &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & p\beta \\ 0 & 0 & (1-p)\beta \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \frac{1}{\nu_1 + \mu} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{\nu_2 + \mu} & 0 \\ \frac{\nu_1}{(\nu_1 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{\nu_2}{(\nu_2 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{1}{\gamma + \mu} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \frac{p\beta\nu_1}{(\nu_1 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{p\beta\nu_2}{(\nu_2 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{p\beta}{\gamma + \mu} \\ \frac{(1-p)\beta\nu_1}{(\nu_1 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{(1-p)\beta\nu_2}{(\nu_2 + \mu)(\gamma + \mu)} & \frac{(1-p)\beta}{\gamma + \mu} \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Con esto, obtenemos \mathcal{R}_0 como el radio espectral $\rho(\mathbf{K}_L)$ de \mathbf{K}_L . En este caso, el valor propio dominante de \mathbf{K}_L es real (y, por tanto, coincide con $\rho(\mathbf{K}_L)$) y viene dado por

$$\mathcal{R}_0 = \left(\frac{p\nu_1}{\nu_1 + \mu} + \frac{(1-p)\nu_2}{\nu_2 + \mu} \right) \frac{\beta}{\gamma + \mu}.$$

Conociendo el valor de \mathcal{R}_0 , ¿puedes pensar en estrategias o políticas de salud que se podrían implementar de manera de impedir la propagación de esta enfermedad?

3.4.2. Limitaciones del cálculo de \mathcal{R}_0

El método de la matriz de la próxima generación (NGM por sus siglas en inglés) es uno de los más comunes para calcular \mathcal{R}_0 . Esta técnica ha probado ser muy versátil y lo suficientemente general para ser aplicada en diferentes modelos en una variedad de enfermedades. Sin embargo, la validez del método es la misma que la de un teorema matemático formal: primero es necesario verificar que se cumplen todas las hipótesis y suposiciones sobre las que se construyó. También hay disponibles otras técnicas más generales que (al igual que el método NGM) se basan en la linealización de las ecuaciones del modelo en torno a un *punto de equilibrio libre de enfermedad* y el análisis de su estabilidad asintótica.

Los principales supuestos técnicos para el método NGM y una amplia familia de otras técnicas son los siguientes:

- (C1) El hiperplano libre de enfermedad es invariante. Es decir, para cada condición inicial ubicada en este hiperplano, su solución queda confinada en él a medida que avanza el tiempo.
- (C2) El hiperplano libre de enfermedad contiene un equilibrio libre de enfermedad que también corresponde a un equilibrio del sistema completo.

Si la condición (C1) no se cumple en algún punto, esto automáticamente implica que el modelo no tiene un equilibrio libre de enfermedad y la condición (C2) también es violada. En particular, no es posible encontrar \mathcal{R}_0 en base a la estabilidad de dicho punto (inexistente) ni aplicar el método NGM para determinar \mathcal{R}_0 . Tal es el escenario, por ejemplo, en modelos epidemiológicos que incluyen un

ingreso de individuos infecciosos al sistema desde el exterior. Si bien una versión de \mathcal{R}_0 todavía se puede encontrar “en el límite” cuando no hay inmigración de personas infectadas, este pierde validez al momento en que comienza la entrada de inmigrantes al sistema.

Ejemplo 12 Considere el siguiente modelo de transmisión de COVID-19 con vacunación y entrada de individuos infectados a una población dado en la figura 3.5. La población total $N(t)$ está subdividida en varias etapas epidemiológicas dependiendo del estado de salud de los individuos: susceptibles $S(t)$, vacunados $V(t)$, expuestos $E(t)$, asintomáticos $A(t)$, infectados sintomáticos $I(t)$, y recuperados $R(t)$.

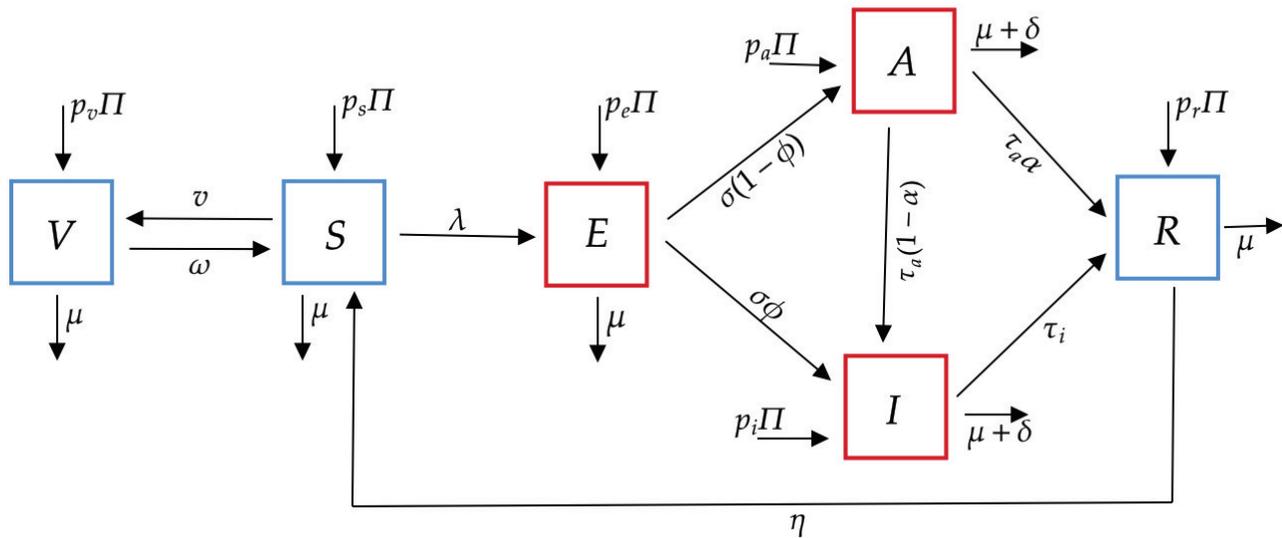


Figura 3.5: Diagrama de flujo de modelo compartimental de transmisión de COVID-19 con entrada de inmigrantes infectados.

A partir de la figura 3.5 se deriva el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

ordinarias no lineales:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dS}{dt} = p_s \Pi + \omega V + \nu R - (\lambda + v + \mu)S, \\ \frac{dV}{dt} = p_v \Pi + vS - (\omega + \mu)V, \\ \frac{dE}{dt} = \lambda S + p_e \Pi - (\sigma + \mu)E, \\ \frac{dI}{dt} = p_i \Pi + \sigma \phi E + \tau_a(1 - \alpha)A - (\tau_i + \mu + \delta)I, \\ \frac{dA}{dt} = p_a \Pi + \sigma(1 - \phi)E - (\tau_a + \mu + \delta)A, \\ \frac{dR}{dt} = p_r \Pi + \alpha \tau_a A + \tau_i I - (\eta + \mu)R. \end{array} \right. \quad (3.13)$$

Las tasas de reclutamiento o entrada hacia los compartimentos satisfacen la relación $p_s + p_v + p_e + p_i + p_a + p_r = 1$. En el caso en que $p_e \neq 0$, $p_i \neq 0$ o $p_a \neq 0$, no existe un equilibrio libre de enfermedad para el modelo (3.13) ni tampoco un número básico de reproducción. Por lo tanto, la enfermedad no se puede eliminar a menos que se detenga el ingreso de infectados. Es decir, la enfermedad siempre se vuelve endémica en la población y tiende a un (único) equilibrio endémico globalmente asintóticamente estable.

3.5. Comentarios y conclusiones.

1. El parámetro más importante de una enfermedad es R_0 . Existen más métodos para definir el valor de R_0 y para calcularlo. (De hecho, es posible simplificar la obtención del valor propio dominante de la matriz \mathbf{K}_L a una submatriz de menor dimensión.) Aún cuando las definiciones precisas puede que no coincidan, siempre R_0 tiene una interpretación de “umbral”, por ejemplo: el estado estacionario libre de enfermedad es estable si $R_0 < 1$, e inestable si $R_0 > 1$.

2. Existen otras muchas variantes de los modelos SIR. Estos modelos más complejos pueden incluir una etapa (o compartimento) de incubación de la enfermedad, subdividir a los infectados I en distintas subetapas de la enfermedad, agregar estados de latencia, inmunidad (total o temporal), incluir políticas de vacunación, cuarentenas, etc. Diferentes enfermedades requieren diferentes categorías para sus compartimentos.
3. En investigaciones a corto plazo, puede ser posible omitir las muertes no asociadas con la enfermedad, y por tanto, trabajar con poblaciones cerradas. En investigaciones de largo plazo, las poblaciones típicamente serán abiertas.
4. El objetivo de una estrategia de control de una enfermedad es reducir R_0 por debajo de 1, al incrementar la tasa de remoción de infectados, decrecer la tasa de contacto con infecciosos, o decrecer el número de susceptibles.
5. La vacunación reduce el número de susceptibles. Si es posible alcanzar $R_0 < 1$ en un programa de vacunación, la enfermedad se extinguirá, a pesar de que permanezcan susceptibles. Esto se conoce como *inmunidad de rebaño*.

Capítulo 4

Oscilaciones biológicas I – Reajuste de fase, agujeros negros, osciladores acoplados, sincronización y caos

Cuando un sistema biológico que cambia en el tiempo evoluciona en forma periódica hablamos de un **oscilador biológico**. Hay muchos ejemplos de osciladores o “relojes” biológicos: un corazón sano funciona como un marcapasos natural; la respiración; actividad neuronal del cerebro; oscilaciones de tipo ciclo límite en dinámica de poblaciones, etc. Otros ejemplos son:

- La mosca de la fruta emerge de la crisálida en ciclos aproximados de 24 horas.
- Los potenciales de acción en células nerviosas son impulsos eléctricos que se propagan a lo largo de una fibra nerviosa y exhiben impulsos periódicos regulares.

Todos estos ejemplos de arriba son diferentes a los relojes biológicos asociados con ritmos circadianos o diarios, (los cuales están asociados con periodicidades externas) en el sentido de que pueden ser descritos como osciladores autónomos. Sin embargo, en muchos casos, estas oscilaciones pueden verse perturbadas o influenciadas por cambios externos o por estar en contacto (o acoplados) con otros osciladores. Por ejemplo, los impulsos nerviosos en neuronas usualmente dependen de que se aplique un cierto estímulo que supere cierto umbral.

Dado que el tema de osciladores biológicos es tan amplio, es virtualmente imposible cubrirlo exhaustivamente. En lugar de eso, nos concentramos en algunos resultados generales y en algunos modelos simples útiles que nos ayuden a destacar diferentes conceptos. Al hacerlo, luego podemos extender estas ideas para modelar otras situaciones.

Los modelos de osciladores que nos interesan toman la forma general

$$\dot{\mathbf{u}} = f(\mathbf{u}), \quad (4.1)$$

donde f describe el mecanismo subyacente del oscilador biológico descrito por $\mathbf{u}(t) \in \mathbb{R}^n$, el cual es un vector de concentraciones (de sustancias, enzimas, reactivos químicos, moléculas, etc). Estamos interesados en soluciones periódicas de (4.1) tales que

$$\mathbf{u}(t + T) = \mathbf{u}(t), \quad (4.2)$$

donde $T > 0$ es el período. En el espacio de fase de (4.1) esta solución es una órbita cerrada simple. Decimos que esta solución periódica es estable asintóticamente si cualquier perturbación eventualmente decae a cero a medida que $t \rightarrow \infty$.

4.1. Reajuste de fase y agujeros negros

Con la inmensidad de osciladores biológicos conocidos y su reconocida importancia, es natural preguntarse qué efectos pueden tener las perturbaciones externas sobre las oscilaciones. En la década de 1960, A. T. Winfree fue uno de los primeros en hacerse esta pregunta en el contexto de la aparición periódica de la mosca de la fruta desde su pupa, el cual es uno de los casos en el cual nos vamos a focalizar por razones pedagógicas. Los resultados y conclusiones, sin embargo, son bastante generales y son independientes del modelo escogido.

Ejemplo 13 En base a observaciones experimentales, A. T. Winfree descubrió que la mosca de la fruta (adulta) emerge de la pupa en ciclos aproximados de 24 horas. Si la pupa está sujeta a un ciclo diurno típico de luz y oscuridad, la mosca emerge en grupos en un periodo de alrededor de 6 a 8 horas cada 24 horas (en un ambiente completamente oscuro, también ocurre aproximadamente lo mismo). La figura 4.1 ilustra los resultados agregados de varios experimentos.

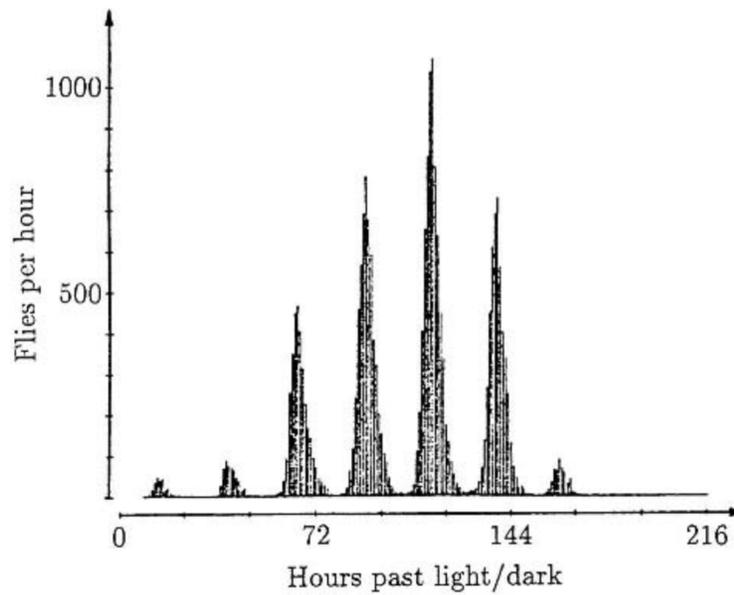


Figura 4.1: La eclosión de las moscas sucede aproximadamente cada 24 horas en un periodo de cerca de 6-8 horas hasta que todas las pupas han madurado. Imagen tomada de A.T. WINFREE, *The Geometry of Biological Time*. Springer-Verlag, 1980.

En cambio, si la pupa en un ambiente de oscuridad es sometida a un breve pulso de luz, los tiempos de aparición periódica de adultos se desfazan. En otras palabras, ocurre un reajuste o reinicio de fase en el reloj biológico subyacente. Winfree también descubrió que existe una dosis crítica de luz la cual, si se administra en un instante específico, resulta en la eliminación del comportamiento periódico (!).

Ejemplo 14 (*Un ejemplo mecánico para ilustrar el efecto de perturbaciones externas en un oscilador*) Supongamos que tenemos un péndulo conservativo que oscila con periodo $\omega > 0$ sin roce con el aire y sin pérdida de energía total. Supongamos que en $t = 0$ la masa se ubica en el punto más bajo S con el péndulo completamente vertical. Podemos pensar que este evento inicial corresponde la fase (o ángulo) $\theta = 0$. Entonces, cada vez que $t = n\omega$, para todo $n \in \mathbb{Z}$, el péndulo está de nuevo en el punto S .

Supongamos que le damos un impulso a la masa perturbando su movimiento. Eventualmente, el péndulo regresa a su movimiento periódico, pero ya no llega al

punto S en los instantes $t = n\omega$, sino que en otro tiempo $t = t_s + n\omega$, donde t_s es alguna constante. De esta forma, la fase θ ha sido “reajustada” o reiniciada. Incluso si el estímulo es aplicado en el momento indicado y con la intensidad precisa, podemos detener completamente el péndulo. Esto no es difícil de imaginar: si damos un estímulo del tamaño correcto (i.e., intensidad de la fuerza aplicada) en la fase correcta, podemos parar “en seco” la oscilación!

Supongamos que un oscilador es descrito por un vector de estados $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n$ que satisface el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = f(\mathbf{u}, \lambda), \quad (4.3)$$

donde f es la tasa de cambio no-lineal y λ denota un vector de parámetros del oscilador. Por simplicidad, supongamos que (4.3) describe un oscilador o ciclo límite que involucra a solo 2 especies ($n = 2$), x e y . Entonces típicamente la trayectoria es una curva cerrada simple γ en \mathbb{R}^2 como en la figura 4.2(a). Mediante un cambio de coordenadas adecuado podemos transformar este ciclo límite en una trayectoria circular de radio constante r_0 . Por lo tanto, el estado del oscilador en el largo plazo queda descrito por un ángulo θ (la fase), donde $\theta \in \mathbb{R} \bmod 2\pi$. El ciclo es recorrido con velocidad $v = d\theta/dt$, y en un período o circuito completo, θ se incrementa en 2π unidades.

Luego, es conveniente reescribir (4.3) en la siguiente forma que refleje explícitamente su naturaleza oscilatoria

$$\begin{cases} \frac{dr}{dt} = R(r), \\ \frac{d\theta}{dt} = \Phi(r), \end{cases} \quad (4.4)$$

donde

$$R(r) = \begin{cases} > 0, & 0 < r < r_0, \\ < 0, & r > r_0, \end{cases} \quad R(r_0) = 0, \quad \Phi(r_0) = 1. \quad (4.5)$$

Estas condiciones aseguran que (4.4) posee un único ciclo límite atractor γ dado por $r = r_0$ con $d\theta/dt = 1$. En términos de aplicaciones concretas determinadas

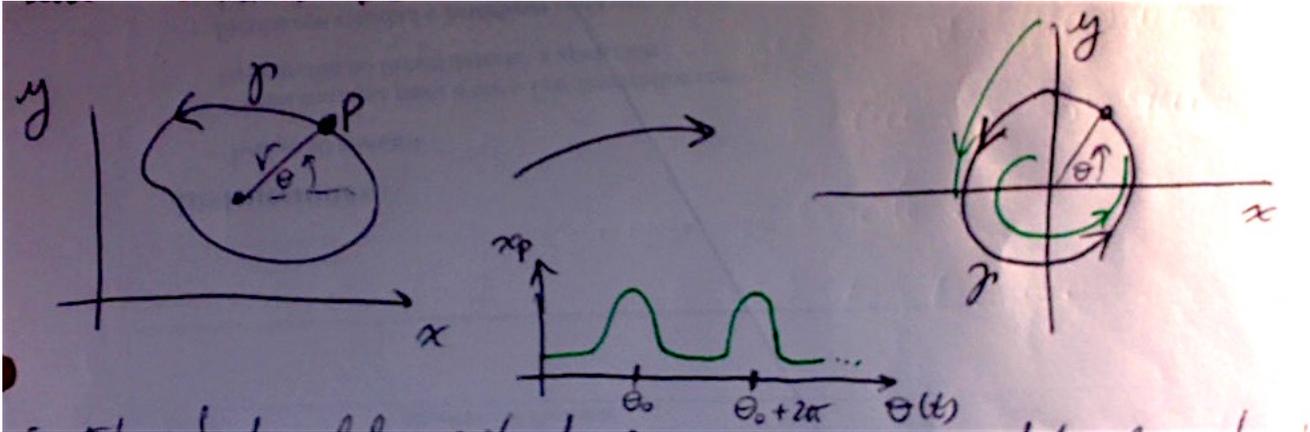


Figura 4.2: (a) Un ciclo límite γ típico en el plano de fase. (b) Soluciones típicas del sistema (4.4) con condiciones (4.5). Con cualquier condición inicial, la solución evoluciona hacia el ciclo límite dado por $r = 1, d\theta/dt = 1$. (c) Comportamiento periódico típico del punto P en (a): notemos que la velocidad del punto P en general no es constante como en el caso en (b).

por el modelo abstracto (4.4)-(4.5), podemos pensar que un evento (por ejemplo, un pulso o latido del corazón) ocurre en algún valor específico de la fase θ^* , y vuelve a ocurrir cada vez que la fase es $\theta = \theta^* + 2n\pi$, con $n \in \mathbb{Z}$. Es decir, podemos pensar en el marcapasos del corazón (o cualquier otro oscilador biológico) como un punto moviéndose a lo largo del círculo a una velocidad constante emitiendo “disparos” cada vez que el punto pasa por la posición en el círculo con fase $\theta = \theta^*$.

Para apreciar los efectos de las perturbaciones o estímulos externos sobre osciladores de la forma (4.4)-(4.5), consideremos como ejemplo ilustrativo el sistema oscilatorio más simple

$$\begin{cases} \frac{dr}{dt} = r(1 - r), \\ \frac{d\theta}{dt} = 1, \end{cases} \quad (4.6)$$

el cual posee un ciclo límite estable γ descrito por las ecuaciones

$$r(t) \equiv 1, \quad \theta(t) = \theta_0 + t \text{ mod } 2\pi. \quad (4.7)$$

Con el sistema (4.6) distinguimos dos tipos básicos de reajuste de fase (*phase resetting* en inglés) o reinicio de fase como consecuencia de aplicar un estímulo externo al sistema.

Reajuste de fase Tipo 1

Supongamos que perturbamos solamente la fase del ciclo límite γ en (4.7) en la forma

$$\frac{dr}{dt} = r(1 - r), \quad \frac{d\theta}{dt} = 1 + v(\theta, I), \quad (4.8)$$

donde $v(\theta, I)$ representa una perturbación o estímulo externo en la velocidad angular; y el parámetro I representa la magnitud del impulso impuesto en el oscilador. De nuevo, por razones pedagógicas, escojamos un v simple pero no trivial, que fue usado por Winfree:

$$\frac{d\theta}{dt} = 1 + I \cos(2\theta), \quad I \in \mathbb{R}. \quad (4.9)$$

Supongamos que el estímulo se aplica en $t = 0$, con $\theta(0) = \theta_0$, y se mantiene por una duración $0 < t < T$. Una vez que el estímulo se inicia, se produce un ajuste de la fase $\theta \mapsto \phi$ transformando la fase inicial $\theta(t)$ en una nueva fase $\phi(t)$. La nueva fase ϕ describe la posición angular en donde ocurre el “evento” periódico (pulso, latido, disparo, etc) mientras es aplicado el estímulo. Luego, integrando (4.9) podemos obtener la nueva fase ϕ en términos de la fase original θ , la intensidad I y el tiempo $t > 0$ en que ha sido aplicado el estímulo:

$$\int_{\theta_0}^{\phi} \frac{ds}{1 + I \cos(2s)} = \int_0^t d\tau = t,$$

lo cual al integrar nos da la relación implícita

$$F(\phi(t), \theta_0, t, I) = 0$$

dada por:

$$\left\{ \begin{array}{l} |I| < 1 : \tan(\phi(t)) = A \tan(tB + \tan^{-1}(A^{-1} \tan(\theta_0))), \\ I = 1 : \tan(\phi(t)) = 2t + \tan(\theta_0), \\ I = -1 : \tan(\phi(t)) = \frac{\tan(\theta_0)}{1 - 2t \tan(\theta_0)}, \\ |I| > 1 : \begin{cases} \tan(\phi(t)) = A \frac{|K| + 1}{|K| - 1}, & \text{si } |\tan \phi| > A; \\ \tan(\phi(t)) = A \frac{|K| - 1}{|K| + 1}, & \text{si } |\tan \phi| < A, \end{cases} \end{array} \right. \quad (4.10)$$

donde

$$A = \sqrt{\frac{|1+I|}{|1-I|}}, \quad B = \sqrt{|1-I^2|}, \quad K = \left(\frac{A + \tan(\theta_0)}{A - \tan(\theta_0)} \right) \exp(2tB).$$

De esta manera, al aplicar el estímulo, la fase se reinicia y el oscilador “se desfasa” con respecto su comportamiento original, obteniendo una nueva fase $\phi(t)$ definida implícitamente por (4.10). Notemos que, una vez que el estímulo se deja de aplicar en $t = T$, el oscilador regresa a su oscilación natural con $d\theta/dt = 1$, pues vuelve a estar definido por (4.6), pero ahora con la “nueva” condición inicial $\theta(0) = \phi(T)$ definida por (4.10). De esta manera, el oscilador emite pulsos con el mismo período original, pero en instantes diferentes de tiempo, es decir, con un desfase; la gráfica de la oscilación simplemente se desplaza un poco horizontalmente.

Nos interesan las posibles gráficas de la relación

$$F(\phi, \theta, T, I) = 0, \tag{4.11}$$

dadas por (4.10) en el plano (θ, ϕ) , es decir, la curva de reajuste de fase de ϕ como función de θ para varias magnitudes del estímulo y la duración T . En primer lugar, notemos que para estímulos de la forma (4.8) se tiene $d\phi/d\theta > 0$ para todo I, T y θ (Tarea). En el caso particular de (4.9), esto es inmediato al derivar (4.11) con respecto a θ y notando que nos da una expresión para $d\phi/d\theta$ que es estrictamente positiva. Si ahora graficamos la nueva fase ϕ con respecto a la antigua fase θ cuando el impulso es aplicado, obtenemos la curva de reajuste de fase, la cual toma la forma típica mostrada en la figura 4.3. Notemos que, sin importar cuál sea el estímulo I , los valores de la nueva fase ϕ cubren el ciclo completo de 0 a 2π . En otras palabras, (4.11) define una biyección entre θ y ϕ ; luego, podemos obtener cualquier nueva fase $0 \leq \phi < 2\pi$ a partir de una elección adecuada de $0 \leq \theta < 2\pi$ y un estímulo I . Para I y T dados, la nueva fase ϕ queda únicamente determinada por la antigua fase θ . Esto se conoce como **curva de reajuste de fase Tipo I** y está caracterizada por el hecho de que $d\phi/d\theta > 0$ para todo $0 \leq \theta < 2\pi$. El nombre proviene del hecho de que la pendiente promedio de la curva a lo largo de un ciclo es 1.

Si I es suficientemente grande, la derivada $d\theta/dt = 1 + v(\theta, I)$ puede anularse y cambiar de signo para ciertos θ . En el caso de (4.9), si $|I| > 1$, esto ocurre para

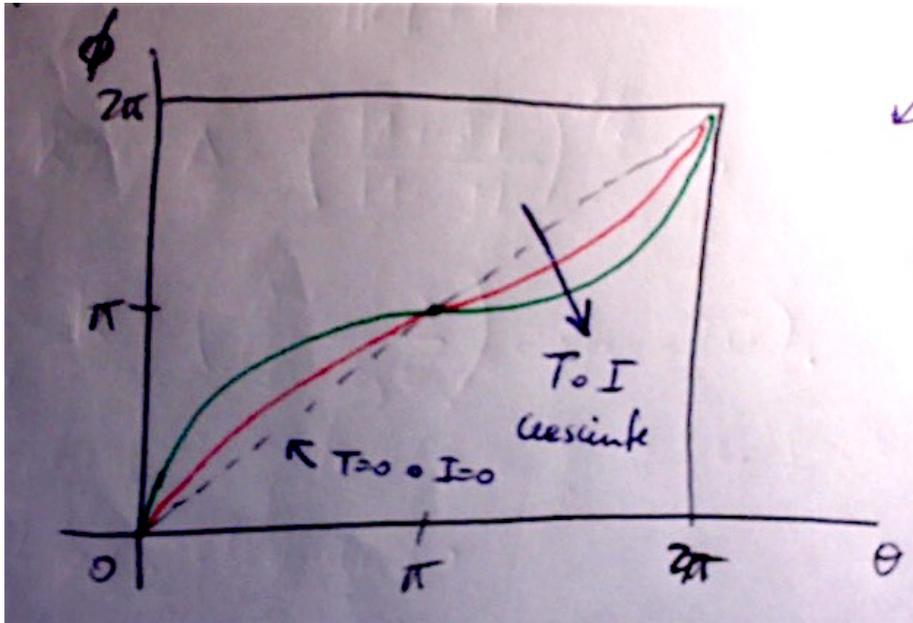


Figura 4.3: Curvas típicas de reajuste de fase Tipo I, las que nos dan la nueva fase ϕ en términos de la antigua fase θ para el estímulo dado en (4.9) para $I \geq 0$ y $T \geq 0$. Este caso muestra un avance de fase para un impulso en $0 < \theta < \pi$ y un retardo para $\pi < \theta < 2\pi$.

los valores de la fase en que $1 + \cos(2\theta) = 0$. Estos valores de θ corresponden a equilibrios de la fase. Esto significa que durante el tiempo que dure el estímulo hay un atractor y un repulsor en la fase donde $d\theta/dt = 0$ y $d[d\theta/dt]/d\theta$ es negativo y positivo, respectivamente. Así, mientras dure el estímulo, la fase tiende al valor de equilibrio estable. Pero una vez que el estímulo se remueve, el oscilador retoma su ciclo periódico original (aunque con un desfase determinado por (4.10)).

Reajuste de fase Tipo 0

Consideremos el mismo sistema (4.6) con un ciclo límite estable (4.7). Pero ahora supongamos que sometemos el sistema a una perturbación dada por un estímulo I que “remueve” a la solución de su trayectoria en el ciclo límite $r = 1$. Más específicamente, pensemos que I es un estímulo paralelo al eje y como en la figura 4.4. Más, aún, asumamos que $I > 0$ si está dirigido en la dirección decreciente.

Por ejemplo, en el caso (a), $0 < I < 1$, si $0 < \theta < \pi/2$, el punto P es

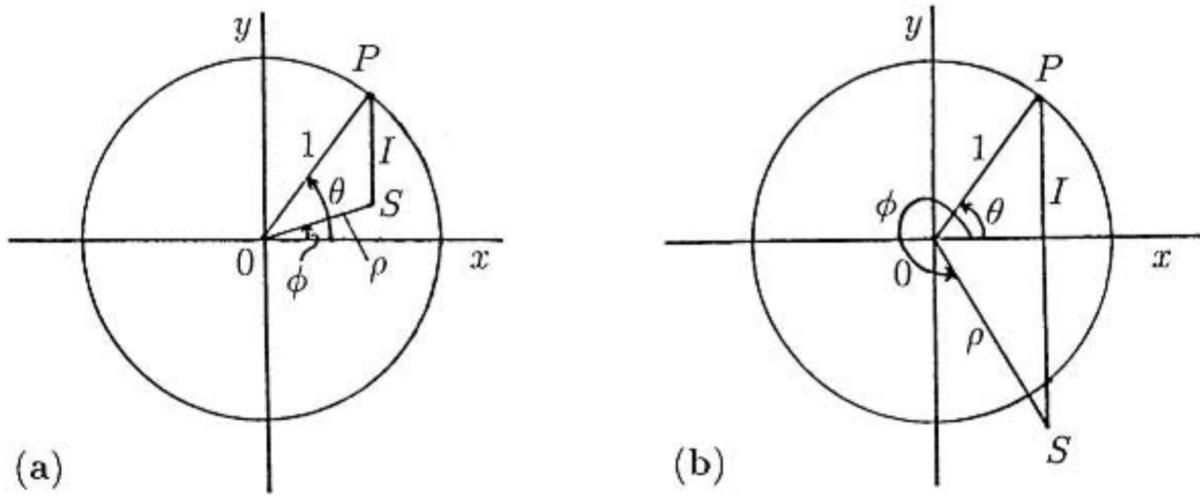


Figura 4.4: El impulso I lleva el punto P ($r = 1$, fase θ) instantáneamente a S ($r = \rho$, fase ϕ); (a) $0 < I < 1$. (b) $I > 1$. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

trasladado *instantáneamente* hacia la nueva posición S que corresponde a una nueva fase $\phi < \theta$ y una nueva ubicación radial $r = \rho \neq 1$. Queremos definir la nueva fase $\phi = \phi(\theta, I)$ en función de la antigua fase θ y el estímulo I . Usando identidades trigonométricas en la figura 4.4 obtenemos

$$\rho \cos \phi = \cos \theta, \quad \rho \sin \phi + I = \sin \theta. \quad (4.12)$$

Notemos que las expresiones en (4.12) son válidas para todo $I > 0$. Al eliminar ρ de estas ecuaciones nos da $\phi = \phi(\theta, I)$ implícitamente. Esta relación corresponde a una superficie en el espacio (θ, I, ϕ) . De esta manera, las curvas de reajuste de fase corresponden a las proyecciones de esta superficie en el plano (θ, ϕ) por cada I fijo. Eliminando ρ en (4.12) se tiene

$$\tan \phi = \tan \theta - \frac{I}{\cos \theta}. \quad (4.13)$$

lo que nos da ϕ en términos de θ para I dado. Supongamos primero que $0 < I < 1$. Cualitativamente, de la figura 4.4 es posible ver que si $3\pi/2 < \theta < 2\pi$, entonces $\phi < \theta$; y si $\pi/2 < \theta < 3\pi/2$, entonces $\phi > \theta$. (Podemos hacer un análisis similar en el caso $I > 1$). Luego, la curva de reajuste de fase ϕ vs θ es cualitativamente como

la de la figura 4.5(a). La curva cruza la diagonal $\phi = \theta$ en $\theta = \pi/2$ y $\theta = 3\pi/2$. A partir de (4.13), derivando a ambos lados con respecto a θ obtenemos

$$\begin{aligned} (1 + \tan^2 \phi) \frac{d\phi}{d\theta} &= 1 + \tan^2 \theta - \frac{I \sin \theta}{\cos^2 \theta} \\ &= \frac{1 - I \sin \theta}{\cos^2 \theta} \end{aligned} \tag{4.14}$$

$$\begin{cases} > 0, & \text{si } 0 < \theta < 2\pi, |I| < 1, \\ < 0, & \text{si } \sin \theta > 1/I. \end{cases}$$

Luego, en las curvas de reajuste de fase, si $0 < I < 1$, tenemos $d\phi/d\theta > 0$ para todo θ como en la figura 4.5(a). Comparando esta curva con las de la figura 4.3, vemos que son todas topológicamente equivalentes, así que la figura 4.5(a) también es una curva de reajuste de fase de Tipo 1. Lo mismo es cierto si $-1 < I < 0$.

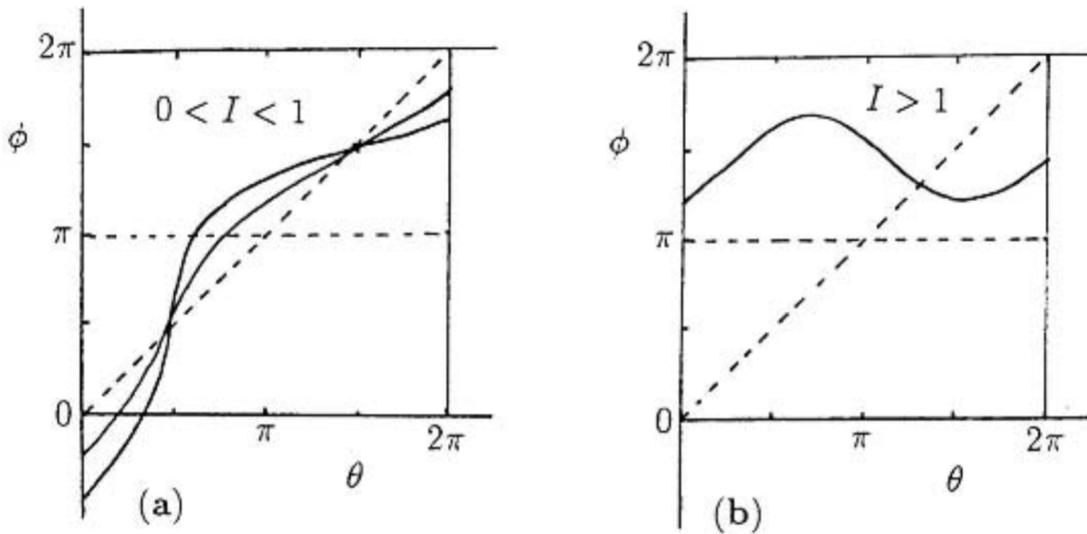


Figura 4.5: (a) Curvas de reajuste de fase de (4.13) para $0 < I < 1$. A partir de (4.14) notemos que $d\phi/d\theta > 0$ para todo I . (b) Curvas de reajuste de fase de (4.13) para $I > 1$. Aquí $d\phi/d\theta < 0$ para un rango de θ y no todas las nuevas fases ϕ son realizables. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

Por otro lado, si $I > 0$, hay un rango de valores de θ donde $d\phi/d\theta < 0$. Además, observemos la figura 4.4(b) y dejemos que el punto P se mueva alrededor del círculo. Vemos que el punto S nunca entra al semiplano superior. Es decir, a medida que θ varía en un ciclo completo de 2π , ϕ nunca toma ningún valor en

el rango $(0, \pi)$; de hecho, se puede calcular el rango exacto a partir de (4.13). De esta manera, la curva de reajuste de fase en este caso es cualitativamente como en la figura 4.5(b): Es una **curva de reajuste de fase de Tipo 0**. Es claro que es cualitativamente diferente de las curvas de Tipo 1: A medida que θ varía en todo el rango $(0, 2\pi)$, la nueva fase ϕ solo toma valores en un subconjunto del rango completo de la antigua fase. Por lo tanto, en $I = 1$ ocurre una bifurcación del reajuste de fase marcando la transición entre reajuste de fase de Tipo 1 y Tipo 0. Podemos visualizar la bifurcación que ocurre en $I = 1$ al graficar (4.13) en el plano (θ, ϕ) como en la figura 4.6.

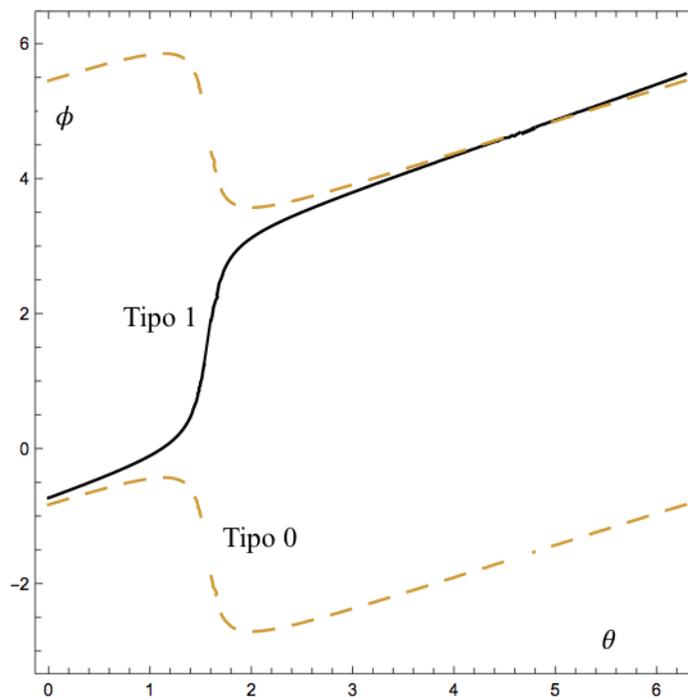


Figura 4.6: El cambio en las curvas de reajuste de fase en (4.13) de la nueva fase ϕ como función de la antigua fase θ , para $I = 0,9$ (curva negra) e $I = 1,1$ (curva discontinua naranja). La bifurcación entre reajuste de fase Tipo 1 y Tipo 0 ocurre cuando $I = 1$. En el gráfico, θ y ϕ son variables en $\mathbb{S}^1 = \mathbb{R} \bmod 2\pi$, luego ambas curvas “repiten” cada 2π unidades de θ y ϕ .

Notemos que en las curvas de Tipo 0, el gradiente promedio de esta curva es 0, lo cual le da el nombre a este tipo de curva de reajuste. Notemos también que las curvas de reajuste de Tipo 0 no se pueden obtener a partir de un estímulo que solo perturbe la fase. El mismo tipo de curvas de reajuste se obtienen para

estímulos con $I < -1$.

Singularidades de fase y agujeros negros

A partir del análisis anterior vemos que a medida que el estímulo I se incrementa desde 0 hay una bifurcación en el tipo de reajuste de fase cuando I pasa por $I = 1$. Para ver claramente qué está ocurriendo, es conveniente considerar la proyección de la superficie $\phi = \phi(\theta, I)$, dada por (4.13), en el plano (θ, I) para varios valores representativos de ϕ en el rango $0 \leq \phi < 2\pi$. Los resultados se muestran esquemáticamente en la figura 4.7. Omitiendo los detalles de cálculo, al observar las curvas que emergen en el plano (θ, I) , se destacan dos puntos singulares S_1 y S_2 por las cuales pasa el rango completo de fases ϕ en $[0, 2\pi]$. ¿Qué implicancias tienen estos puntos S_1 y S_2 ?

Supongamos que tomamos el estímulo particular $I = 1$ e imponemos en el oscilador la fase $\theta = \pi/2$. El punto resultante en la figura 4.7 es el punto singular S_1 , en el cual la fase ϕ no queda bien definida como función de θ . En otras palabras, el efecto de este estímulo particular en esta fase específica nos da un resultado indeterminado (!). Estos puntos singulares S_1 y S_2 son **agujeros negros** en el espacio fase-estímulo, y corresponden a puntos donde el resultado de un estímulo es desconocido.

Si $I \approx 1$, pero $I \neq 1$, el resultado es un asunto delicado, pues todas las fases ϕ pasan por esta singularidad. Desde un punto de vista práctico, el resultado de este estímulo en un oscilador biológico es impredecible. Matemáticamente, sin embargo, si el estímulo es exactamente $I = 1$ y es impuesto en exactamente $\theta = \pi/2$, no habrá una nueva fase resultante ϕ . Esto es análogo a lo que sucede en el péndulo simple cuando se le da un impulso correcto justo cuando está pasado por la posición vertical y se detiene completamente.

Estos conceptos son aplicables a cualquier sistema biológico con un oscilador endógeno, es decir, que se origine por causas internas del sistema o la naturaleza misma del fenómeno biológico. Por lo tanto, estos resultados e implicancias se pueden generalizar. Es decir, una característica importante de los osciladores que pueden exhibir reajuste de fase de Tipo 1 y Tipo 0 es que existen impulsos y fases que corresponden a agujeros negros. A medida que un estímulo se incrementa

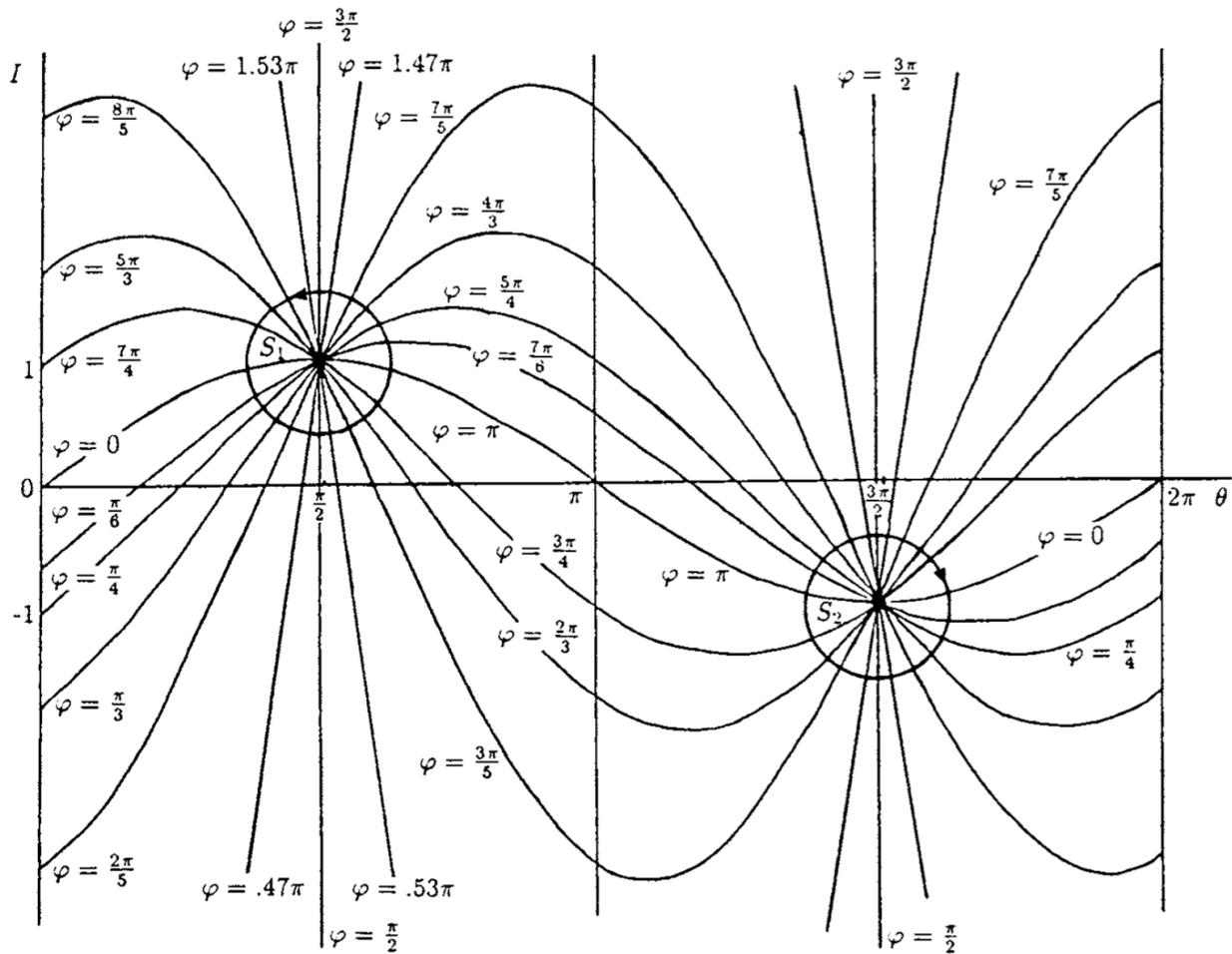


Figura 4.7: Proyecciones de la superficie (4.13) en el plano (θ, I) para varios ϕ en el rango $0 \leq \phi < 2\pi$. Notemos que S_1 y S_2 son singularidades por las cuales pasa una selección completa de fases ϕ , $0 \leq \phi < 2\pi$. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

gradualmente, y ocurre una transición desde reajuste Tipo 1 a Tipo 0 en un valor específico, entonces por continuidad existe un agujero negro en los valores de transición de fase y estímulo. Quizás la aplicación más importante de esto es que, para tales osciladores, existe un estímulo, el cual, si es aplicado en una fase específica, puede aniquilar la oscilación por completo.

Aplicaciones

Winfrey mostró que los ritmos circadianos son altamente sensibles a la luz e introdujo un enfoque completamente nuevo para el estudio de los relojes internos. Por ejemplo, cuando sufrimos de *jet lag*, lo que todos queremos es “resetear” el reloj biológico tan rápido como se pueda. En ese aspecto, los humanos no somos distintos a las moscas de la fruta y un reloj humano se puede reiniciar o reajustar si se aplica el estímulo adecuado de luz en el momento indicado. A partir de estas ideas para analizar osciladores biológicos, es posible determinar cuándo debes administrarte una fuerte dosis de luz solar para resetear tu reloj biológico después de un viaje que cruce varias zonas horarias. Por ejemplo, un viaje de Seattle a Londres implica una diferencia horaria de 8 horas. Una buena dosis de 15 minutos de luz solar cerca de la 1 PM debería reiniciar tu reloj interno. En el viaje de regreso, necesitarás luz solar intensa cerca de las 5 PM en Seattle.

El enfoque de Winfree para discutir los relojes internos humanos ha ayudado a comprender de mejor manera otros fenómenos de oscilaciones biológicas, incluyendo implicaciones médicas y psiquiátricas. En particular, el fenómeno de los agujeros negros y de aniquilación de oscilaciones por estímulos apropiados aplicados en fases específicas se ha observado en oscilaciones de impulsos nerviosos en neuronas y pulsos periódicos en células cardíacas.

4.2. Osciladores acoplados y sincronización

Hemos visto lo importante que es llegar a comprender los efectos de perturbaciones en osciladores. Por otro lado, es inevitable que en un gran número de situaciones, hayan osciladores conectados unos con otros (mecánica, eléctrica o magnéticamente). Y estas conexiones (o acoplamientos) pueden generar ellas mismas perturbaciones sobre los osciladores en su comportamiento tanto individual como colectivo. El rango de fenómenos que pueden exhibir los osciladores acoplados como conjunto es mucho más grande que lo que un solo oscilador es capaz de hacer; este es un claro ejemplo de cuando “el total es mayor que la suma de las partes”. En el resto de este capítulo nos concentraremos con procesos de *sincronización* y *arrastré* y cuando éstos se rompen.

Estructura general de dos osciladores acoplados

Inicialmente restringimos nuestro estudio al acoplamiento de solo dos osciladores y consideramos solo acoplamiento débil. En nuestro estudio matemático de osciladores acoplados no es necesario conocer en detalle el sistema específico que se modela para poder extraer información valiosa sobre la dinámica de los osciladores. Supongamos que los osciladores son idénticos y que cada uno (aisladamente) está gobernado por las ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = F(x_i, y_i), \\ \frac{dy_i}{dt} = G(x_i, y_i), \end{cases} \quad i = 1, 2 \quad (4.15)$$

donde las funciones F y G representan la dinámica del oscilador. Asumimos que cada uno de los osciladores exhibe una dinámica asintótica de ciclo límite estable con período T dado por

$$x_i(t) = X(t + \Psi_i), \quad y_i(t) = Y(t + \Psi_i), \quad i = 1, 2. \quad (4.16)$$

Aquí, Ψ_i son constantes. Así, al ser soluciones periódicas, se tiene:

$$X(t + \Psi_i + T) = X(t + \Psi_i), \quad Y(t + \Psi_i + T) = Y(t + \Psi_i), \quad i = 1, 2. \quad (4.17)$$

A continuación formulamos el acoplamiento entre los dos osciladores de la siguiente manera:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = F(x_1, y_1) + \epsilon(k(x_2 - x_1) + \lambda f(x_1, y_1)), \\ \frac{dy_1}{dt} = G(x_1, y_1) + \epsilon(k(y_2 - y_1) + \lambda g(x_1, y_1)), \\ \frac{dx_2}{dt} = F(x_2, y_2) + \epsilon k(x_2 - x_1), \\ \frac{dy_2}{dt} = G(x_2, y_2) + \epsilon k(y_2 - y_1), \end{cases} \quad (4.18)$$

donde $0 < \epsilon \ll 1$ y $k > 0$ son constantes de acoplamiento. Dado que ϵ es pequeño, decimos que los osciladores están *débilmente acoplados*. Cuando $\epsilon = 0$, los osciladores están desacoplados y estas ecuaciones se reducen a (4.15). La formulación (4.18) es bastante general debido a la presencia de los términos que acompañan a λ . Si $\epsilon \neq 0$ y $\lambda = 0$, los dos osciladores están acoplados y son idénticos con soluciones (en estado desacoplado) dadas por (4.16). Si $\epsilon \neq 0$ y $\lambda \neq 0$, los osciladores son distintos y están acoplados. El acoplamiento específico que hemos escogido es proporcional a las diferencias $x_2 - x_1$ y $y_2 - y_1$, el que se puede interpretar como una transferencia o flujo de masa.

Sincronización y arrastre entre osciladores acoplados

Cuando dos o más osciladores están acoplados, pueden dar lugar a una rica variedad de fenómenos colectivos tales como división de ritmos circadianos, coherencia, arrastre de fase, etc. Como motivación para esta presentación, consideremos el ejemplo de sincronía de los destellos periódicos de luz de grandes grupos de luciérnagas (*Pteroptyx malaccaae*). Los machos de esta especie lanzan destellos periódicos para atraer a las hembras quienes andan en busca de un destello “particularmente atractivo”. Luego, en nuestro marco de trabajo, cada una de las luciérnagas macho podría considerarse como un oscilador. Cada macho posee la habilidad de cambiar la fase de su oscilación (el instante de emisión de luz), la cual es controlada por mecanismos neurales internos. Además, se ha observado que la oscilación de la luciérnaga macho puede sincronizarse con un estímulo de luz externo que tenga un período que no difiera del período natural de la luciérnaga en $\sim 0,9$ segundos.

Denotemos por $\theta(t)$ a la fase del oscilador de la luciérnaga en el instante $t > 0$, y supongamos que su frecuencia natural es ω . Es decir, en ausencia de estímulos externos, la fase satisface

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega. \quad (4.19)$$

Sin pérdida de generalidad, asumamos que el oscilador emite el pulso de luz en la fase $\theta = 0$.

Denotemos por $\theta_e(t)$ a la fase del estímulo periódico externo, el cual tiene una

frecuencia natural ω_e , y satisface

$$\frac{d\theta_e}{dt} = \omega_e. \quad (4.20)$$

La luciérnaga intenta sincronizar su frecuencia con la del estímulo externo, acelerando o frenando su periodicidad para ajustarse al ritmo del oscilador externo. Un modelo simple que hace esto es

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega + I \sin(\theta_e - \theta), \quad I > 0. \quad (4.21)$$

La intensidad del estímulo, I , es una medida de qué tan efectiva es la luciérnaga al intentar cambiar su frecuencia. Si θ_e está por delante de θ ($0 < \omega_e - \omega < \pi$), entonces $\dot{\theta} > \omega$ y la luciérnaga intenta acelerar su fase. Si $\dot{\theta} < \omega$, la luciérnaga intenta frenarse. La forma (4.21) es un caso especial de una ecuación de reajuste de fase (4.8).

Como nos interesa estudiar si ocurrirá o no sincronización, conviene estudiar $\phi = \theta_e - \theta$, la diferencia de las fases de los dos osciladores. Luego, a partir de (4.20) y (4.21) tenemos

$$\frac{d\phi}{dt} = \frac{d\theta_e}{dt} - \frac{d\theta}{dt} = \omega_e - \omega - I \sin(\phi). \quad (4.22)$$

Si introducimos nuevas variables $\tau = It, \delta = \frac{\omega_e - \omega}{I}$, la ecuación (4.22) es equivalente a

$$\phi' = \frac{d\phi}{d\tau} = \delta - \sin(\phi). \quad (4.23)$$

El parámetro adimensional δ es una medida comparativa de la diferencia entre la frecuencia externa y la natural, relativa a la intensidad I del estímulo.

Nos interesan las soluciones estacionarias de (4.23) y su estabilidad. Si tenemos un equilibrio estable, digamos $\phi(t) \equiv \phi_s = \text{cte}$, esto implica, por (4.22), que la fase del estímulo externo, θ_e , siempre está por delante de la fase natural de la luciérnaga, θ , en una cantidad constante ϕ_s . Por lo tanto, la fase del oscilador de la luciérnaga está *enganchada* al estímulo, pero lanza destellos después de éste: la diferencia de fase entre la emisión del primero y el segundo destello es siempre la misma y corresponde a ϕ_s . Si $\delta = 0$, $\phi = 0$ es una solución de (4.23) y en

este caso, si $\phi = 0$ es estable, los osciladores emiten destellos al unísono, i.e., con diferencia de fase cero; hablamos de *sincronización*.

Los equilibrios de (4.23) satisfacen $\delta = \sin(\phi)$. Por lo tanto, los equilibrios existen si y solo si $-1 < \delta < 1$, o equivalentemente, si $\omega - I \leq \omega_e \leq \omega + I$. La figura 4.8 muestra las líneas de fase de (4.23) para $0 < \delta < 1$ (el caso $-1 < \delta < 0$ es similar). La situación del panel (a) corresponde a $\delta = 0$, con $\phi = 0$ como único equilibrio (estable), y a destellos de luz unísonos entre la luciérnaga y el estímulo. En la figura 4.8(b), el equilibrio estable es $\phi_1 \in (0, \pi)$; luego, la luciérnaga debe incrementar su frecuencia para engancharse a la fase del estímulo. Si $\delta > \delta_c = 1$, como en la figura 4.8(c), la luciérnaga no puede mantener el ritmo de disparos del estímulo y la diferencia de fase simplemente se incrementa hasta que el ciclo vuelve a empezar de nuevo cuando ϕ llega a 2π . Este último caso es conocido como *phase drift*. Dado que $\phi' > 0$ en la figura 4.8(c) y no es constante, esto implica que el phase drift se incrementa pero a una tasa no uniforme, lo cual también se ha observado en experimentos.

En la sección 4.4 daremos un enfoque más abstracto al estudio de las interacciones entre dos osciladores acoplados, el cual nos permitirá visualizar la aparición de dinámica caótica.

4.3. Ondas viajeras generadas por osciladores acoplados

El acoplamiento de osciladores biológicos puede dar lugar a patrones espaciales con forma de ondas. Un ejemplo de este fenómeno ondulatorio se manifiesta en el movimiento de la espina dorsal de los peces al nadar.

Un pez se impulsa en el agua a través de una secuencia de ondas viajeras que se propagan desde la cabeza hasta la cola del pez y su velocidad es una función de la frecuencia de la onda. Esta onda viajera es generada por un arreglo de neuronas alineadas en las vértebras de la espina dorsal las cuales controlan los movimientos musculares en el lomo del pez. En una versión simplificada de lo que ocurre en los peces, podemos pensar que en cada vértebra hay dos neuronas llamadas *raíces ventrales* (VR, por sus siglas en inglés), las que pueden considerarse como osciladores, uno a la derecha (R) y otro a la izquierda (L), que emiten ráfagas de impulsos nerviosos en forma alternada. Según datos experimentales, estos os-

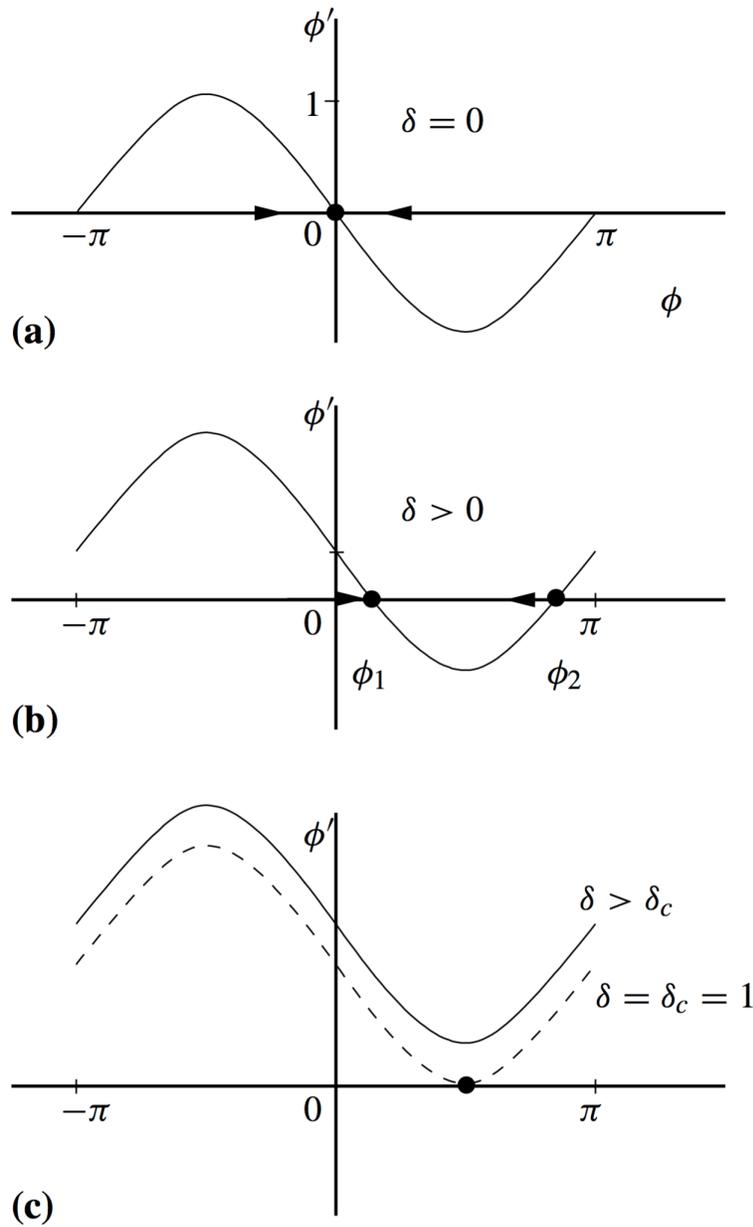


Figura 4.8: Soluciones de equilibrio de la ecuación de la diferencia de fase (4.23) para varios δ representativos. En $\delta = \delta_c = 1$, ocurre una bifurcación silla-nodo. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

ciladores (LR) están sincronizados con un desfase estable de 180° . La figura 4.9 ilustra la actividad obtenida de los lados izquierdo y derecho de las VR en dos niveles distintos de la columna.



Figura 4.9: Actividad neuronal registrada desde los lados izquierdo (L) y derecho (R) de las raíces ventrales (VR) en los segmentos 7 y 19 del espécimen. El tiempo entre las ráfagas es aproximadamente 1 segundo. Note también el desfase aproximadamente constante a medida que avanzamos desde el segmento 7 al 19. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

Los resultados de la figura 4.9 son de una pieza aislada de espina dorsal que consiste de 27 segmentos, con la numeración empezando en la cabeza. Los registros fueron tomados en los segmentos 7 y 19. El período de los estallidos de actividad fueron de aproximadamente 1 por segundo. Otro punto a destacar es el desfase casi constante entre los dos segmentos: El retardo entre el VR derecho del segmento 7 y el segmento 19 es aproximadamente el mismo que entre el VR izquierdo de los mismos segmentos.

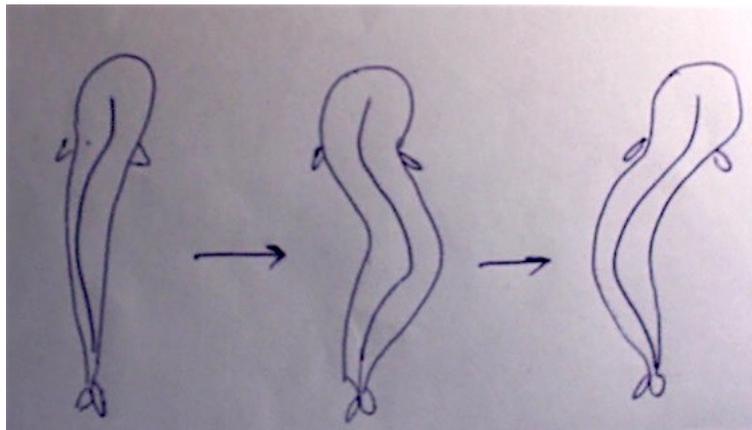


Figura 4.10: Patrón típico de nado ilustrando una onda viajera que se propaga desde la cabeza hasta la cola, generada por actividad en las raíces ventrales.

Esta actividad periódica en cada VR genera una onda que se propaga en la

espina dorsal del pez, provocando los movimientos ondulatorios en el nado del pez, como se muestra esquemáticamente en la figura 4.10. Este fenómeno se conoce como **generador de patrones central**, y es lo que modelaremos a continuación. Aunque hay varios modelos que se pueden sugerir para la generación de estos patrones, aquí nos centraremos en el modelo propuesto por Cohen et al. [5], el cual ha servido para explicar resultados experimentales asociados a lesiones quirúrgicas en la espina dorsal.

4.3.1. Modelo matemático para el generador de patrones central

Consideremos las siguientes hipótesis e idealizaciones para construir el modelo.

- Cada segmento o vértebra en la espina dorsal tiene asociado un par de osciladores neuronales. Si cada uno de estos osciladores estuviese aislado (i.e., sin perturbaciones), exhibiría una oscilación regular (ciclo límite).

La amplitud de cada oscilación solo depende de parámetros internos, y no se ve afectada por factores externos como estimulaciones eléctricas o químicas (ej, suministro de drogas u otras sustancias).

- Cada uno de los osciladores está acoplado directamente a su vecino más cercano, pero con la posibilidad de un acoplamiento de rango mayor.
- Hay un desfase aproximadamente constante en las oscilaciones desde la cabeza hasta la cola.

Paso preliminar: 1 oscilador

Sea $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ el vector de coordenadas del ciclo límite de interés. Notemos que NO sabemos qué cantidad es la que oscila, solamente que *algo* da origen a la actividad neuronal periódica. Por ejemplo, $\mathbf{x}(t)$ podría incluir como variables el nivel de sustancia de un neurotransmisor, el potencial eléctrico, etc.

Sea

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = F(\mathbf{x}), \quad (4.24)$$

el sistema de n ecuaciones diferenciales que gobierna las variables. Así como no necesitamos conocer el oscilador biológico específico, tampoco requerimos la forma

funcional detallada del campo vectorial (4.24). Sea γ el ciclo límite (estable) en el espacio de fase de (4.24). Supongamos que γ posee una fase θ que va de 0 a 2π completando un circuito. Supongamos que en algún punto $P \in \gamma$ ocurre una ráfaga de actividad (la cual es observada experimentalmente por electrodos), en la fase $\theta = 0$. Y se repite en forma periódica en cada fase $\theta = 2\pi k$, con $k = 1, 2, 3, \dots$. Esto es, comenzando en P , la fase se incrementa desde 0 y llega a 2π cuando volvemos a P , donde vuelve a ocurrir un disparo. Supongamos además que $d\theta/dt = \text{cte}$ a lo largo de γ , es decir, nuestro sistema de coordenadas es tal que la velocidad de la solución alrededor de γ , medida por $d\theta/dt$, es constante.

Ejemplo 15 La idea de representar un ciclo límite en términos de la fase se puede ilustrar con el siguiente ejemplo pedagógico. Consideremos el sistema de ecuaciones diferenciales dado por

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - \rho) - \omega x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(1 - \rho) - \omega x_1, \end{cases} \quad (4.25)$$

con $\rho = \sqrt{x_1^2 + x_2^2}$, $\omega > 0$. A partir de un análisis cualitativo, podemos saber que el origen de (4.25) es el único punto de equilibrio y es un foco inestable. Más aún, existe un ciclo límite. En efecto, cambiando a coordenadas polares $x_1 = \rho \cos \theta$, $x_2 = \rho \sin \theta$, y sustituyendo en (4.25), se tiene

$$\begin{cases} \frac{d\rho}{dt} = \rho(1 - \rho), \\ \frac{d\theta}{dt} = \omega, \end{cases} \quad (4.26)$$

en donde el ciclo límite queda definido por $\rho = 1$, y es estable. Cualquier perturbación desde el círculo $\rho = 1$ decae hasta regresar a $\rho = 1$, y oscila contrareloj pues $d\theta/dt > 0$. Si la perturbación desde el círculo es hacia un punto $\rho < 1$ (resp. $\rho > 1$), entonces, por (4.26), ρ se incrementa (resp. decrece) a medida que tiende a $\rho = 1$. En este caso, $\rho = 1$ es el equivalente a la órbita γ de (4.24) y θ es la fase.

Regresando al modelo general (4.24), adoptemos un sistema de coordenadas apropiado tal que

- θ es una de las n variables del sistema, con $\theta = \theta + 2k\pi$, para todo $k \in \mathbb{Z}$;
- las otras $n - 1$ variables son denotadas colectivamente por \mathbf{r} ;
- el ciclo límite ω corresponde a $\mathbf{r} = \mathbf{0}$;
- puntos de la forma $\mathbf{r} \neq \mathbf{0}$ representan perturbaciones ortogonales al ciclo límite γ .

En el ejemplo anterior, podemos hacer $r = 1 - \rho$, de manera que el ciclo queda en $r = 0$ y $r \neq 0$ representa una perturbación desde γ . La figura 4.11 muestra un ejemplo del sistema (4.24) para $n = 3$.

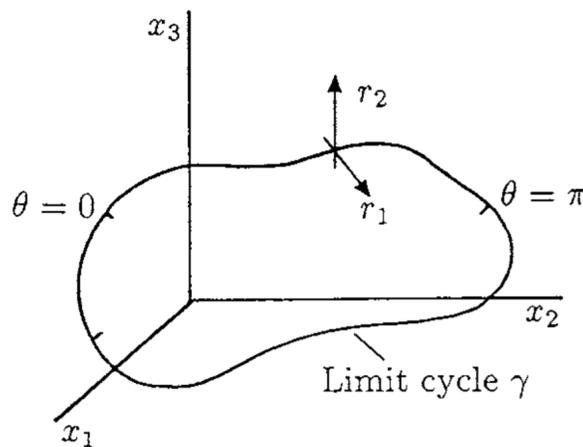


Figura 4.11: Un ejemplo de un espacio de fase para el sistema (4.24) para $n = 3$. Aquí, \mathbf{r} tiene dos componentes r_1 y r_2 , y la fase θ es la tercera coordenada. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

De esta forma, el sistema (4.24) se puede escribir como

$$\begin{cases} \frac{d\mathbf{r}}{dt} = \mathbf{f}_1(\mathbf{r}, \theta), \\ \frac{d\theta}{dt} = \omega + f_2(\mathbf{r}, \theta), \end{cases} \quad (4.27)$$

donde $\mathbf{f}_1(\mathbf{0}, \theta) = \mathbf{0}$, $f_2(\mathbf{0}, \theta) = 0$. Luego, el período del oscilador es $T = 2\pi/\omega$. Las funciones \mathbf{f}_1 y f_2 son periódicas en θ con período 2π . Si no hay excitación externa, el ciclo límite es simplemente

$$\mathbf{r} = \mathbf{0}, d\theta/dt = \omega \quad \Rightarrow \quad \theta(t) = \theta(0) + \omega t.$$

Una sola vértebra: Dos osciladores acoplados

En el caso más específico de los osciladores en las vértebras del pez, en cada segmento ventricular hay dos osciladores acoplados, cada uno como el que hemos descrito, a los que denotaremos como $\mathbf{x}_R(t)$ y $\mathbf{x}_L(t)$, respectivamente. En ausencia de influencias intersegmentales, $\mathbf{x}_R(t)$ y $\mathbf{x}_L(t)$ oscilan con un desfase aproximado de 180° . Cada oscilador es de la forma (4.24), esto es,

$$\frac{d\mathbf{x}_R}{dt} = F_R(\mathbf{x}_R, \mathbf{x}_L), \quad \frac{d\mathbf{x}_L}{dt} = F_L(\mathbf{x}_R, \mathbf{x}_L). \quad (4.28)$$

Asociado a cada uno de los osciladores hay una fase θ_R y θ_L , y un vector \mathbf{r}_R y \mathbf{r}_L , respectivamente, que representa la desviación del oscilador causada por el acoplamiento intrasegmental entre ambos. O sea, si no hay acoplamiento de los dos osciladores, las ecuaciones en (4.28) serían desacopladas, y $d\theta_R/dt = d\theta_L/dt = \omega$, $\mathbf{r}_R = \mathbf{r}_L = \mathbf{0}$.

De las observaciones experimentales ya descritas, el par de osciladores segmentales están en un desfase de 180° , así que

$$\theta_L(t) = \theta_R(t) + \pi. \quad (4.29)$$

Luego, las variables $\mathbf{x}_R(t)$ y $\mathbf{x}_L(t)$ también están desfasados en 180° , lo que implica

$$\mathbf{x}_L(t) = \mathbf{x}_R(t + T/2),$$

donde T es el período común. Esta relación explícita implica que el par de ecuaciones (4.28) se puede reducir a la ecuación para un solo oscilador. De esta manera, terminamos de nuevo con el sistema reducido (4.27) para un oscilador!

Con esta importante simplificación, ya estamos casi listos para plantear nuestro modelo con N osciladores acoplados que generen la onda viajera a lo largo de la espina del pez. Solo un pequeño supuesto adicional previo nos hace falta: Con

un solo oscilador, a medida que la fase θ se incrementa, los niveles observados de las variables $\mathbf{x}(t)$ varían periódicamente, típicamente como en la ilustración esquemática de la figura 4.12. Sin pérdida de generalidad, supongamos que la neurona presenta actividad siempre que alguna de las variables $x(t)$ supera un cierto nivel crítico x_{umbral} , esto es, cuando $x(t) > x_{\text{umbral}}$. Fijemos $\theta = 0$ como la fase cuando ocurre este umbral, i.e., $x(t) = x_{\text{umbral}}$. Debido a la periodicidad de la variable $x(t)$, su valor eventualmente volverá a pasar por este valor umbral, y la actividad neuronal cesará.

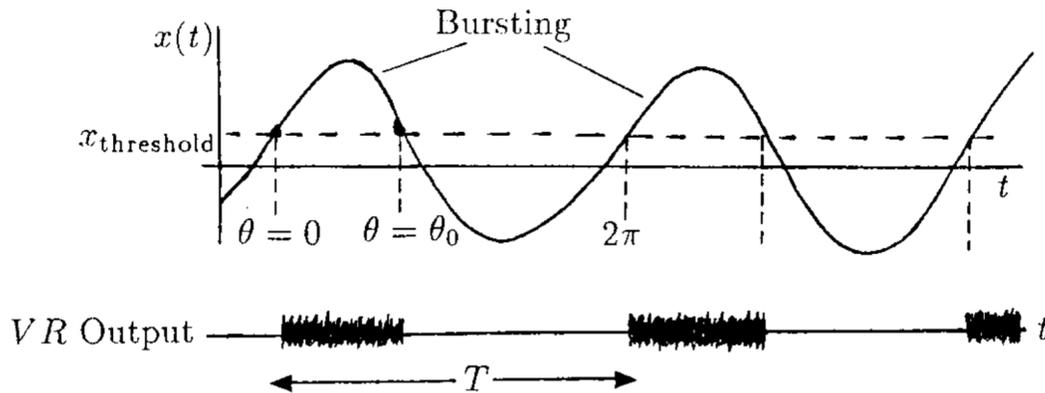


Figura 4.12: Registro periódico esquemático de un oscilador. El oscilador gatilla una actividad neuronal cuando el nivel de la salida supera un valor umbral. Imagen tomada de J. MURRAY, *Mathematical Biology*, 2002.

Secuencia de N osciladores acoplados

Ahora miramos el efecto del acoplamiento en cada oscilador segmental. Consideramos una serie de osciladores (en cada etapa hay un par, pero hemos probado que nuestro análisis requiere estudiar solo uno de ellos) que consiste de N variantes del modelo general (4.24). Una forma típica para estas ecuaciones puede ser el sistema

$$\frac{d\mathbf{x}_j}{dt} = \mathbf{f}_j(\mathbf{x}_j) + \mathbf{g}_j(\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N, \mathbf{c}), \quad j = 1, \dots, N. \quad (4.30)$$

Este sistema consiste de $n \times N$ ecuaciones diferenciales, pues

$$\mathbf{x}_j(t) = (x_{j1}(t), \dots, x_{jn}(t)).$$

Cada \mathbf{f}_j es un campo de vectores que representa la dinámica de cada oscilador aislado; \mathbf{g}_j representa el efecto de acoplamiento de los otros $N-1$ osciladores sobre el oscilador j -ésimo; y \mathbf{c} es un vector de parámetros de acoplamiento. Si $\mathbf{c} = \mathbf{0}$, los osciladores están desacoplados; esto es, $\mathbf{g}_j(\mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_N, \mathbf{0}) = \mathbf{0}$ y cada uno de los N osciladores simplemente tiene su propio ciclo límite γ_j como comportamiento asintótico.

El problema general (4.30) es intratable a menos que se asuman ciertas hipótesis adicionales. Aquí, asumiremos que el acoplamiento entre los osciladores es *débil*. Esto es, $|\mathbf{c}| \ll 1$ y $|\mathbf{g}| \ll |\mathbf{f}|$. El supuesto es que los ciclos límite γ_j solo se ven perturbados ligeramente por el acoplamiento. Esto nos permite usar luego métodos de perturbación. Luego, para cada oscilador sigue siendo apropiado usar las ecuaciones (4.27) que involucran la fase θ y las desviaciones $\mathbf{r}_j = (r_{j1}, \dots, r_{j(n-1)})$ del ciclo límite γ_j , pero ahora tenemos que incluir un término pequeño extra de acoplamiento. El conjunto de $n \times N$ ecuaciones que debemos estudiar es entonces

$$\begin{cases} \frac{d\mathbf{r}_j}{dt} = \mathbf{f}_{j1}(\mathbf{r}_j, \theta_j) + \mathbf{g}_j(\mathbf{r}_1, \dots, \mathbf{r}_N, \theta_1, \dots, \theta_N, \mathbf{c}), \\ \frac{d\theta_j}{dt} = \omega_j + f_{j2}(\mathbf{r}_j, \theta_j) + g_{j2}(\mathbf{r}_1, \dots, \mathbf{r}_N, \theta_1, \dots, \theta_N, \mathbf{c}), \end{cases} \quad (4.31)$$

con $j = 1, \dots, N$. Aquí, el ciclo límite j -ésimo viene dado por $\mathbf{r}_j = \mathbf{0}$.

Experimentalmente se ha observado que los osciladores individuales, cuando están desacoplados, tienen diferentes frecuencias ω_j y, por tanto, diferentes períodos $T_j = 2\pi/\omega_j$. Además, cuando los osciladores están acoplados, las oscilaciones de ciclo límite persisten. Luego, incluso cuando están acoplados, podemos caracterizar los osciladores por su fase θ_j , es decir, solo necesitamos considerar las perturbaciones en las fases θ_j producto del acoplamiento y podemos despreciar los cambios alrededor del estado asintótico $\mathbf{r}_j = \mathbf{0}$. En otras palabras, en lugar de estudiar el sistema completo (4.31) perturbado cerca de $\mathbf{r}_j = \mathbf{0}$, podemos considerar un sistema reducido de N fases acopladas de la forma

$$\frac{d\theta_j}{dt} = \omega_j + h_j(\theta_1, \dots, \theta_N, \mathbf{c}), \quad j = 1, \dots, N, \quad (4.32)$$

donde h_j incluye el efecto de acoplamiento débil de todos los otros osciladores con el j -ésimo. De hecho, también hay una justificación matemática (además de

la experimental) para considerar el modelo simplificado (4.32): Si analizamos una perturbación de (4.31) alrededor de $(\mathbf{r}_1, \dots, \mathbf{r}_N) = \mathbf{0}$, eventualmente la perturbación decae a cero y la solución converge de regreso a la oscilación periódica original; es decir, llegamos a un sistema de la forma (4.32). Notemos que (4.32) no incluye las amplitudes de las oscilaciones, únicamente la evolución de sus fases.

Más simplificaciones: Acoplamiento lineal de los N osciladores

Dado que asumimos perturbaciones pequeñas a los osciladores individuales, es razonable considerar un acoplamiento lineal. En esta situación, el sistema acoplado es de la forma (4.30) perturbado por términos lineales, es decir,

$$\frac{d\mathbf{x}_i}{dt} = \mathbf{f}_i(\mathbf{x}_i) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \mathbf{A}_{ij} \mathbf{x}_j, \quad i = 1, \dots, N, \quad (4.33)$$

donde el efecto del j -ésimo oscilador sobre el i -ésimo es simplemente proporcional a \mathbf{x}_j , y \mathbf{A}_{ij} son matrices de coeficientes de acoplamiento.

Las ecuaciones (4.33) incluyen tanto las fases como las amplitudes. Arriba argumentamos que solo necesitamos considerar un modelo de fases acopladas, así que (4.33) es más complicado de lo que necesitamos. Reescribiendo este sistema en términos solo de fases acopladas tenemos

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N a_{ij} h(\theta_j - \theta_i) \quad i = 1, \dots, N, \quad (4.34)$$

donde h es función periódica de su argumento. La forma (4.34) es apropiada pues es razonable pensar que un acoplamiento lineal involucraría una función de las diferencias de fase del oscilador i -ésimo con todos los otros en el sistema. Además, también es razonable esperar que las diferencias de fase sean periódicas, y por lo tanto que las funciones h_i sean periódicas. Aunque sabemos que también es posible que aparezcan comportamientos aperiódicos en osciladores acoplados (*¿Por qué?*), la evidencia experimental apoya la hipótesis de una dinámica periódica en este caso. Luego, de aquí en adelante, consideraremos específicamente $h(\phi) = \sin \phi$ en

(4.34). Así, el modelo queda

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N a_{ij} \sin(\theta_j - \theta_i) \quad i = 1, \dots, N. \quad (4.35)$$

Los coeficientes a_{ij} son una medida del efecto del j -ésimo oscilador sobre el i -ésimo. Si $a_{ij} > 0$, el efecto es excitatorio: la fase θ_j tiende a “halar” a θ_i hacia su valor. En cambio, si $a_{ij} < 0$, el efecto es inhibitorio: θ_j tiende a incrementar la diferencia de valor con θ_i . Con la función específica $\sin \theta$ que escogimos para h en (4.34), el máximo efecto excitatorio del j -ésimo oscilador sobre el i -ésimo es cuando están $\pi/2$ fuera de fase; el mínimo efecto excitatorio es cuando están $-\pi/2$ fuera de fase; y sin efecto cuando están en fase. La Figura 4.13 ilustra esquemáticamente el modelo y el efecto de acoplamiento sinusoidal.

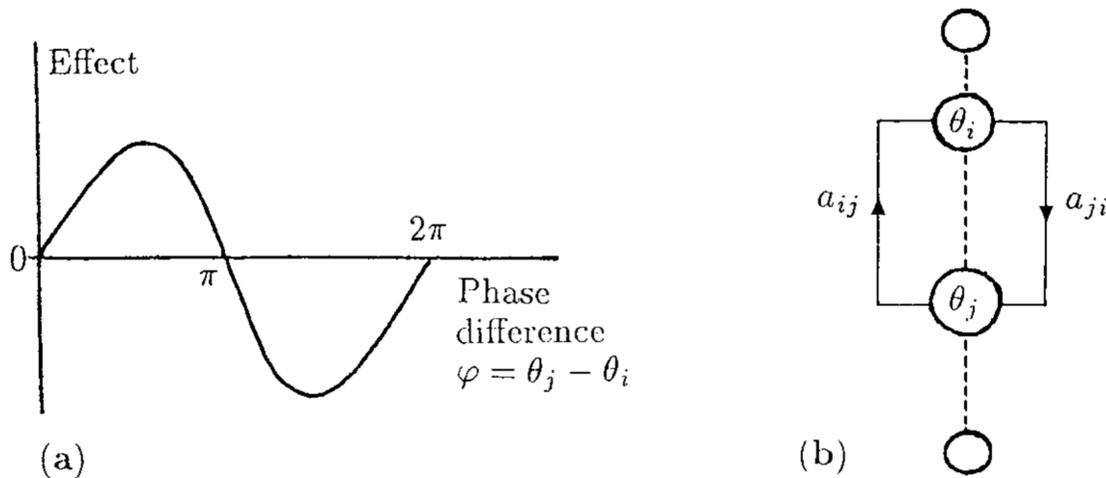


Figura 4.13: (a) Medida del efecto del j -ésimo oscilador sobre el i -ésimo para una forma sinusoidal para la función de interacción $h(\phi)$ de la diferencia de fase. (b) Representación esquemática del acoplamiento del i -ésimo y j -ésimo osciladores según (4.35). Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, 2002.

Aún más simplificaciones: Acoplamiento solo entre vecinos

Debemos decidir qué tipo de acoplamiento deseamos incluir en el modelo (4.35). Aquí analizamos el más simple, es decir, cuando cada oscilador está aco-

plado solo con sus vecinos más cercanos. En este caso, (4.35) se transforma en el sistema de N ecuaciones acopladas

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\theta_1}{dt} = \omega_1 + a_{12} \sin(\theta_2 - \theta_1), \\ \frac{d\theta_2}{dt} = \omega_2 + a_{21} \sin(\theta_1 - \theta_2) + a_{23} \sin(\theta_3 - \theta_2), \\ \vdots \\ \frac{d\theta_j}{dt} = \omega_j + a_{j,j-1} \sin(\theta_{j-1} - \theta_j) + a_{j,j+1} \sin(\theta_{j+1} - \theta_j), \\ \vdots \\ \frac{d\theta_N}{dt} = \omega_N + a_{N,N-1} \sin(\theta_{N-1} - \theta_N). \end{array} \right. \quad (4.36)$$

La forma de (4.36) sugiere reescribir nuestro sistema usando las nuevas variables y parámetros

$$\phi_j = \theta_j - \theta_{j+1}, \quad \Omega_j = \omega_j - \omega_{j+1},$$

para las diferencias de fase y diferencias de frecuencia, obteniendo el sistema de $N - 1$ ecuaciones

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\phi_1}{dt} = \Omega_1 - (a_{12} + a_{21}) \sin(\phi_1) + a_{23} \sin(\phi_2), \\ \frac{d\phi_2}{dt} = \Omega_2 + a_{21} \sin(\phi_1) - (a_{23} + a_{32}) \sin(\phi_2) + a_{34} \sin(\phi_3), \\ \vdots \\ \frac{d\phi_j}{dt} = \Omega_j + a_{j,j-1} \sin(\phi_{j-1}) - (a_{j,j+1} + a_{j+1,j}) \sin(\phi_j) + a_{j+1,j+2} \sin(\phi_{j+1}), \\ \vdots \\ \frac{d\phi_{N-1}}{dt} = \Omega_{N-1} + a_{N-1,N-2} \sin(\phi_{N-2}) - (a_{N-1,N} + a_{N,N-1}) \sin(\phi_{N-1}). \end{array} \right. \quad (4.37)$$

Dado que buscamos un patrón periódico regular el cual asociamos con el nado, podemos hacer más supuestos sobre los coeficientes de acoplamiento a_{ij} . También estamos buscando obtener el modelo más razonablemente simple que “imite” los

fenómenos observados experimentalmente. Supongamos que todos los coeficientes de acoplamiento en dirección desde la cabeza a la cola son iguales, i.e., $a_{j,j+1} = a_u$; y todos los coeficientes de acoplamiento de la cola a la cabeza son $a_{j,j-1} = a_d$. Luego, el sistema (4.37) en forma vectorial se escribe

$$\frac{d\phi}{dt} = \Omega + \mathbf{BS}, \quad (4.38)$$

donde

$$\phi = \begin{pmatrix} \phi_1 \\ \vdots \\ \phi_{N-1} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{S} = \begin{pmatrix} \sin(\phi_1) \\ \vdots \\ \sin(\phi_{N-1}) \end{pmatrix}, \quad \Omega = \begin{pmatrix} \Omega_1 \\ \vdots \\ \Omega_{N-1} \end{pmatrix},$$

y \mathbf{B} es la matriz $(N-1) \times (N-1)$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} -(a_d + a_u) & a_u & \cdot & \cdot & \cdot \\ a_d & -(a_d + a_u) & a_u & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \ddots & \ddots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \ddots & \ddots & a_u \\ \cdot & \cdot & \cdot & a_d & -(a_d + a_u) \end{pmatrix}. \quad (4.39)$$

Nos interesan soluciones de (4.38) con fases enganchadas (*phase locked*). Esto es, el acoplamiento debe ser tal que todos los osciladores tengan el mismo período. Esto equivale a decir que las diferencias de fase ϕ_j entre los osciladores es siempre constante para todo $j = 1, 2, \dots, N-1$. Esto, a su vez, significa que $d\phi_j/dt = 0$. Por lo tanto, buscamos soluciones de equilibrio de (4.38), esto es, soluciones de

$$\mathbf{0} = \Omega + \mathbf{BS} \quad \Rightarrow \quad \mathbf{S} = -\mathbf{B}^{-1}\Omega. \quad (4.40)$$

Dado que \mathbf{S} involucra a $\sin(\phi_j)$, $j = 1, 2, \dots, N-1$, entonces las soluciones de equilibrio existen si y solo si todos los elementos de $-\mathbf{B}^{-1}\Omega$ están entre -1 y 1 .

Caso particular: 2 osciladores

En este caso el sistema (4.38) se reduce a una sola ecuación para la diferencia de fase $\phi = \theta_1 - \theta_2$; a saber,

$$\frac{d\phi}{dt} = \Omega - (a_d + a_u) \sin(\phi). \quad (4.41)$$

Esta ecuación tiene soluciones con fases enganchadas, donde $d\phi/dt = 0$, si y solo si,

$$|\Omega| \leq |a_d + a_u|.$$

Si denotamos las soluciones de equilibrio de (4.41) por ϕ^* , entonces si

(a) $|\Omega| < |a_d + a_u|$, entonces hay dos equilibrios distintos; uno de ellos satisface $|\phi^*| < \pi/2$, y el otro $\pi/2 < |\phi^*| < 3\pi/2$.

(b) $|\Omega| = |a_d + a_u|$, entonces hay un solo equilibrio en $\phi^* = \pi/2$, o bien $\phi^* = 3\pi/2$.

Podemos determinar la estabilidad de estos equilibrios linealizando (4.41) en ϕ^* :

$$\frac{d\psi}{dt} = -((a_d + a_u) \cos(\phi^*))\psi.$$

En el caso (a), uno de los equilibrios es estable y el otro es inestable, determinados por el signo de $\cos(\phi^*)$. Este equilibrio estable es la solución con las fases enganchadas que nos interesa. A medida que la intensidad del acoplamiento $|a_d + a_u|$ decrece relativo a la diferencia de frecuencia $|\Omega|$, $|\Omega|/|a_d + a_u|$ se incrementa y los dos equilibrios se acercan. En el límite, cuando $|a_d + a_u| \rightarrow |\Omega|$ (caso (b)), ambos equilibrios colapsan en un estado estacionario no hiperbólico, pues $\cos(\phi^*) = 0$. Finalmente, para $|\Omega| > |a_d + a_u|$ no hay puntos de equilibrio. Por lo tanto, ocurre una *bifurcación silla-nodo* a medida que la intensidad del acoplamiento $|a_d + a_u|$ se hace más débil relativo a la diferencia de frecuencia $|\Omega| = \omega_1 - \omega_2$, después de lo cual la solución con fase enganchada estable deja de existir.

Sistema de N osciladores con desfase constante

Regresemos por última vez al modelo (4.38). Este sistema puede que todavía sea innecesariamente complicado. Lo que deseamos mostrar es que los osciladores acoplados de esta manera general son capaces de generar un sistema con fases enganchadas estable, tal como requiere un generador de patrones central para producir las señales necesarias para el nado. Luego, aquí consideramos un sistema donde hay un desfase constante entre segmentos vecinos; esto es, asumimos que existe un equilibrio ϕ^* donde la diferencia de fase $\phi_j^* = \theta_j^* - \theta_{j+1}^* = \delta > 0$ es una constante positiva. Esta situación es de particular relevancia para las

observaciones experimentales asociadas a la figura 4.9: Una hilera de osciladores de este tipo es característico de una onda viajera uniforme. Aunque el análisis se puede hacer con cualquier función h periódica en (4.34), continuamos usando el ejemplo $h(\phi) = \sin(\phi)$ para ser consistentes.

Sea $\Delta = \sin(\delta) > 0$. Entonces, el sistema de ecuaciones (4.40) para los estados de equilibrio de (4.38) queda

$$\left\{ \begin{array}{l} \Omega_1 + (-(a_d + a_u) + a_u)\Delta = 0 \Rightarrow \Omega_1 = a_d\delta, \\ \vdots \\ \Omega_j + (a_d - (a_d + a_u) + a_u)\Delta = 0 \Rightarrow \Omega_j = 0, \quad j = 2, \dots, N-2, \\ \vdots \\ \Omega_{N-1} + (a_d - (a_d + a_u))\Delta = 0 \Rightarrow \Omega_{N-1} = a_u\delta. \end{array} \right. \quad (4.42)$$

En términos de las frecuencias originales, dado que $\Omega_j = \omega_j - \omega_{j+1}$, esto nos da

$$\left\{ \begin{array}{l} \omega_j = \omega, \quad j = 2, \dots, N-1, \\ \omega_1 = \omega + a_d \sin(\delta) > \omega, \\ \omega_N = \omega - a_u \sin(\delta) < \omega. \end{array} \right. \quad (4.43)$$

Estas soluciones de equilibrio implican que todos los osciladores, excepto por el primero y el último, poseen la misma frecuencia natural de cada oscilador segmental aislado. El oscilador de la cabeza está calibrado a una frecuencia más alta, mientras que el de la cola está ajustado a la baja. En esto, estamos asumiendo que los coeficientes $a_u, a_d > 0$, esto es, el acoplamiento es excitatorio. La onda resultante viaja desde la cabeza a la cola. Otra solución a este problema de desfase constante δ es cuando el oscilador de la cabeza está ajustado a una frecuencia más baja, y el de la cola más alta con $a_u, a_d < 0$. Esto resulta en una onda que se propaga desde la cola a la cabeza; es decir, el pez nada en reversa, lo cual es algo que algunos peces sí pueden hacer!

Finalmente, analicemos la estabilidad de esta solución de equilibrio con desfase constante. Linealizando (4.38) y evaluando en la solución de equilibrio $\phi^* = \delta$ nos da

$$\frac{d\psi}{dt} = \mathbf{B} \cos(\delta)\psi,$$

donde la matriz \mathbf{B} está dada por (4.39), depende solo de los coeficientes de acoplamiento a_d y a_u y es una matriz tridiagonal $(N-1) \times (N-1)$. Los valores

propios asociados satisfacen la ecuación característica

$$|\mathbf{B} \cos(\delta) - \lambda \mathbf{I}| = 0,$$

donde \mathbf{I} es la matriz identidad $(N - 1) \times (N - 1)$. Dado que $0 < \cos \delta < 1$, usando el criterio de Routh-Hurwitz en el polinomio característico anterior, se puede demostrar que $\text{Re}(\lambda) < 0$. Por lo tanto, la solución de equilibrio $\phi^* = \delta$ es asintóticamente estable.

Sin embargo, por cada j hay dos soluciones que satisfacen $\sin(\phi_j) = \sin(\delta)$. Esto nos da un total de otras $2^{N-1} - 2$ soluciones de equilibrio con enganche de fase. No obstante, se puede demostrar que todas las otras son inestables, pues poseen al menos un valor propio con $\text{Re}(\lambda) > 0$. Por lo tanto, concluimos que la solución $\phi^* = \delta$ con (4.43) es aquella relevante cuando hay una diferencia de fase constante entre osciladores segmentales vecinos, y luego es la que da lugar a ondas estables que se propagan por la espina dorsal.

4.4. Dinámica cuasiperiódica y ruta al caos

En esta sección adoptamos un enfoque más abstracto, pero que a la vez nos permite obtener una visión más general de los osciladores acoplados. Aquí consideramos sistemas de la forma general:

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_1 &= f_1(\theta_1, \theta_2), \\ \dot{\theta}_2 &= f_2(\theta_1, \theta_2), \end{aligned} \tag{4.44}$$

donde $(\theta_1, \theta_2) \in \mathbb{S}^1 \times \mathbb{S}^1 = \mathbb{T}^2$ es el toro bidimensional, y f_1 y f_2 son funciones periódicas en ambos argumentos.

Por ejemplo, un modelo simple de osciladores acoplados de esta forma viene dado por

$$\begin{cases} \dot{\theta}_1 = \omega_1 + K_1 \sin(\theta_2 - \theta_1), \\ \dot{\theta}_2 = \omega_2 + K_2 \sin(\theta_1 - \theta_2), \end{cases} \tag{4.45}$$

donde θ_1, θ_2 son las fases de los osciladores, $\omega_1, \omega_2 > 0$ son sus frecuencias naturales, y $K_1, K_2 \geq 0$ son las constantes de acoplamiento. En particular, la ecuación (4.45) ha sido usada para modelar la interacción entre ritmos circadianos humanos y el ciclo sueño-vigilia.

La clave es considerar las trayectorias de (4.45) en un toro. Para visualizar el flujo, imaginemos dos puntos corriendo alrededor de un círculo a tasas instantáneas $\dot{\theta}_1$ y $\dot{\theta}_2$. Alternativamente, podemos imaginar un único punto trazando una trayectoria en un toro con coordenadas (θ_1, θ_2) ; ver figura 4.14.

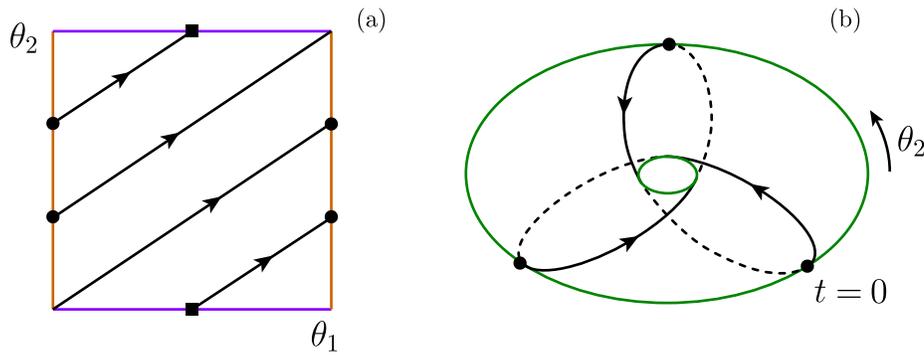


Figura 4.14: Flujo racional en el toro con $\frac{\omega_2}{\omega_1} = \frac{3}{2}$.

Sistema desacoplado

En este caso $K_1 = K_2 = 0$. Luego, (4.45) se reduce a $\dot{\theta}_1 = \omega_1$, $\dot{\theta}_2 = \omega_2$. Las correspondientes trayectorias en el cuadrado de la figura 4.14 son líneas rectas con pendiente constante

$$\frac{d\theta_2}{d\theta_1} = \frac{\omega_2}{\omega_1}.$$

Hay dos casos cualitativamente distintos, dependiendo si la pendiente es un número racional o irracional.

Si la pendiente es **racional**, entonces

$$\frac{\omega_2}{\omega_1} = \frac{p}{q}$$

para ciertos enteros p, q sin factor común. En este caso, *todas las trayectorias son órbitas cerradas* en el toro, pues θ_1 completa p revoluciones en el mismo tiempo que θ_2 completa q revoluciones. Por ejemplo, la figura 4.14(a) muestra una trayectoria en el toro con $p = 3, q = 2$. Cuando se grafica esta misma trayectoria en el toro nos da un *nudo de trébol* como se ve en la figura 4.14(b) desde una

vista superior del toro. Sigamos la trayectoria anudada y contemos el número de revoluciones hechas por θ_2 durante el tiempo en que θ_1 hace una revolución, donde θ_1 es la latitud y θ_2 es longitud. Comenzando en el ecuador exterior en $t = 0$ la trayectoria se mueve hacia la cima de la superficie, se desliza hacia el orificio, viaja a lo largo del fondo de la superficie, y luego reaparece en el ecuador exterior habiendo recorrido *dos tercios* de una vuelta completa alrededor del toro. Luego, θ_2 hace *dos tercios* de una revolución mientras θ_1 hace una revolución; es decir, $p = 3$, $q = 2$.

De hecho, las trayectorias siempre son anudadas si $p, q \geq 2$ no tienen factores comunes. Las curvas resultantes se llaman *nudos de toro* $p : q$.

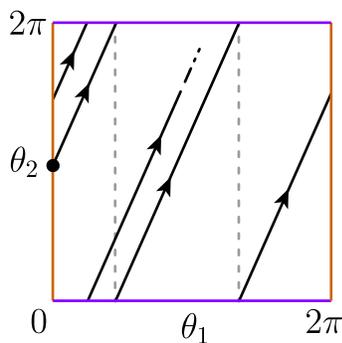


Figura 4.15: Flujo irracional en el toro.

Si la pendiente es **irracional** como en la figura 4.15, entonces el flujo se dice **cuasiperiódico**. Toda trayectoria da vueltas eternamente en el toro, nunca intersectándose a sí misma y nunca cerrándose. Si una trayectoria se lograra cerrar, necesariamente realizaría un número entero de revoluciones en ambos θ_1 y θ_2 ; luego, la pendiente sería racional, contrario a nuestra suposición.

Más aún, cuando la pendiente es irracional, cada trayectoria es **densa** en el toro, es decir, cada órbita pasa arbitrariamente cerca de cualquier punto en el toro.

La cuasiperiodicidad es importante pues es un nuevo tipo de comportamiento a largo plazo. A diferencia de otros tipos de comportamiento asintótico (puntos de equilibrio, órbitas periódicas, incluso caos), la cuasiperiodicidad sólo ocurre en el toro.

Sistema acoplado

Ahora consideremos (4.45) en el caso acoplado donde $K_1, K_2 > 0$. Tal como hemos estudiado en otros ejemplos, la dinámica se puede descifrar al mirar la diferencia de fase $\phi = \theta_1 - \theta_2$. Entonces (4.45) se transforma en

$$\dot{\phi} = \omega_1 - \omega_2 - (K_1 + K_2) \sin \phi. \quad (4.46)$$

El análisis se simplifica si introducimos nuevas variables $\tau = (K_1 + K_2)t$, $\delta = \frac{\omega_1 - \omega_2}{K_1 + K_2}$, y la ecuación (4.46) es equivalente a

$$\phi' = \frac{d\phi}{d\tau} = \delta - \sin(\phi), \quad (4.47)$$

es decir, la misma ecuación (4.23) vista anteriormente. El parámetro adimensional δ es una medida comparativa de la diferencia entre las dos frecuencias, relativa a la intensidad $K_1 + K_2$ de los acoplamientos.

Recordemos los retratos de fase de (4.47) que aparecen en la figura 4.8. Al buscar los puntos de equilibrio de (4.46), vemos que hay dos equilibrios si $|\omega_1 - \omega_2| < K_1 + K_2$ y ninguno si $|\omega_1 - \omega_2| > K_1 + K_2$. Supongamos el primer caso; los equilibrios vienen definidos implícitamente por

$$\sin \phi^* = \frac{\omega_1 - \omega_2}{K_1 + K_2}.$$

Al mirar el gráfico de $\dot{\phi}$ vs ϕ en la figura 4.8(b), vemos que todas las trayectorias de (4.46) se acercan asintóticamente al equilibrio estable ϕ_1 . Por lo tanto, en el toro, las trayectorias de (4.45) se acercan a una solución de fases enganchadas (phase locked) en la cual los osciladores están separados por una diferencia de fase constante $\phi^* = \phi_1$. Esta solución es *periódica*. De hecho, ambos osciladores corren a una frecuencia constante dada por $\omega^* = \dot{\theta}_1^* = \dot{\theta}_2^* = \omega_2 + K_2 \sin \phi^*$. Sustituyendo el valor de $\sin \phi^*$ nos da

$$\omega^* = \frac{K_1\omega_2 + K_2\omega_1}{K_1 + K_2}.$$

Ésta se conoce como la **frecuencia de compromiso** pues cae entre las frecuencias naturales de los dos osciladores, esto es, $\omega_2 < \omega^* < \omega_1$.

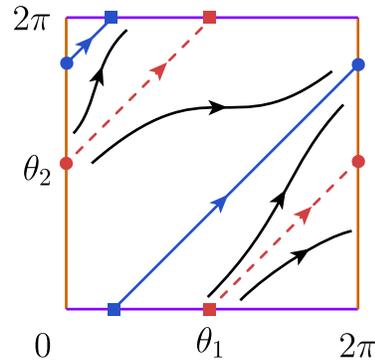


Figura 4.16: Trayectorias tienden a una solución de fase enganchada en el toro, i.e, un ciclo con diferencia de fase constante.

La figura 4.16 muestra el retrato de fase en el toro. Las soluciones enganchadas estable e inestable aparecen como líneas diagonales (continua y discontinua, respectivamente) de pendiente 1, pues $\dot{\theta}_1 = \dot{\theta}_2 = \omega^*$.

Si separamos las frecuencias naturales, por ejemplo al desintonizar uno de los osciladores logrando que $|\omega_1 - \omega_2|$ aumente, entonces las soluciones enganchadas se acercan entre sí y colisionan cuando $|\omega_1 - \omega_2| = K_1 + K_2$ en una bifurcación silla-nodo; ver 4.8(c). Después de esta colisión, es decir para $|\omega_1 - \omega_2| > K_1 + K_2$, el flujo es como el del caso desacoplado: Tenemos flujo cuasiperiódico o bien racional, dependiendo de los parámetros. La única diferencia es que ahora las trayectorias en el cuadrado con lados identificados son curvas y no líneas rectas.

4.4.1. Ruta al caos por cuasiperiodicidad

Consideremos un sistema de ecuaciones diferenciales que modela la interacción de N osciladores acoplados. Supongamos que la dinámica comienza de nuevo con un ciclo o solución periódica. A medida que un parámetro de control del modelo se mueve, aparece una segunda periodicidad (o equivalentemente, una nueva frecuencia) en el comportamiento del sistema. Este fenómeno se conoce como *bifurcación de toro (Neimark-Sacker)*, y genera la aparición de un toro invariante 2D. Podemos pensar que el sistema (4.45) modela el flujo restringido a este toro.

Si la razón entre el período del segundo movimiento y el período del primero

es un número irracional, entonces el movimiento en el toro es cuasiperiódico. Las trayectorias del espacio de estados entonces tienden hacia (o residen en) la superficie de un toro. Bajo ciertas circunstancias, si el parámetro de control cambia aún más, el movimiento se vuelve caótico. Esta ruta también es conocida como el *escenario Ruelle-Takens*. A medida que el parámetro de control varía, uno puede esperar la aparición de una tercera frecuencia. Ahora las trayectorias viven en un toro tridimensional (correspondiente al movimiento cuasiperiódico en un espacio de estados con cuatro o más dimensiones). Con cambios adicionales en el parámetro, el movimiento en el toro puede destruirse y el comportamiento del sistema puede volverse caótico creando un atractor caótico. (Sin embargo, algunos sistemas pueden pasar directamente de un comportamiento con tan solo dos frecuencias al comportamiento caótico). La figura 4.17 ilustra esquemáticamente esta ruta al caos.

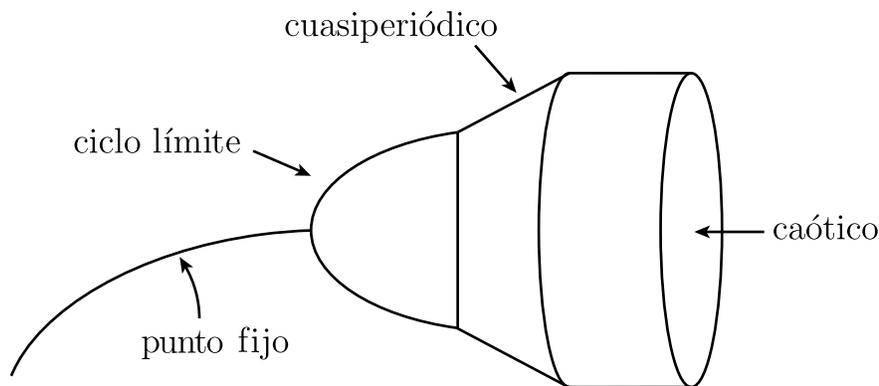


Figura 4.17: Representación esquemática de la evolución de atractores en el espacio de estados para la ruta cuasiperiódica al caos.

Espectro de potencia de Fourier

Dentro de todas sus aplicaciones conocidas, el análisis de Fourier también posee una utilidad para estudiar dinámica no lineal, y en particular, nos permite cuantificar las transiciones al caos por cuasiperiodicidad. Concretamente, al calcular el *espectro de potencia* de una solución podemos estudiar el cambio en su periodicidad o contenido de frecuencia.

Asumiendo que una solución $x(t)$ está definida para $-\infty < t < \infty$, la *transformada de Fourier* $F(\omega)$ de $x(t)$ y su inversa están definidas por las siguientes relaciones

$$F(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} x(t)e^{-i\omega t} dt, \quad x(t) = \int_{-\infty}^{\infty} F(\omega)e^{i\omega t} d\omega. \quad (4.48)$$

A partir de estas definiciones, se puede derivar el teorema de Parseval:

$$\int_{-\infty}^{\infty} |x(t)|^2 dt = \int_{-\infty}^{\infty} |F(\omega)|^2 d\omega. \quad (4.49)$$

Si $x(t)$ representa un desplazamiento instantáneo, el lado izquierdo de (4.49) es proporcional a la energía total. Dado que el lado derecho debe tener las mismas dimensiones, entonces $|F(\omega)|^2$ representa la energía por unidad de intervalo de frecuencia. Aparte de un factor de normalización apropiado, $S(\omega) \equiv |F(\omega)|^2$ se llama el **espectro de potencia**. Nos entrega información sobre la distribución de energía como función de la frecuencia.

Consideremos nuevamente el ejemplo anterior de N osciladores acoplados en ruta al caos via cuasiperiodicidad. Podemos integrar numéricamente nuestro modelo de osciladores acoplados hasta que se asienta en un movimiento estacionario. Descartamos el transiente inicial de la solución y registramos las coordenadas del comportamiento asintótico como una serie de tiempo o señal. A continuación calculamos el espectro de potencias de Fourier de esta señal a partir de la transformada de Fourier de la serie de tiempo. Como esta señal viene dada en forma discreta, reemplazamos la transformada de Fourier continua (4.48) por la transformada de Fourier discreta.

Pensemos que estamos en el escenario inicial donde el sistema se asienta en una solución periódica. En este caso, este análisis de Fourier nos mostrará una única frecuencia. Si variamos el parámetro del modelo y la dinámica se vuelve periódica o cuasiperiódica en un toro, o incluso caótica, ¿cómo se verá el espectro de frecuencias asociado? Si la señal es periódica o cuasiperiódica, entonces el espectro de potencias de Fourier consistirá de una secuencia de “espigas” en las frecuencias fundamentales, sus armónicos, y en las frecuencias que sean las sumas y diferencias de las variadas frecuencias. El punto crucial aquí es que **el espectro consistirá de un conjunto discreto de frecuencias** como en la figura 4.18. Para una solución de período (normalizado) $T = 1$, la espiga se

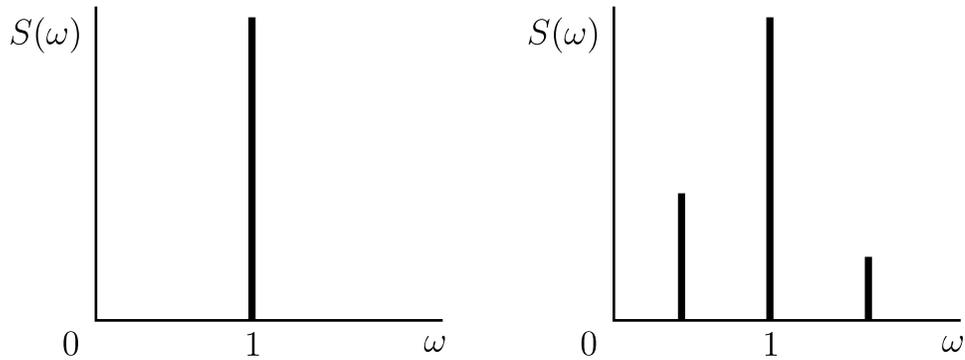


Figura 4.18: Espectro de potencia para período 1 (izquierda) y período 2 (derecha).

ubicará en la frecuencia principal $\omega = 1$. Supongamos que el parámetro de control se incrementa, y resulta en el espectro de potencia de la figura del lado derecho, donde además de la espiga en la frecuencia principal, hay una espiga más pequeña en la frecuencia subarmónica $\omega/2 = 0,5$; esto indica que la solución tiene período $T = 2$. Notemos que también hay una espiga en $3(\omega/2) = 1,5$, indicándonos que hay algo de energía en el tercer armónico de la frecuencia subarmónica. La aparición de armónicos puede complicar el espectro de potencia, pero solo hay que recordar que para un período n , la espiga de menor frecuencia está en ω/n .

En la figura 4.19 se compara la evolución de un sistema descrito por dos frecuencias en un toro. A la izquierda, las frecuencias son conmensurables, y el comportamiento es obviamente periódico. A la derecha, las frecuencias son inconmensurables y el comportamiento es bastante irregular y nunca vuelve a repetirse exactamente. Sin embargo, una medición del espectro de potencia del comportamiento cuasiperiódico revela claramente que solo hay dos frecuencias presentes

Sin embargo, si la señal no es ni periódica ni cuasiperiódica (por ejemplo, es caótica), entonces el **espectro de potencia de Fourier será continuo** como el de la figura 4.20. Cuando la solución es caótica, el correspondiente espectro “se reparte” en todas las frecuencias. Luego, la aparición súbita de un continuo de frecuencias a partir de un espectro discreto, a medida que un parámetro varía, es un indicador de la aparición de dinámica caótica.

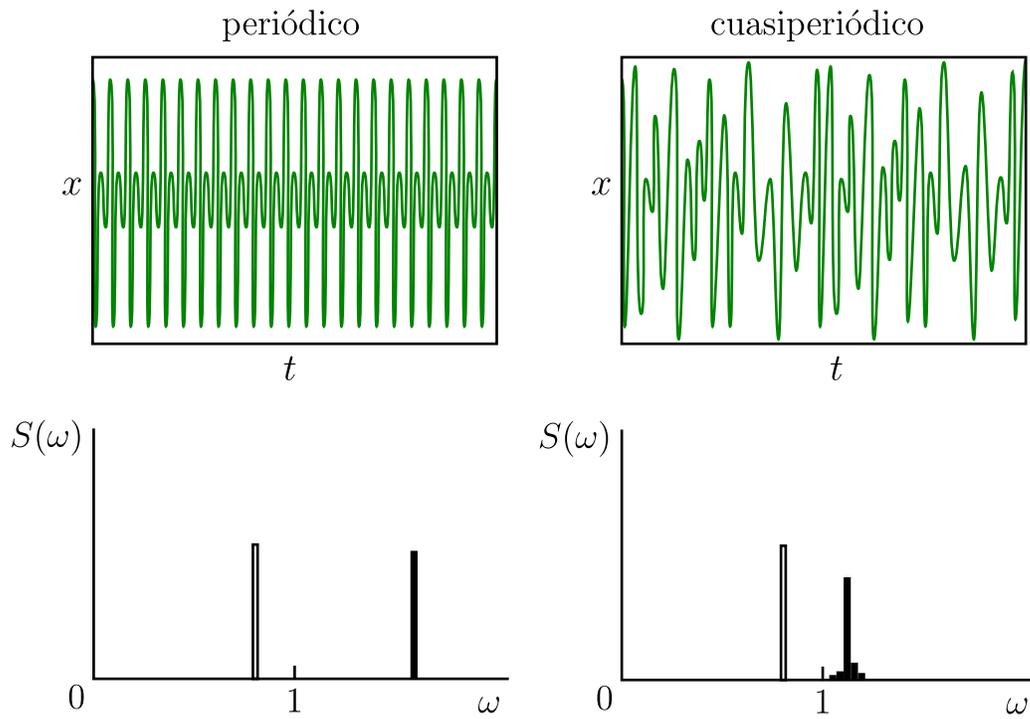


Figura 4.19: A la izquierda la evolución temporal de un sistema con dos frecuencias con $\omega_1 = 2\omega_2$. A la derecha la evolución cuando las dos frecuencias son incommensurables, $\omega_1 = \sqrt{2}\omega_2$.

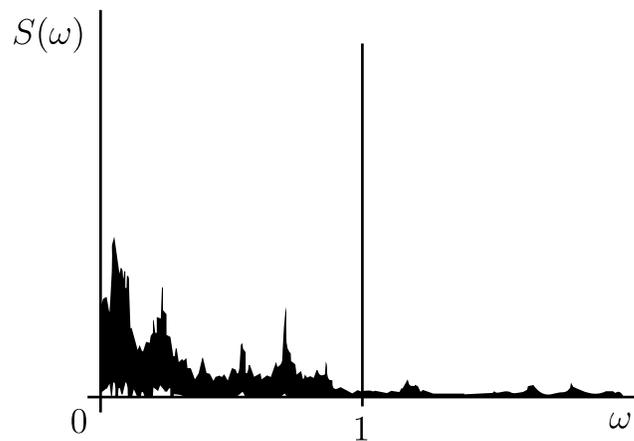


Figura 4.20: Espectro de potencia para un oscilador caótico. Imagen tomada de R. H. ENNS, *It's a Nonlinear World*, Springer, 2011.

Capítulo 5

Oscilaciones biológicas II – Oscilaciones de relajación, propagación de impulsos nerviosos, y teoría geométrica de perturbación singular

Consideremos un modelo general de la forma:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = f(u, \alpha), \\ \frac{d\alpha}{dt} = \epsilon g(u, \alpha). \end{cases} \quad (5.1)$$

donde $0 < \epsilon \ll 1$ es un parámetro pequeño, $u \in \mathbb{R}^n$ es un vector de estados (por ejemplo, podrían ser concentraciones químicas, densidades poblacionales, etc), y $\alpha \in \mathbb{R}$ es una variable que cambia lentamente.

Al tomar el límite singular $\epsilon \rightarrow 0$, se tiene $d\alpha/dt \approx 0$ y α se vuelve simplemente una constante. En tal caso, el sistema (5.1) queda gobernado por la dinámica de u y donde α puede interpretarse como un parámetro. Por lo tanto, para efectos prácticos α posee una dualidad entre variable lenta y parámetro constante, dependiendo de cuál es la escala de tiempo en que uno esté trabajando.

Ejemplo 16 El retrato de fase en el espacio de estados (u, α) en la figura 5.1 también podría interpretarse como un diagrama de bifurcación (!!!). Pensemos inicialmente en α como un parámetro. Si α está en el rango $\alpha_1 < \alpha < \alpha_2$, hay

tres equilibrios con respecto a la variable u , dos estables y uno inestable. Ahora, hagamos que α varíe periódicamente entre $[\alpha_1 - \epsilon, \alpha_2 + \epsilon]$. Iniciemos esta variación en $\alpha = \alpha_1$ y supongamos que u está en un estado de equilibrio en el punto A ; luego, α aumenta lentamente hasta que llega a $\alpha = \alpha_2$. En este punto, el equilibrio pierde estabilidad en B y la solución “salta” rápidamente hacia C ubicado en la otra rama estable. La rapidez de este salto se manifiesta también en la serie de tiempo de u versus t donde esta transición desde B a C posee una duración muy corta. A continuación, α disminuye lentamente desde α_2 hasta α_1 hasta que u llega al punto D y “salta” rápidamente de regreso al punto A . De esa manera, si ahora vemos a α nuevamente como una variable en esta evolución recién descrita, vemos que se genera un ciclo límite en el espacio de estados (u, α) , el cual alterna episodios lentos y rápidos donde se distinguen (al menos) dos escalas de tiempo distintas. Este fenómeno se conoce como una **oscilación de relajación**: ritmos periódicos que alternan lentas “acumulaciones” seguidas por súbitas “descargas” (cambios abruptos en la amplitud de u).

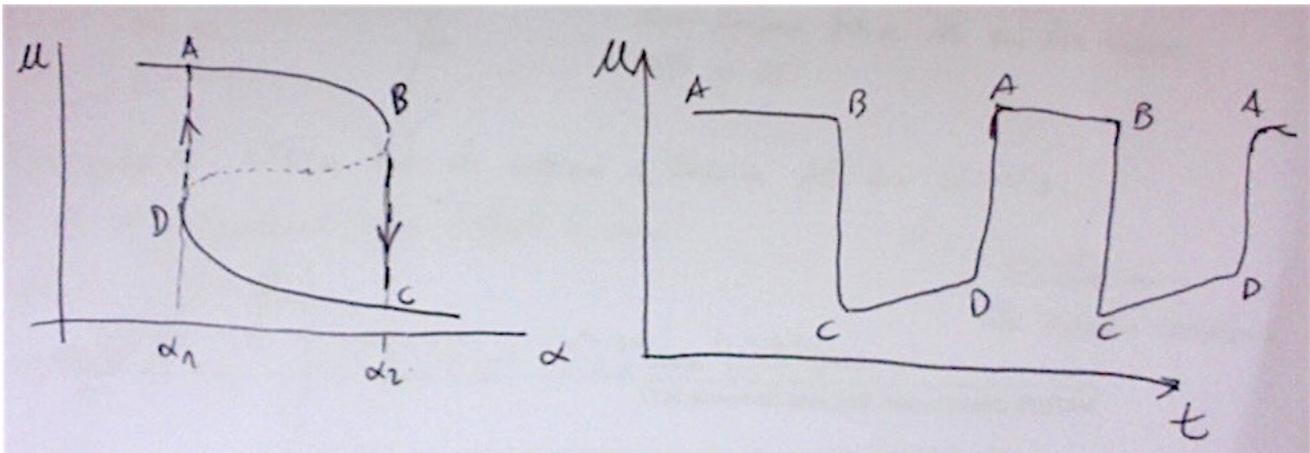


Figura 5.1: Oscilaciones de relajación conteniendo episodios rápidos y lentos. (a) El estado estacionario u depende del “parámetro” α . Los equilibrios en el segmento discontinuo son inestables. (b) La variable u se comporta en forma cíclica si α varía lentamente de manera periódica.

Ejemplo 17 La figura 5.2 muestra un diagrama de las amplitudes u_{per} de soluciones periódicas versus el parámetro/variable α . Imaginémonos que partimos

en el segmento AB : Aquí el sistema muestra oscilaciones periódicas estables de pequeña amplitud alrededor de un equilibrio. Al pasar a la rama BC , la misma oscilación se vuelve inestable; para $\alpha > \alpha_2$ la solución periódica se bifurca rápidamente a una oscilación de mayor amplitud con cotas para u en las curvas EF y HI . Si tomamos esta oscilación de gran amplitud y decrecemos α , ocurrirá una bifurcación “de regreso” a la rama AB en $\alpha = \alpha_1$. De esta manera, si α varía periódicamente entre $[\alpha_1 - \epsilon, \alpha_2 + \epsilon]$ obtendremos una solución periódica que alterna entre oscilaciones de gran amplitud y oscilaciones de pequeña amplitud como en la figura 5.3; estas son las llamadas *oscilaciones de modo mixto*.

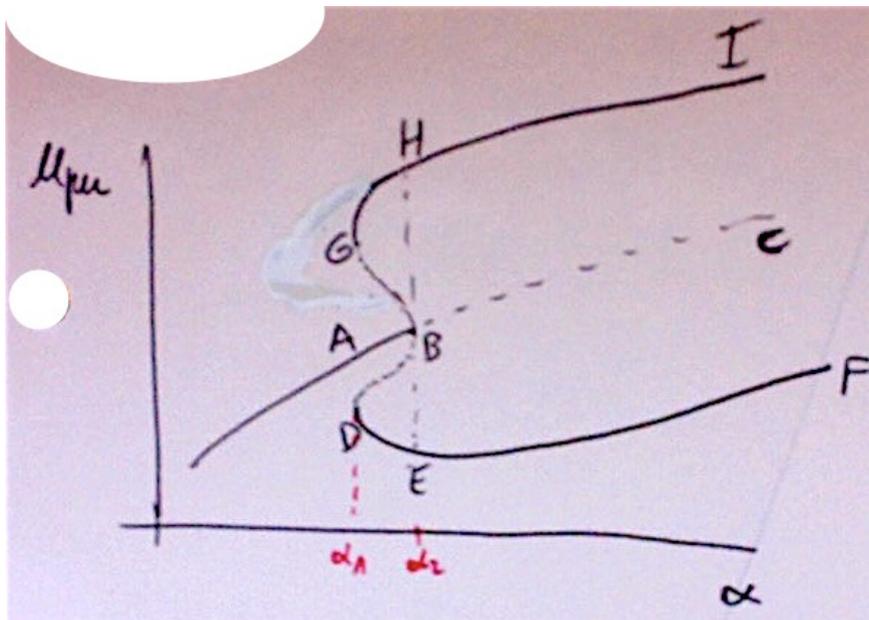


Figura 5.2: Diagrama de bifurcación esquemático de amplitud de soluciones periódicas del sub-sistema rápido a medida que α varía periódicamente. Las líneas discontinuas representan ramas inestables.

Las oscilaciones de relajación que aparecen en sistemas de la forma (5.1) son el foco de este capítulo. Estos modelos también se conocen como **sistemas slow-fast** por la separación en distintas escalas de tiempo en las que evolucionan sus variables de estado. En este capítulo veremos cómo estos sistemas nos ayudan a entender fenómenos de propagación de impulsos nerviosos en células nerviosas (No es la única aplicación, existen muchas más!). En primer lugar, describiremos los

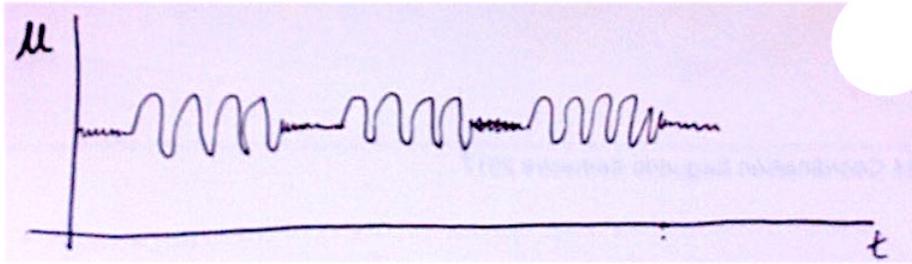


Figura 5.3: Oscilaciones de modo mixto. Comportamiento periódico típico a medida que α varía periódicamente en la ventana $[\alpha_1 - \epsilon, \alpha_2 + \epsilon]$ para el diagrama de bifurcación de la figura 5.2.

modelos matemáticos pioneros de Hodgkin-Huxley y Fitzhugh-Nagumo, y luego daremos algunos aspectos básicos de la teoría matemática que podemos ocupar para analizar y extraer información de un sistema slow-fast particular.

5.1. Propagación de impulsos nerviosos en neuronas

5.1.1. Teoría de Hodgkin-Huxley de membranas celulares

En 1952 Hodgkin y Huxley presentaron un trabajo sobre la propagación de impulsos nerviosos, tomando como base los datos obtenidos en el axón de un calamar gigante. El trabajo les haría merecedor de un premio Nobel.

El axón es una de las componentes de una célula nerviosa, al igual que el soma y sus dendritas; ver figura 5.4. El axón está cubierto de una membrana que la separa del exterior de la neurona. La membrana es una pared permeable que permite el paso de varios iones químicos. Esta permeabilidad es modulada por corrientes eléctricas y potenciales eléctricos presentes, mayoritariamente de potasio (K^+) y sodio (Na^+). El paso de iones cargados a través de la membrana provoca la aparición de pulsos eléctricos, los cuales se pueden medir. Cuando la neurona está en reposo, la diferencia de potencial en la membrana del axón es aproximadamente $-70mV$. Las desviaciones en el potencial a través de la membrana, medidas desde el estado de reposo, son observables en experimentos. Una técnica que puede ocuparse en experimentos para provocar cambios en el potencial es estimular la membrana con una corriente eléctrica I , lo que provoca cambios en la permeabilidad de la membrana, permitiendo el paso de más iones

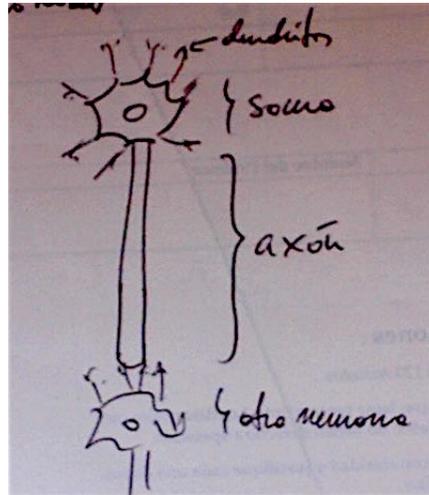


Figura 5.4: Representación esquemática de una neurona.

desde/hacia el interior del axón.

Modelo de Hodgkin-Huxley

Consideremos una dinámica espacial homogénea *a lo largo del axón*, es decir, no hay propagación espacial de potencial de acción a lo largo del axón. Asumimos que la corriente eléctrica es tomada como positiva (+) hacia afuera del axón. Esta corriente está compuesta por iones individuales que atraviesan la membrana. También debemos considerar la contribución de la variación en el tiempo del potencial transmembrana (i.e., la contribución de la capacitancia de la membrana misma). Luego, se puede comprobar que la membrana del axón funciona similar a un circuito eléctrico, de manera que

$$-\sum_i I_i = C \frac{dV}{dt},$$

donde C es la capacitancia de la membrana del axón, $\sum_i I_i$ es la contribución de los movimientos de iones atravesando la membrana, y $V(t)$ es el potencial en la membrana.

Basados en datos experimentales:

$$\begin{aligned} \sum_i I_i &= I_{N_a} + I_K + I_L \\ &= g_{N_a} m^3 h (V - V_{N_a}) + g_k n^4 (V - V_k) + g_L (V - V_L), \end{aligned}$$

donde I_{N_a} es la corriente de iones de sodio, I_K es la corriente de iones de potasio, e I_L es la contribución de iones de otros elementos; los parámetros g_i son conductancias constantes; V_{N_a}, V_K, V_L son potenciales en el equilibrio; y las variables m, n, h (acotadas entre $[0, 1]$) están definidas por las ecuaciones:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m, \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n, \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h, \end{array} \right. \quad (5.2)$$

donde α_i y β_i son funciones de V (determinadas empíricamente usando datos experimentales). Por ejemplo, $\alpha_n(V), \alpha_M(V) \sim \frac{1}{2}(1 + \tanh(V))$, y $\alpha_h(V) \sim \frac{1}{2}(1 - \tanh(V))$.

Si además aplicamos una corriente externa I_a , obtenemos:

$$-I_a(t) = \sum_i I_i + C \frac{dV}{dt},$$

o equivalentemente

$$C \frac{dV}{dt} = -g_{N_a} m^3 h (V - V_{N_a}) - g_k n^4 (V - V_k) - g_L (V - V_L) + I_a(t). \quad (5.3)$$

El sistema (5.2)-(5.3) de 4 EDOs constituye el modelo propuesto y analizado numéricamente por Hodgkin-Huxley.

Si $I_a = 0$, el estado de reposo del sistema (5.2)-(5.3) es asintóticamente estable. Pero para ciertas condiciones iniciales, la solución da una “larga excursión” antes de converger al equilibrio. Decimos que el sistema es **excitable**. En cambio, si

$I_a \neq 0$, hay un rango de valores donde ocurren disparos repetitivos de impulsos eléctricos, correspondientes a un ciclo límite en el espacio de estados de (5.2)-(5.3). Ambos fenómenos son observables experimentalmente.

¿Hay distintas escalas de tiempo en (5.2)-(5.3)? En realidad, en las ecuaciones no aparece un parámetro pequeño explícito jugando el rol de ϵ en (5.1). Sin embargo, las escalas de tiempo para m, n, h no son todas del mismo orden: m es mucho más rápida que las otras. Entonces, podemos pensar que $\frac{dm}{dt} \approx 0$ y $m = m_0$ es constante. Análogamente, también podemos hacer $h = h_0$ y el sistema retiene muchas de sus características observadas experimentalmente.

Análisis del modelo de Hodgkin-Huxley

Se puede demostrar que el sistema (5.2)-(5.3) posee una variedad central 2D atrayente que captura toda la dinámica para tiempo positivo. Podemos restringir el sistema 4D (5.2)-(5.3) a esta variedad central 2D y estudiar una aproximación de la dinámica completa en este conjunto de menor dimensión.

La figura 5.5(a) muestra una simulación numérica de la restricción a esta variedad central parametrizada por las variables (V, m) en el caso $I_a = 0$ (sin estímulo externo). Se observan tres equilibrios: A y C son asintóticamente estables, y B es un punto silla. El sistema es excitable: Un pequeño desplazamiento desde A causa un retorno a este nodo estable; pero una desviación ligeramente mayor lleva a una gran excursión antes de converger a C . El panel (b) muestra la proyección del sistema completo 4D al plano (V, m) . Vemos que aquí no existe el punto C . Pero sistema igualmente es excitable: Un pequeño desplazamiento desde A causa un retorno a este nodo estable; pero una desviación ligeramente mayor lleva a una gran excursión antes de regresar a A . Tales órbitas que superan el umbral de excitación son las “manifestaciones” en el espacio de fase de un potencial de acción: El potencial V desarrolla un pulso en el tiempo. Si se agrega estímulo externo ($I_a \neq 0$) se forma de un ciclo límite en el espacio de estados (este caso no se muestra en la figura), correspondiente a disparos repetitivos de impulsos eléctricos. Ambos fenómenos son observables experimentalmente.

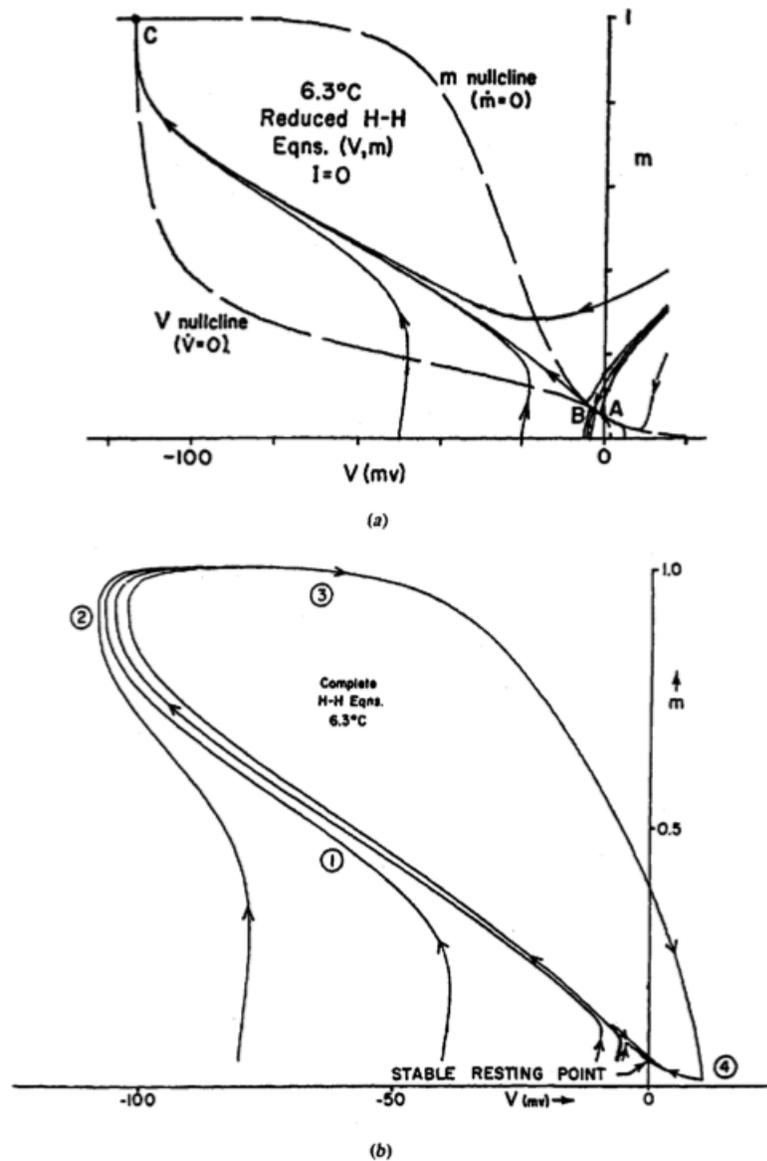


Figura 5.5: Análisis del modelo de Hodgkin-Huxley. Imagen tomada de [9].

5.1.2. Modelo de Fitzhugh-Nagumo

En 1961, Fitzhugh propuso un modelo 2D con el propósito de mostrar el comportamiento excitatorio y oscilatorio de las membranas del axón, tomando como prototipo la ecuación de Van der Pol. Paralelamente, Nagumo y su equipo en 1962

siguieron un enfoque similar independiente e implementaron un circuito eléctrico con las mismas propiedades. El sistema propuesto se conoce como el Modelo de Fitzhugh-Nagumo:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = c \left(y + x - \frac{x^3}{3} + z(t) \right), \\ \frac{dy}{dt} = -\frac{x - a + by}{c}. \end{cases} \quad (5.4)$$

En términos estrictos, las variables y parámetros de estas ecuaciones no representan cantidades físicas ni fisiológicas, sino “cualidades” observadas del fenómeno. En ese sentido (5.4) es un modelo *cualitativo*, una “metáfora matemática” del fenómeno de propagación de impulsos nerviosos en neuronas que es útil para entender los mecanismos matemáticos subyacentes que nos ayudan a explicar los datos observados y (con suerte) realizar predicciones sobre la dinámica. Aquí, x representa la excitabilidad del sistema, y podría identificarse con el voltaje; y es una variable de recuperación, y representa fuerzas combinadas que tienden a regresar el sistema a su estado de reposo; finalmente $z(t)$ es un estímulo aplicado que induce a la excitación (por ejemplo, una corriente eléctrica externamente aplicada). En situaciones fisiológicas típicas, tales estímulos pueden ser impulsos, funciones de Heaviside, pulsos rectangulares, etc.

Analicemos el caso $z \equiv 0$. Las nulclinas de (5.4) son $y = x^3/3 - x$, $y = (a - x)/b$; ver figura 5.6. Los puntos de equilibrio satisfacen $\frac{x^3}{3} + x(\frac{1}{b} - 1) = \frac{a}{b}$. Bajo las condiciones

$$1 - \frac{2b}{3} < a < 1; \quad 0 < b < 1; \quad b < c^2$$

sobre los parámetros, hay un solo equilibrio real en las coordenadas (\bar{x}, \bar{y}) .

La matriz jacobiana de (5.4) en (\bar{x}, \bar{y}) es

$$DX(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} (1 - \bar{x}^2)c & c \\ -1/c & -b/c \end{pmatrix},$$

con polinomio característico

$$\lambda^2 + \left(\frac{b}{c} - (1 - \bar{x}^2)c \right) \lambda + (1 - (1 - \bar{x}^2)b) = 0.$$

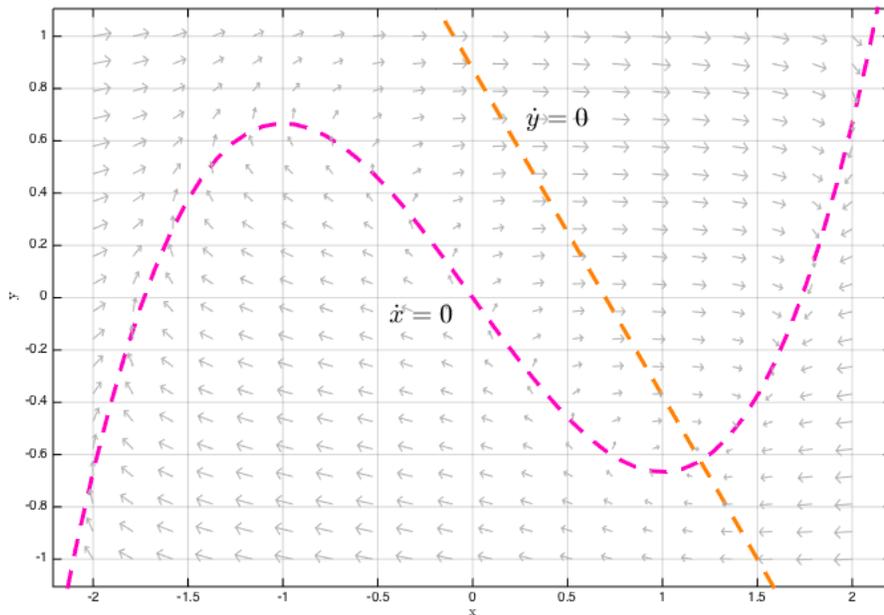


Figura 5.6: Nulclinas de (5.4) con $a = 0,7$, $b = 0,8$, $c = 3$, $z = 0$.

Luego, el equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es estable si

$$\begin{cases} -\left(\frac{b}{c} - (1 - \bar{x}^2)c\right) < 0, \\ (1 - (1 - \bar{x}^2)b) > 0. \end{cases}$$

Notemos que estas conclusiones no se ven afectadas si $z(t) \neq 0$, pues la matriz jacobiana del sistema (5.4) es independiente de $z(t)$. Sin embargo, dado que $b < 1$ y $b^2 < c$, se puede probar que (\bar{x}, \bar{y}) es inestable para todo \bar{x} en el rango $-\gamma \leq \bar{x} \leq \gamma$, donde $\gamma = \sqrt{1 - b/c^2} < 1$. Geométricamente, si (\bar{x}, \bar{y}) se mueve hacia la izquierda (i.e., hacia la rama central de la nulclina cúbica en la figura 5.6, el equilibrio se vuelve inestable.

La figura 5.7 muestra el retrato de fase del modelo de Fitzhugh-Nagumo cuando $z(t) \equiv 0$ y el equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es atractor. Las trayectorias azules siempre exhiben una larga excursión antes de converger al estado de equilibrio, el cual representa el estado de reposo de la neurona.

A continuación consideremos el comportamiento de una neurona *estimulada*,

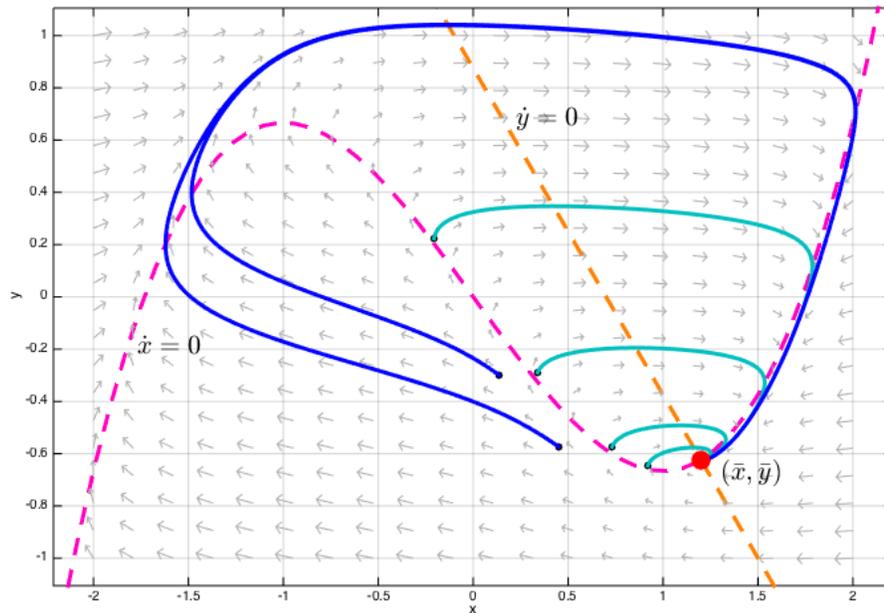


Figura 5.7: Retrato de fase de (5.4) con $a = 0,7, b = 0,8, c = 3, z = 0$.

descrita por el sistema (5.4) con un corriente externa $z(t)$ no nula. Algunos tipos de estímulos sencillos podrían consistir en los siguientes:

1. Una función de Heaviside: $z(t) = \begin{cases} 0, & t < 0, \\ i_0, & t \geq 0. \end{cases}$;
2. Un pulso cuadrado: $z(t) = \begin{cases} i_0, & 0 \leq t \leq T, \\ 0, & T.O.C \end{cases}$;
3. Una corriente constante: $z(t) \equiv i_0$.

En cualquiera de estos casos, mientras se tenga $z(t) = i_0$, la isocline $\dot{x} = 0$ queda de la forma

$$y = \frac{x^3}{3} - x - i_0.$$

Esto implica que esta cúbica se traslada hacia arriba si $i_0 < 0$, y para abajo si $i_0 > 0$. Sea S_0 el equilibrio original del sistema con $z = 0$, y sea S^* es equilibrio del sistema mientras $z = i_0$. Notemos que en general $S_0 \neq S^*$. Sin pérdida de generalidad, supongamos que en $t = 0$ el sistema se encuentra en su estado de

reposo estable S_0 . Asumamos que activamos instantáneamente el estímulo externo a $z_0 = i_0$. De esta forma, $(x(0), y(0)) = S_0$ deja de ser un punto de equilibrio, pues el estado de reposo se traslada al punto S^* . Esto provoca que el sistema trace una trayectoria en el plano (x, y) desde el punto S_0 . Tenemos las siguientes posibilidades:

1. Si i_0 es pequeño, el nuevo equilibrio S^* está cerca de S_0 y en la rama derecha de la cúbica. Luego, S^* también es estable y la solución que parte desde $(x(0), y(0)) = S_0$ es atraída hacia S^* .
2. Si i_0 es un poco más grande, el punto S^* todavía podría ser estable. Pero si S_0 cae al otro lado de la separatriz de excitación, la trayectoria desde S_0 genera una gran excursión en el plano (x, y) antes de asentarse en S^* . El sistema se vuelve excitable. Este escenario es ilustrado en la figura 5.8.

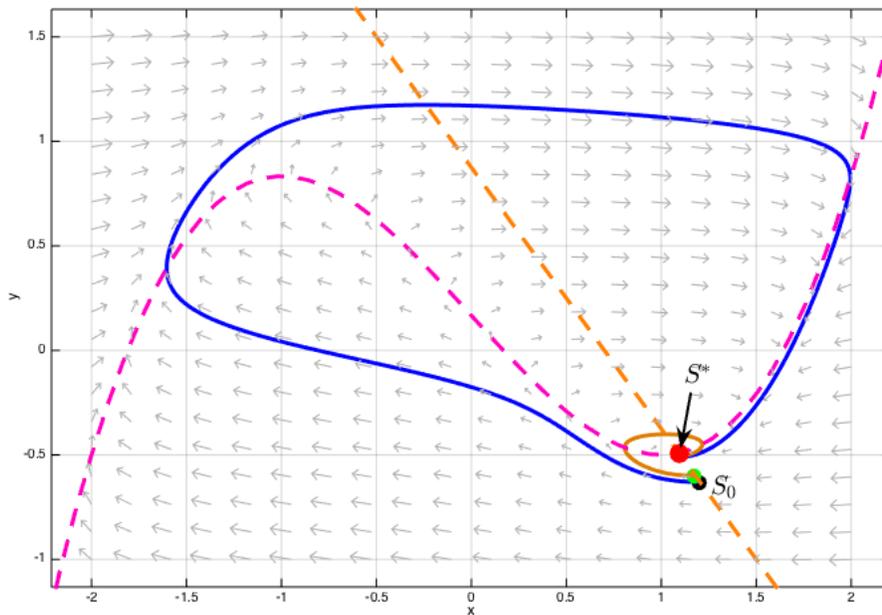


Figura 5.8: Retrato de fase de (5.4) con $a = 0,7, b = 0,8, c = 3, z = -0,5$.

3. Para i_0 aún más grande, S^* cae en la rama del medio de la cúbica y ya no es estable. Ocurre una bifurcación de Hopf, lo que genera la aparición de un ciclo límite estable. En tal caso, la trayectoria que parte en S_0 desarrolla un

comportamiento cíclico y se aproxima a la solución periódica; ver figura 5.9. Esto provoca que la neurona manifieste disparos repetitivos (potenciales de acción repetitivos) o un tren infinito de pulsos cuando al axón se le estimula con una intensidad suficientemente alta. Más aún, el ciclo presenta episodios lentos (cada vez que pasa cerca de la nulclina cúbica) y rápidos (al cruzar desde una rama de la cúbica hacia la otra); ver figura 5.10.

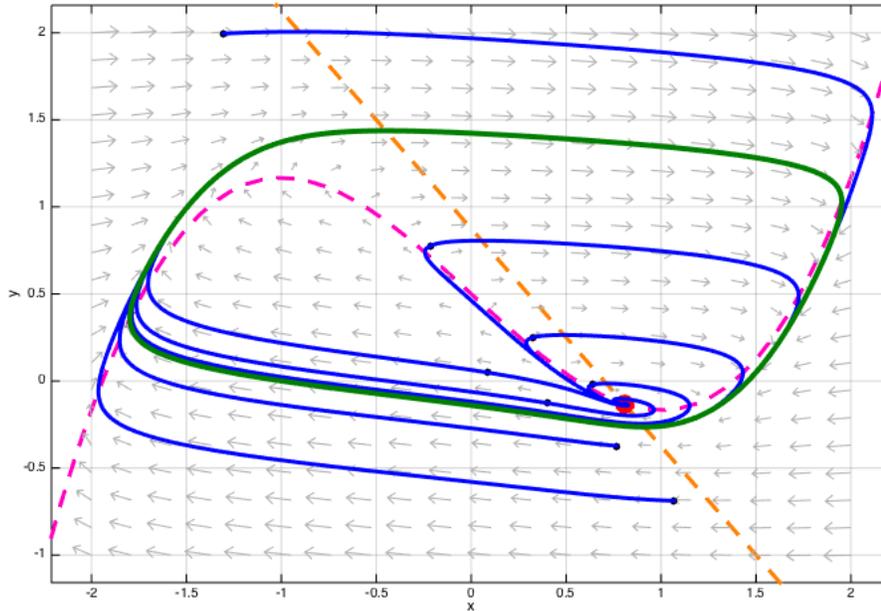


Figura 5.9: Retrato de fase de (5.4) con $a = 0,7, b = 0,8, c = 3, z = -1,5$. El ciclo límite estable se muestra como la órbita cerrada de color verde.

En todos estos casos, cuando el estímulo aplicado es retirado o apagado, el punto S_0 vuelve a ser un equilibrio estable: los pulsos repetitivos cesan y el sistema excitado eventualmente regresa a su estado de reposo.

El modelo de Fitzhugh-Nagumo es solamente una caricatura del comportamiento de excitación neuronal: No busca explicar los mecanismos fisiológicos que operan dentro de la membrana del axón de la neurona. Sin embargo, logra expresar satisfactoriamente en términos matemáticos los comportamientos cualitativos observados ocupando ecuaciones que son matemáticamente tratables. Como tal, ha jugado un rol importante en ayudar a entender la naturaleza de los sistemas excitables.

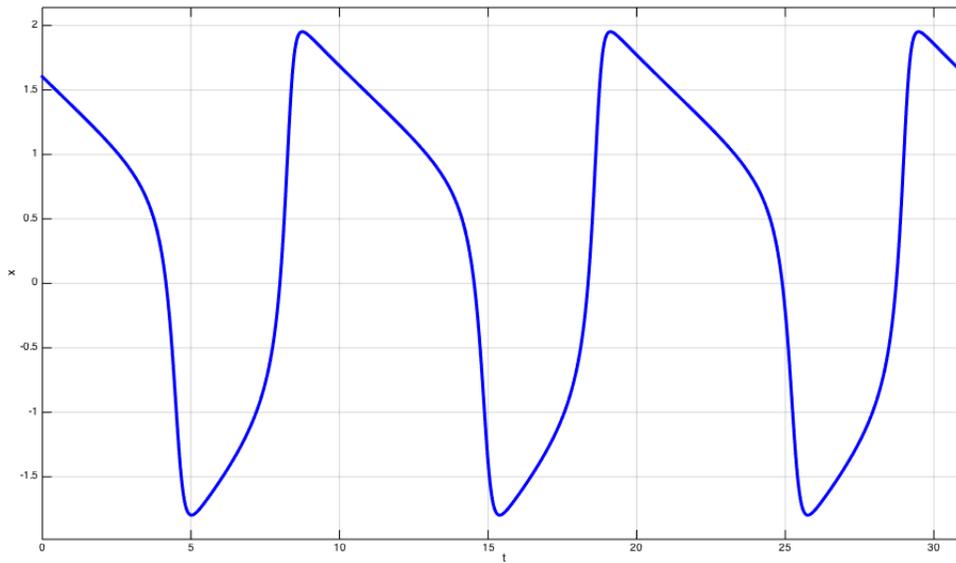


Figura 5.10: El ciclo límite de la Figura 5.9 presenta oscilaciones de relajación conteniendo episodios lentos y rápidos. Compare con la Figura 5.1.

5.2. Teoría geométrica de perturbación singular

En esta sección presentaremos los ingredientes formales que nos ayudan a estudiar un sistema que presente distintas escalas de tiempo. En particular, podremos distinguir las regiones del espacio de fase que caracterizan los movimientos rápidos y lentos de una trayectoria. Consideremos un campo de vectores de la forma:

$$\begin{cases} \epsilon \dot{x} = \epsilon \frac{dx}{d\tau} = f(x, y; \lambda, \epsilon), \\ \dot{y} = \frac{dy}{d\tau} = g(x, y; \lambda, \epsilon). \end{cases} \quad (5.5)$$

Aquí, $(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n$ es un vector $(m + n)$ -dimensional de variables de estado, $\lambda \in \mathbb{R}^p$ es un vector de parámetros, y ϵ es un parámetro pequeño, con $0 < \epsilon \ll 1$. Además, $f : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^p \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^m$ y $g : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^p \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ son campos de vectores de clase C^k , con $1 \leq k \leq \infty$.

Reescalando el tiempo en (5.5) en la forma $t = \tau/\epsilon$, se tiene el sistema equi-

valente:

$$\begin{cases} x' = \frac{dx}{dt} = f(x, y; \lambda, \epsilon), \\ y' = \frac{dy}{dt} = \epsilon g(x, y; \lambda, \epsilon). \end{cases} \quad (5.6)$$

Si ϵ es pequeño, podemos interpretar a τ como la escala de tiempo lenta y a t como la escala de tiempo rápida. El parámetro ϵ es justamente la razón entre las escalas de tiempo de la variable x (variable rápida) y la variable y (variable lenta). Los sistemas (5.5) y (5.6) son topológicamente equivalentes siempre que $\epsilon \neq 0$. Las soluciones del sistema lento-rápido se pueden ver como concatenaciones de movimientos lentos con segmentos rápidos.

A medida que $\epsilon \rightarrow 0$, las soluciones de (5.6) convergen a las soluciones del llamado **subsistema rápido**:

$$\begin{cases} x' = f(x, y; \lambda, 0), \\ y' = 0. \end{cases} \quad (5.7)$$

Por otro lado, las trayectorias de (5.5) convergen a las soluciones del **subsistema lento**:

$$\begin{cases} 0 = f(x, y; \lambda, 0), \\ \dot{y} = g(x, y; \lambda, 0). \end{cases} \quad (5.8)$$

Los sistemas (5.7) y (5.8) ya no son equivalentes, pero uno puede usar esta separación lento-rápida para aproximar la dinámica del sistema completo (5.5) o (5.6) para $\epsilon > 0$. Notemos que el sistema (5.7) es equivalente a la ecuación m -dimensional

$$x' = f(x; y, \lambda, 0),$$

donde y puede ser considerado como un parámetro. Por otro lado, (5.8) es un sistema algebraico-diferencial consistente en n ecuaciones diferenciales y m ecuaciones algebraicas.

El objetivo a continuación es usar los subsistemas (5.7) y (5.8) (obtenidos al tomar el límite $\epsilon \rightarrow 0$) para entender la dinámica del sistema completo (5.5) o (5.6) para $\epsilon > 0$.

Definición 1 La ecuación algebraica en (5.8) define la **variedad crítica**

$$S = \{(x, y) \in \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n : f(x, y; \lambda, 0) = 0\}.$$

La variedad S podría tener singularidades. Aquí vamos a asumir que esto no sucede, de manera que S es una variedad suave n -dimensional (¿Por qué $\dim(S) = n$?). Por otro lado, es fácil ver que los puntos en S corresponden a puntos de equilibrio para el subsistema rápido (5.7).

La variedad S está definida en el caso singular $\epsilon \rightarrow 0$. La teoría de Fenichel nos entrega condiciones para que la variedad S (o un subconjunto $M \subset S$) *persista* para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño.

Definición 2 Sea M una variedad invariante de un sistema dinámico. Decimos que M es una variedad **normalmente hiperbólica** si la atracción y/o repulsión de órbitas hacia/desde M es más fuerte que la dinámica en la variedad M ; ver figura 5.11.

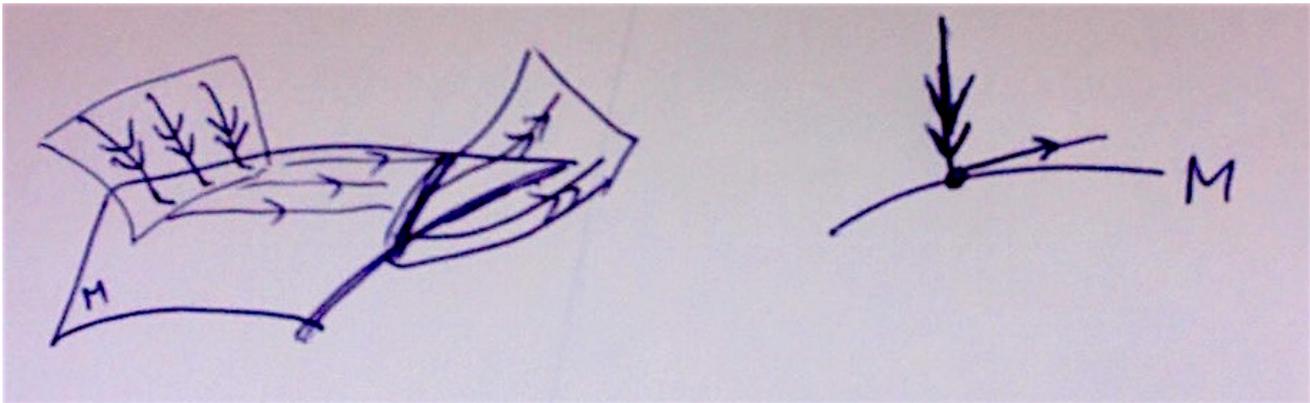


Figura 5.11: Representación esquemática de variedades normalmente hiperbólicas.

En el caso que nos interesa a nosotros, la variedad crítica S consiste de puntos de equilibrio de (5.7). Luego, si todos los puntos $p \in M \subset S$ son hiperbólicos en (5.7), entonces el conjunto $M \subset S$ es normalmente hiperbólico. Esto es, la matriz jacobiana $D_x f|_{(p,\lambda,0)}$, con $p \in M$, no posee valores propios con parte real cero. En tal caso, decimos que el subconjunto M normalmente hiperbólico es **atractor** si todos los valores propios de $D_x f|_{(p,\lambda,0)}$ tienen parte real negativa, para todo $p \in M$. Similarmente, M es **repulsor** si todos los valores propios de $D_x f|_{(p,\lambda,0)}$ tienen parte real positiva, para todo $p \in M$. Por otro lado, si M es normalmente hiperbólico y no es ni atractor ni repulsor, decimos que M es de tipo **silla**.

¿Dónde falla la hiperbolicidad de un punto $p \in S$? Estos son puntos $p^* \in S$ tales que:

- $f(p^*; \lambda, 0) = 0$,
- $D_x f|_{(p^*, \lambda, 0)}$ tiene rango $m - 1$.

Más aún, se puede probar que localmente en un punto $p^* \in S$ no hiperbólico, la variedad S posee tangencia cuadrática con los espacios afines de las variables rápidas. Por ejemplo, si $n = m = 1$, esto se traduce en que la gráfica de $S = \{f(x, y; \lambda, 0) = 0\}$ corresponde a una curva en \mathbb{R}^2 , la cual posee un *fold* o tangencia con respecto a la variable lenta y en un punto $p^* \in S$. En otras palabras, la proyección de S al espacio de las variables lentas se vuelve singular en p^* ; ver figura 5.12. El conjunto de los puntos fold forma una subvariedad de codimensión 1 en la variedad crítica n -dimensional S .

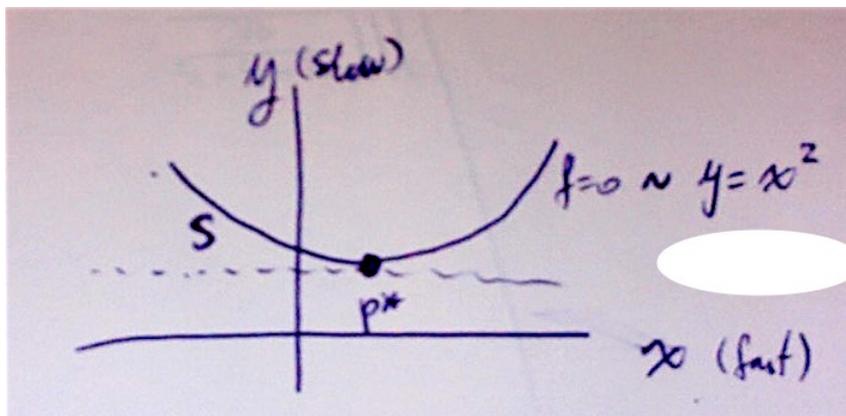


Figura 5.12: Punto fold p^* en una variedad crítica S con $n = m = 1$.

Consideremos otro ejemplo, con $m = 1$ y $n = 2$ (i.e., una variable rápida y dos lentas). Luego, $\dim(S) = 2$. En este caso, los puntos fold donde S pierde hiperbolicidad normal forman curvas suaves que separan ramas atractoras y repulsoras de las variedades críticas bidimensionales; ver figura 5.13.

Si estamos en la vecindad de un punto regular de S suficientemente lejos de un punto fold, entonces podemos ocupar el teorema de la función implícita. Luego, localmente S es el gráfico de una función $h(y) = x$. Luego, el sistema reducido

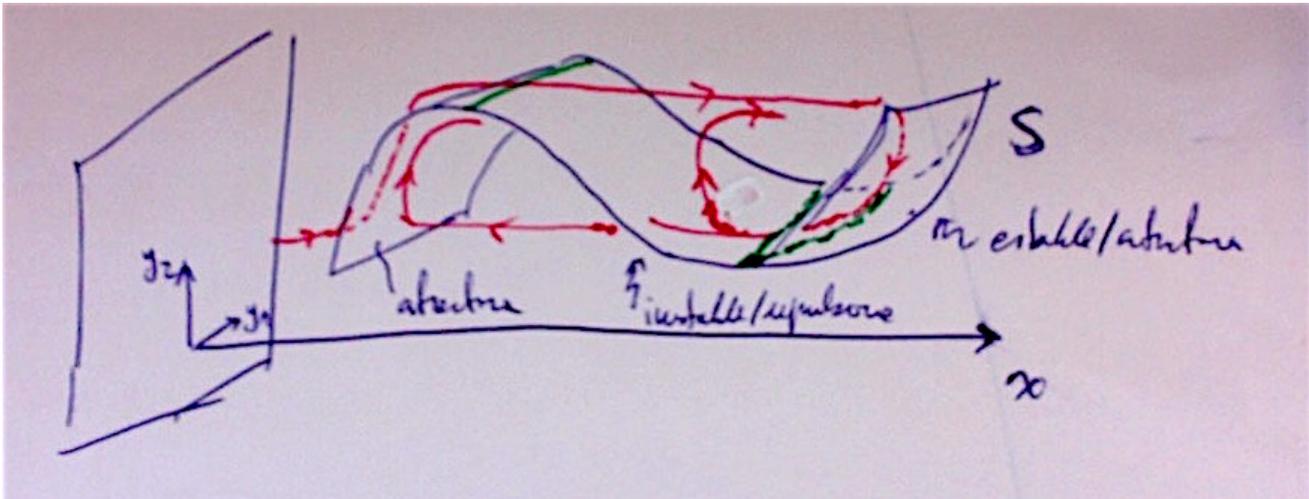


Figura 5.13: Puntos fold en una variedad crítica S bidimensional forman curvas unidimensionales separando ramas atractoras y repulsoras.

lento (5.8) se puede expresar como

$$\dot{y} = g(h(y), y, \lambda, 0), \quad (5.9)$$

o equivalentemente, manteniendo la estructura de la ecuación algebraico-diferencial (5.8), escribiendo este sistema como la restricción a S del siguiente campo de vectores

$$\begin{cases} \dot{x} = \pm (D_x f)^{-1} (D_y f) g(x, y; \lambda, 0), \\ \dot{y} = g(x, y; \lambda, 0). \end{cases} \quad (5.10)$$

en $\mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n$. El campo (5.10) se vuelve no acotado cuando f es singular (por ejemplo, en un punto fold). En tal caso, se puede desingularizar al reescalar el tiempo por $\pm \det(D_x f)$, en donde el signo \pm se elige tal que la orientación de las trayectorias no cambie en las ramas atractoras de S . Si S es normalmente hiperbólica, entonces S y el flujo lento sobre S persisten para $\epsilon > 0$.

Teorema 5 (Fenichel) *Supongamos que $M = M_0$ es una subvariedad compacta (posiblemente con frontera) normalmente hiperbólica de la variedad crítica S de (5.6) y que $f, g \in C^r$, $1 \leq r < \infty$. Entonces para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño se tiene:*

1. Existe una variedad localmente invariante M_ϵ difeomorfa a M_0 . (M_ϵ podría tener fronteras a través de las cuales las órbitas entran o salen).
2. M_ϵ está a una distancia de Hausdorff de orden $O(\epsilon)$ de M_0 .
3. M_ϵ es de clase C^r .
4. El flujo en M_ϵ converge al flujo lento a medida que $\epsilon \rightarrow 0$.
5. M_ϵ es normalmente hiperbólica y tiene las mismas propiedades de estabilidad con respecto a las variables rápidas que M_0 (atractora, repulsora o silla).
6. M_ϵ no siempre es única. Sin embargo, lejos de la frontera de M_ϵ , todas las variedades que satisfacen las propiedades (1)-(5) están a una distancia de Hausdorff de orden $O(e^{-K/\epsilon})$ entre sí para algún $K > 0$, con $K = O(1)$.

La variedad normalmente hiperbólica M_0 tiene asociadas variedades locales estable e inestable dadas por:

$$W_{\text{loc}}^s(M_0) = \bigcup_{p \in M_0} W_{\text{loc}}^s(p), \quad W_{\text{loc}}^u(M_0) = \bigcup_{p \in M_0} W_{\text{loc}}^u(p),$$

donde los puntos $p \in M_0$ se consideran como equilibrios hiperbólicos de (5.7). Estas variedades $W_{\text{loc}}^s(M_0)$ y $W_{\text{loc}}^u(M_0)$ también persisten, es decir, existen $W_{\text{loc}}^s(M_\epsilon)$ y $W_{\text{loc}}^u(M_\epsilon)$; y se cumplen afirmaciones análogas a (1)-(6) reemplazando M_ϵ y M_0 por $W_{\text{loc}}^{s/u}(M_\epsilon)$ y por $W_{\text{loc}}^{s/u}(M_0)$.

Las variedades M_ϵ se dicen **variedades lentas**, pues son conjuntos invariantes en los cuales el campo de vectores tiene una velocidad que tiende a cero en la escala de tiempo rápida a medida que $\epsilon \rightarrow 0$. Geométricamente, la variedad estable $W_{\text{loc}}^s(M_\epsilon)$ de M_ϵ consiste de puntos cuyas trayectorias se acercan a M_ϵ para $t > 0$. Similarmente, $W_{\text{loc}}^u(M_\epsilon)$ consiste de puntos cuyas trayectorias se acercan a M_ϵ para $t < 0$.

Ejemplo 18 La ecuación de Van der Pol. Consideremos el siguiente sistema slow-fast

$$\begin{cases} \epsilon \dot{x} = y - \frac{1}{3}x^3 + x, \\ \dot{y} = \lambda - x. \end{cases} \quad (5.11)$$

Este sistema tiene una variable rápida (x) y una variable lenta (y), pero ya exhibe dinámica complicada que fue muy sorprendente cuando se descubrió por primera vez.

Para $\epsilon \rightarrow 0$, el sistema (5.11) queda:

$$\begin{cases} 0 = y - \frac{1}{3}x^3 + x, \\ \dot{y} = \lambda - x. \end{cases} \quad (5.12)$$

De aquí obtenemos la variedad crítica

$$S = \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 : y = \frac{1}{3}x^3 - x \right\}.$$

La variedad S es normalmente hiperbólica en todos sus puntos excepto en sus máximos/mínimos

$$p_{\pm} = \left(\pm 1, \mp \frac{2}{3} \right),$$

donde S tiene folds o tangencias con respecto a la variable lenta y . De hecho, se cumple:

$$\frac{\partial}{\partial x} f(x, y, \lambda, 0) = 1 - x^2 = 0$$

en p_{\pm} . Por lo tanto, S tiene tres ramas $S = S_-^a \cup \{p_-\} \cup S^r \cup \{p_+\} \cup S_+^a$. El signo de $\frac{\partial}{\partial x} f(x, y, \lambda, 0)$ determina la estabilidad de cada rama en S . Por otro lado, la dinámica fuera de S queda determinada por el flujo rápido:

$$\begin{cases} x' = y - \frac{1}{3}x^3 + x, \\ y' = 0, \end{cases} \quad (5.13)$$

con lo cual se obtiene el retrato de fase parcial de la figura 5.14.

Para obtener la dinámica lenta en S tenemos dos opciones. Primero, podemos restringir el sistema (5.12) a S y obtener un subsistema unidimensional. La segunda opción es escribir el flujo lento en términos de la variable x . De hecho, si

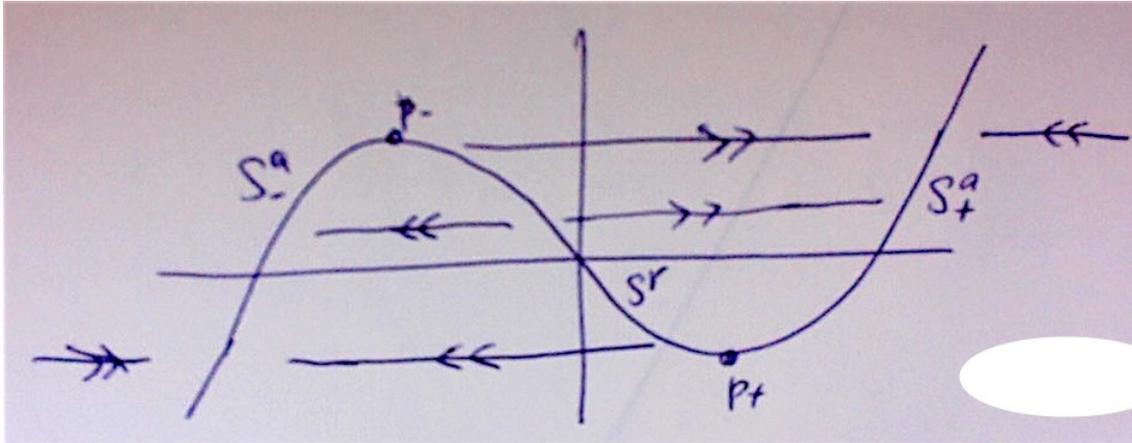


Figura 5.14: El flujo rápido y la variedad crítica S de (5.11).

llamamos $c(x) = \frac{1}{3}x^3 - x$, se tiene:

$$\begin{aligned} f(x, y, \lambda, 0) &= y - c(x) = 0 \quad / \quad \frac{\partial}{\partial \tau} \\ \dot{y} &= c'(x)\dot{x} \\ &= \dot{x}(x^2 - 1). \end{aligned}$$

Pero $\dot{y} = \lambda - x$. Luego, $\lambda - x = \dot{x}(x^2 - 1)$. Entonces el flujo lento queda determinado por:

$$\dot{x} = \frac{\lambda - x}{x^2 - 1}, \quad (5.14)$$

para todo x tal que $x^2 \neq 1$. Y además depende explícitamente del parámetro λ . Si $\lambda = 0$, el retrato de fase es como el de la figura 5.15. El origen $x = 0$ es un equilibrio repulsor de (5.14) en la rama repulsora S^r . La trayectoria en color verde es un candidato a oscilación de relajación del sistema completo (5.11) rodeando al equilibrio inestable en $(0, 0)$. Este ciclo alterna entre episodios rápidos y lentos. La órbita candidata a oscilación de relajación en $\epsilon = 0$ persiste como una órbita periódica para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño, y está a una distancia $O(\epsilon^{2/3})$ de la candidata.

El flujo lento (5.14) está bien definido si $x \neq \pm 1$. Para estudiar lo que sucede en los puntos fold $x = \pm 1$, podemos reescalar el tiempo $\tau \mapsto (x^2 - 1)\tau$, lo que

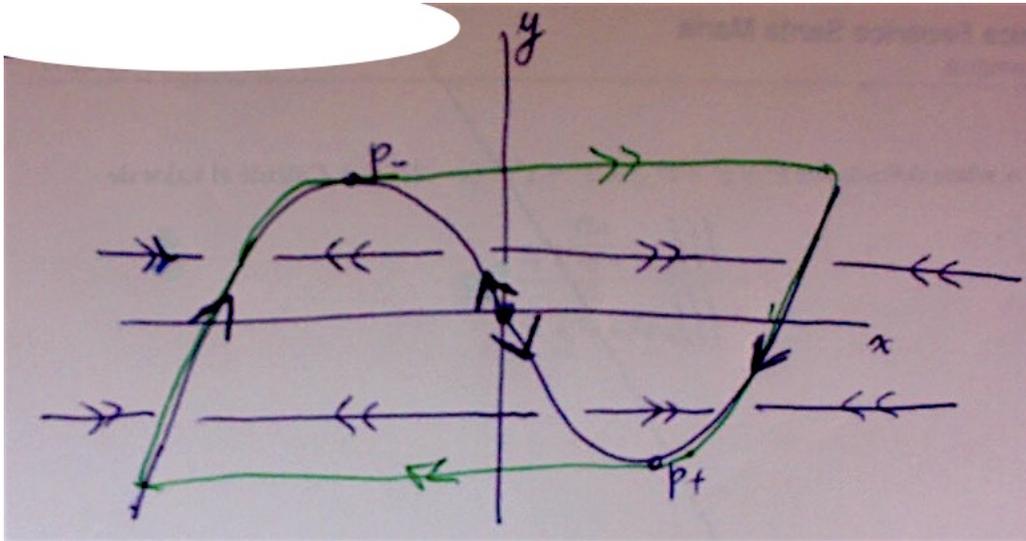


Figura 5.15: Retrato de fase de (5.11) para $\lambda = 0$.

desingulariza el flujo (5.14) quedando en la forma:

$$\dot{x} = \lambda - x.$$

Notemos que este reescalamiento invierte el sentido del tiempo en S^r pues $x^2 - 1 < 0$ si $x \in S^r$.

Veamos el caso $|\lambda| = 1$. Para $\epsilon > 0$ hay un único equilibrio de (5.14) en $x = \lambda$, y por lo tanto, un equilibrio de (5.11) en $(\lambda, \frac{1}{3}\lambda^3 - \lambda)$. Se puede probar que ocurre una bifurcación de Hopf supercrítica para $\lambda_H = \pm 1$. Más aún, los ciclos límite estables que aparecen, existen para $|\lambda| < 1$. Si además de considerar $|\lambda| = 1$, tenemos $\epsilon = 0$, entonces el equilibrio se ubica justo en uno de los puntos fold $p_{\pm} \in S$ (el signo \pm queda determinado por el signo de λ). En tal caso hablamos de una *bifurcación de Hopf singular*. La figura 5.16 muestra el retrato de fase de (5.11) para $\lambda = 1$ y $\epsilon = 0$; aquí está ocurriendo una bifurcación de Hopf singular en el punto $p_+ \in S$.

La figura 5.17 muestra un bosquejo del diagrama de bifurcación de la amplitud del ciclo que aparece en la bifurcación de Hopf singular versus el parámetro λ para $0 < \epsilon \ll 1$. Para $\lambda \approx \lambda_H$ el ciclo es de pequeña amplitud. A medida que λ decrece, la amplitud del ciclo crece rápidamente con λ siguiendo la variedad lenta repulsora S_{ϵ}^r . Este fenómeno se conoce como *explosión de canards*. La órbita periódica sigue

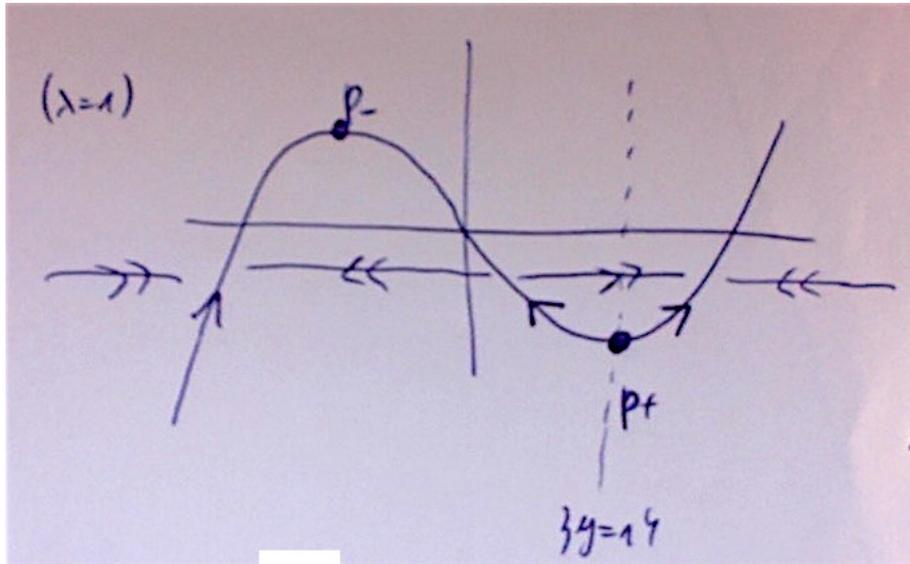


Figura 5.16: Retrato de fase de (5.11) para $\lambda = 1$ y $\epsilon = 0$. El equilibrio se ubica en el punto fold $p_+ \in S$, en donde, además, está ocurriendo una bifurcación de Hopf.

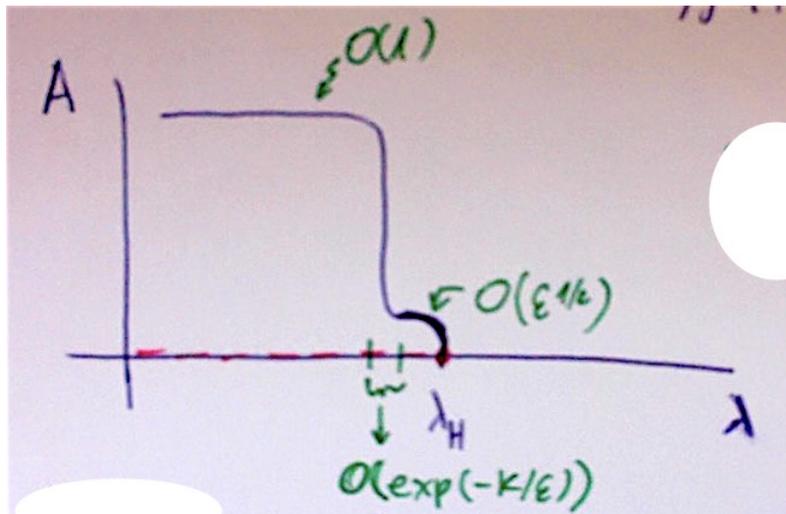


Figura 5.17: Diagrama de bifurcación de la amplitud del ciclo.

creciendo rápidamente hasta que alcanza la forma de una oscilación de relajación para $\lambda = 0$; ver figura 5.18.

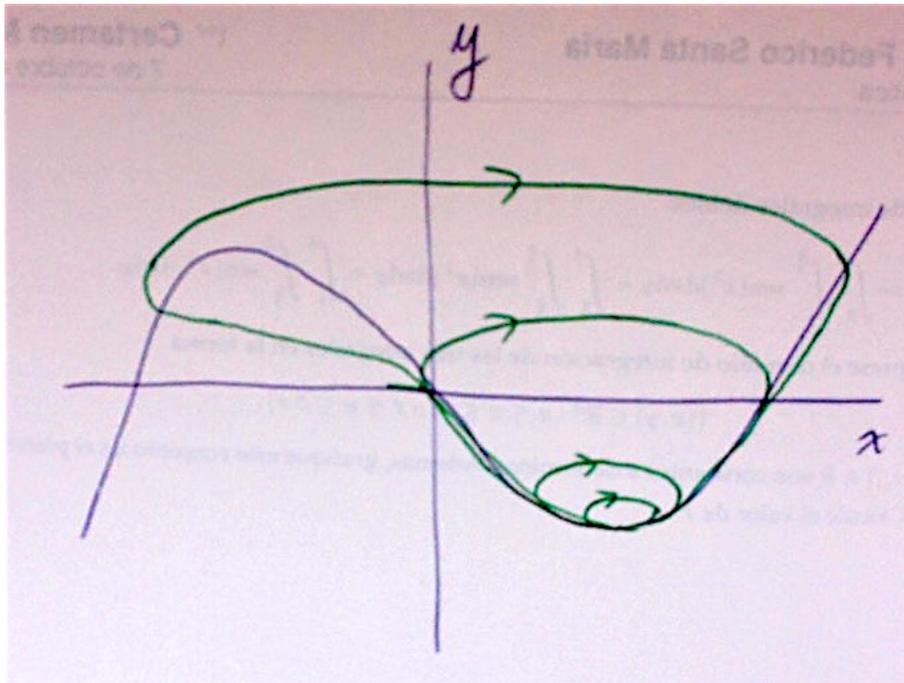


Figura 5.18: Canards en (5.11) para $0 < \epsilon \ll 1$ a medida que $|\lambda|$ decrece. Compare la forma de las trayectorias con las del modelo de Fitzhugh-Nagumo en las Figuras 5.7–5.9.

Capítulo 6

Mecanismos de dispersión espacial

Los sistemas reales en la naturaleza se comportan de una manera en que reflejan una variación espacial subyacente. A pesar de nuestras idealizaciones para modelar, muchas especies permanecen distribuidas heterogéneamente en una ubicación, o difícilmente están expuestas a un ambiente constante y homogéneo. Similarmente, a nivel molecular, raramente las reacciones bioquímicas ocurren en un cultivo homogéneo de químicos y reactantes. Por lo tanto, el efecto de la organización espacial tiene una influencia sobre la manera en que las partículas, individuos o moléculas interactúan, cómo se mueven y cómo se distribuyen. Nuestro objetivo en este capítulo es entender los procesos dinámicos que llevan a una distribución espacial en el tiempo de alguna cantidad biológica.

Para eso, primero introduciremos los conceptos asociados a procesos espacialmente dependientes que permiten derivar las ecuaciones diferenciales parciales (EDPs) que los describen. Veremos que, bajo supuestos apropiados, el movimiento de grupos de partículas (moléculas, células, organismos, etc) se puede representar mediante formulaciones de conservación de masa (o partículas). Tales formulaciones, muchas veces llamadas ecuaciones de conservación o de balance, son universales en descripciones matemáticas de las ciencias naturales. De hecho, prácticamente toda EDP que ilustra un proceso físico está basada en principios de conservación (de materia, momentum, energía, etc).

Luego, aplicaremos estas ideas a un proceso de difusión. Existe un enfoque más fundamental para derivar una ecuación de difusión basado en paseos aleatorios, pero es un poco más sofisticado y no lo ocuparemos aquí: Esencialmente, podemos considerar la difusión como la manifestación macroscópica del movimiento

promedio colectivo de un grupo de partículas microscópicas, cada una moviéndose en forma aleatoria.

6.1. Ecuación de conservación

La ecuación de conservación es la expresión matemática más fundamental a través de la cual se describen cambios en las distribuciones espaciales. Para familiarizarnos con los conceptos básicos, consideremos un caso especial, el que será generalizado más adelante.

Nuestras hipótesis iniciales son:

1. El movimiento ocurre en una sola dimensión espacial; ver figura 6.1.
2. Las partículas están ubicadas en un contenedor cuya área de la sección transversal es constante a lo largo de toda su longitud.

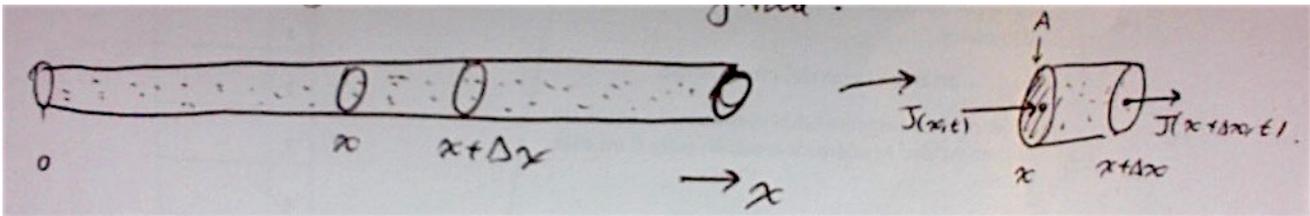


Figura 6.1: Las ecuaciones de balance son derivadas para flujos de partículas a lo largo de un tubo.

Sea x la distancia a lo largo del tubo desde una posición inicial (arbitraria). Fijemos la atención en el intervalo entre x y $x + \Delta x$. Vamos a suponer que los cambios en la concentración ocurren por las siguientes dos posibles causas:

1. Hay un flujo de partículas que entra y sale del intervalo $[x, x + \Delta x]$ por los extremos (no por las paredes del tubo);
2. Hay procesos locales de creación y degradación (eliminación) de partículas (por ejemplo, reacciones químicas).

La ecuación de balance se puede escribir ya sea en términos de masa o número de partículas. Aquí escogemos el segundo caso, así que la ecuación de balance queda de la forma:

$$\begin{pmatrix} \text{Tasa de cambio de} \\ \text{la población de} \\ \text{partículas en} \\ \text{$(x, x + \Delta x)$ por} \\ \text{unidad de tiempo} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Tasa de} \\ \text{entrada hacia} \\ \text{$(x, x + \Delta x)$} \\ \text{por unidad} \\ \text{de tiempo} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \text{Tasa de} \\ \text{salida desde} \\ \text{$(x, x + \Delta x)$} \\ \text{por unidad} \\ \text{de tiempo} \end{pmatrix} \pm \begin{pmatrix} \text{Tasa de} \\ \text{degradación} \\ \text{o creación} \\ \text{por unidad} \\ \text{de tiempo} \end{pmatrix}. \quad (6.1)$$

Definamos las siguientes cantidades.

- $c(x, t)$: Concentración de partículas (número por unidad de volumen) en el instante t en la posición x .
- $\mathbf{J}(x, t)$: Flujo de partículas en (x, t) . Es decir, es el número de partículas cruzando un área unitaria en x en la dirección positiva por unidad de tiempo.
- $\sigma(x, t)$: Densidad fuente/sumidero, es decir, es el número de partículas creadas o eliminadas por unidad de volumen en (x, t) por unidad de tiempo.
- A : Área de la sección transversal del tubo, la cual se asume constante.
- ΔV : Volumen del elemento de longitud Δx , i.e., $\Delta V = A \Delta x$.

Notemos que el único flujo que cambia a la población es el que entra o sale del elemento de longitud Δx a través de las secciones transversales en x y en $x + \Delta x$, es decir, $\mathbf{J}(x, t)$ y $\mathbf{J}(x + \Delta x, t)$.

Con estos supuestos, la ecuación de balance (6.1) queda:

$$\frac{\partial}{\partial t}(c(x, t)A\Delta x) = \mathbf{J}(x, t)A - \mathbf{J}(x + \Delta x, t)A \pm \sigma(x, t)A\Delta x, \quad (6.2)$$

donde cada término tiene unidades de número de partículas por unidad de tiempo. Aquí, un flujo en la dirección de x positiva tiene una contribución positiva (+); pero es negativa (−) en la dirección opuesta. Dividiendo (6.2) por $A\Delta x$, obtenemos

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = \frac{\mathbf{J}(x, t) - \mathbf{J}(x + \Delta x, t)}{\Delta x} \pm \sigma(x, t). \quad (6.3)$$

Tomando el límite de esta ecuación a medida que $\Delta x \rightarrow 0$ (i.e., a medida que el elemento de volumen $\Delta V = A\Delta x$ se vuelve infinitesimalmente corto), obtenemos la **ecuación de balance unidimensional**

$$\frac{\partial}{\partial t}c(x, t) = -\underbrace{\frac{\partial}{\partial x}\mathbf{J}(x, t)}_{\text{movimiento neto}} \pm \underbrace{\sigma(x, t)}_{\text{fuente/sumidero}}. \quad (6.4)$$

Ejemplo 19 Aquí derivamos una ecuación de balance para la carga eléctrica (potencial de acción) que se propaga a lo largo del axón de una neurona.

Definamos:

- x : Distancia a lo largo del axón.
- $q(x, t)$: Densidad de carga por unidad de longitud dentro del axón en la posición x en el instante t .
- $\mathbf{J}(x, t)$: Flujo de partículas cargadas (corriente eléctrica) en (x, t) .
- $\sigma(x, t)$: Tasa de entrada/salida de carga a través de la membrana del axón en (x, t) . Notemos que σ es análogo a una fuente local de carga.

Además, supongamos que el axón es un cilindro delgado de radio constante $a > 0$. Luego, $q(x, t)$ está gobernado por la EDP

$$\frac{\partial}{\partial t}q(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x}\mathbf{J}(x, t) \pm \sigma(x, t). \quad (6.5)$$

Por otro lado, de las leyes del electromagnetismo, se puede establecer que

$$\begin{aligned} q(x, t) &= 2\pi a C V(x, t), \\ \sigma(x, t) &= -2\pi a I, \end{aligned}$$

donde

- C es la capacitancia de la membrana axonal.
- V es el voltaje a través de la membrana.
- I es la corriente neta de iones orientada hacia el interior del axón.

Para hallar una expresión para \mathbf{J} usamos la Ley de Ohm, la cual dice que la corriente (en la dirección axial) es proporcional al gradiente de voltaje e inversamente proporcional a la resistencia del medio (en este caso, el fluido intracelular). Esto implica que la corriente neta axial en el axón es

$$\mathbf{J} = - \left(\frac{\pi a^2}{R} \right) \frac{\partial V}{\partial x},$$

donde $\partial V/\partial x$ es el gradiente de voltaje y R es la resistencia intracelular.

Sustituyendo en (6.5), nos lleva a la siguiente ecuación para el voltaje:

$$\frac{\partial V}{\partial t} = \frac{a}{2RC} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - \frac{I}{C}.$$

Con supuestos apropiados para I , esta ecuación es usada para estudiar la propagación de potenciales de acción.

Flujo tubular general

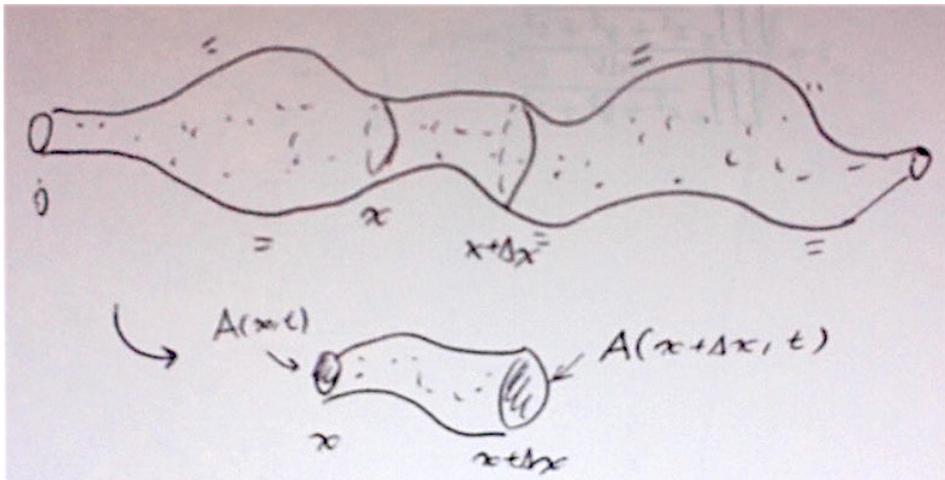


Figura 6.2: Si el tubo tiene un área no constante $A(x, t)$, uno obtiene la ecuación (6.8).

Supongamos que el área de la sección transversal del tubo varía en el tiempo y en el espacio; ver figura 6.2. Más formalmente, aquí la concentración $c(x, t)$ es tal que

- $\int_{x_1}^{x_2} c(x, t)A(x, t)dx$ es el número total de partículas ubicadas en el tubo en el intervalo $[x_1, x_2]$ en el instante t .

Similarmente, la densidad $\sigma(x, t)$ es tal que

- $\int_{x_1}^{x_2} \sigma(x, t)A(x, t)dx$ es la tasa neta de creación/degradación de partículas en el intervalo $[x_1, x_2]$ en el instante t .

La ecuación de balance entonces se puede escribir en la forma integral (también llamada forma débil):

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} c(x, t)A(x, t)dx &= \mathbf{J}(x_0, t)A(x_0, t) - \mathbf{J}(x_0 + \Delta x, t)A(x_0 + \Delta x, t) \\ &\pm \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} \sigma(x, t)A(x, t)dx. \end{aligned} \quad (6.6)$$

Aplicando una versión integral del teorema del valor medio obtenemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} (c(x_1, t)A(x_1, t)) \Delta x &= \mathbf{J}(x_0, t)A(x_0, t) - \mathbf{J}(x_0 + \Delta x, t)A(x_0 + \Delta x, t) \\ &\pm (\sigma(x_2, t)A(x_2, t)) \Delta x, \end{aligned} \quad (6.7)$$

donde $x_0 \leq x_1, x_2 \leq x_0 + \Delta x$. Ahora dividiendo por Δx y haciendo $\Delta x \rightarrow 0$, obtenemos $x_1 \rightarrow x_0$ y $x_2 \rightarrow x_0$. Luego, en el límite, la ecuación (6.7) se transforma en

$$\frac{\partial}{\partial t} (c(x, t)A(x, t)) = -\frac{\partial}{\partial x} (\mathbf{J}(x, t)A(x, t)) \pm \sigma(x, t)A(x, t), \quad (6.8)$$

donde hemos reemplazado $x_0 \mapsto x$ para simplificar la notación.

Flujos en más dimensiones espaciales

Para escribir una ecuación de balance análoga a (6.4), en dimensiones mayores podemos considerar un elemento rectangular de volumen $\Delta V = \Delta x \Delta y \Delta z$ en \mathbb{R}^3 , y tener en cuenta el movimiento de partículas que entra y sale por cada una de las fronteras de esa región (las caras del rectángulo). Es decir,

- $\mathbf{J}(x, y, z, t)$ es el flujo en la posición (x, y, z) en el instante t atravesando un elemento de área.

Aplicando herramientas de cálculo vectorial elemental es posible obtener la ecuación de conservación

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot \mathbf{J} \pm \sigma, \quad (6.9)$$

donde $\nabla \cdot \mathbf{J}$ es la divergencia del flujo \mathbf{J} .

6.2. Convección, atracción y difusión

Las ecuaciones (6.4), (6.8) y (6.9) son relaciones generales que se pueden aplicar a varias situaciones. En casos específicos, es necesario seleccionar términos para \mathbf{J} y σ que capturen las fuerzas y efectos particulares que lleven al movimiento y a la creación o eliminación de partículas. Estas elecciones se pueden hacer basadas en mecanismos subyacentes conocidos, aproximaciones apropiadas, o analogías con casos clásicos. Aquí mostramos brevemente tres formas clásicas para el flujo \mathbf{J} .

Convección

Las partículas en un fluido se mueven en forma colectiva adoptando la velocidad del fluido \mathbf{v} . En este caso, se puede demostrar que el flujo de partículas viene dado por

$$\mathbf{J} = c\mathbf{v}. \quad (6.10)$$

Sustituyendo (6.10) en (6.4) nos lleva a la **ecuación de transporte** unidimensional:

$$\frac{\partial c}{\partial t}(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x}(c(x, t)\mathbf{v}(x, t)),$$

o en dimensiones arbitrarias,

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot (c\mathbf{v}).$$

Atracción y repulsión

Supongamos que Ψ es una función que representa una fuente de atracción para partículas. Por ejemplo, las partículas podrían estar cargadas y Ψ representa un campo electrostático. Una fuerza atractiva tiende a halar las partículas hacia el sitio de mayor atracción. La dirección y la magnitud del movimiento quedan determinados por el gradiente de Ψ . Por ejemplo, podría ser $\alpha \nabla \Psi$, para algún escalar α ; el flujo neto en esa dirección sería

$$\mathbf{J} = c\alpha \nabla \Psi.$$

Sustituyendo en (6.4) resulta en la siguiente ecuación unidimensional para la atracción Ψ :

$$\frac{\partial c}{\partial t}(x, t) = -\alpha \frac{\partial}{\partial x} \left(c(x, t) \frac{\partial \Psi}{\partial x} \right),$$

o en dimensiones arbitrarias,

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\alpha \nabla \cdot (c \nabla \Psi).$$

Ejemplos concretos en los cuales se puede aplicar esta relación son el movimiento de organismos hacia sitios de mayor concentración de nutrientes o como respuesta a señales químicas (quemotaxis), o el movimiento hacia zonas más despobladas para evitar la sobrepoblación.

Movimiento aleatorio y difusión

La **difusión** es una de las fuentes más importantes de movimiento colectivo a nivel molecular. La difusión como movimiento colectivo (macroscópico) resulta del movimiento aleatorio de moléculas individuales (a nivel microscópico). Es un importante mecanismo de transporte “metabólicamente barato” en sistemas biológicos, aunque su efectividad decrece rápidamente con la distancia.

El principal supuesto para plantear la difusión se conoce como *Ley de Fick*, la cual dice que el flujo debido a un movimiento aleatorio es aproximadamente proporcional al gradiente local de concentración de partículas, esto es,

$$\mathbf{J} = -D \nabla c.$$

La constante de proporcionalidad D es el **coeficiente de difusión**. En general, puede ocurrir que este coeficiente $D = D(c, x, t)$ dependa de la concentración, la posición y el tiempo. Aquí, la migración neta debido a la difusión es en dirección decreciente a la concentración, i.e., alejándose de las ubicaciones de mayor concentración. En otras palabras, podemos decir que “en promedio” hay más moléculas que se alejan de las ubicaciones con mayor concentración que aquellas que van hacia esas mismas ubicaciones.

En una dimensión, el flujo difusivo es simplemente $\mathbf{J} = -D \partial c / \partial x$, así que al sustituir en (6.4) uno obtiene

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D \frac{\partial c}{\partial x} \right).$$

Si D es constante, obtenemos la versión más familiar de la ecuación de difusión unidimensional:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \quad (6.11)$$

En dimensiones arbitrarias, este resultado puede escribirse como

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \nabla \cdot (D \nabla c), \quad (6.12)$$

o, si D es constante, como

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \Delta c,$$

donde Δ es el operador laplaciano.

Intentemos comprender cómo el movimiento aleatorio de las partículas da lugar a difusión. Supongamos que una colección de partículas se mueve aleatoriamente como en la figura 6.3 una distancia promedio Δx por cada τ unidades de tiempo. Asumimos que la probabilidad de moverse a la izquierda λ_l y a la derecha λ_r son iguales; esto es, $\lambda_l = \lambda_r = 1/2$. El eje x está subdividido en segmentos de longitud Δx . Escribamos una ecuación que describa el cambio en el número de partículas ubicadas en la posición x .

Sea $c(x, t) \Delta x$ el número de partículas dentro del segmento $[x, x + \Delta x]$ en el instante t . Entonces:

$$\begin{aligned} c(x, t + \tau) = & c(x, t) + \lambda_r c(x - \Delta x, t) - \lambda_r c(x, t) \\ & + \lambda_l c(x + \Delta x, t) - \lambda_l c(x, t). \end{aligned} \quad (6.13)$$

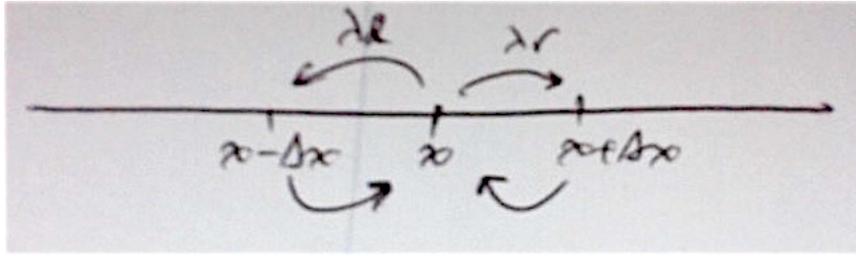


Figura 6.3: Partículas llegan o salen de la posición x aleatoriamente, con probabilidad λ_l y λ_r de moverse a la izquierda o la derecha, respectivamente.

Ahora, escribamos las expansiones en serie de Taylor de estas expresiones de la siguiente manera:

$$c(x, t + \tau) = c(x, t) + \frac{\partial c}{\partial t} \tau + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} \tau^2 + \dots ;$$

$$c(x \pm \Delta x, t) = c(x, t) \pm \frac{\partial c}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 \pm \dots .$$

Sustituyendo en (6.13) y usando el hecho que $\lambda_l = \lambda_r = 1/2$, obtenemos

$$\frac{\partial c}{\partial t} \tau + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial t^2} \tau^2 + \dots = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \frac{1}{4} \frac{\partial^4 c}{\partial x^4} (\Delta x)^4 + \dots$$

Dividiendo por τ , buscamos el límite de esta igualdad cuando $\tau \rightarrow 0$ y $\Delta x \rightarrow 0$ tal que

$$\frac{(\Delta x)^2}{2\tau} = \text{constante} = D.$$

De esa manera, el resultado es la ecuación de difusión unidimensional

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{(\Delta x)^2}{2\tau} \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2},$$

que es equivalente a la expresión (6.11).

OBSERVACIONES.

1. La Ley de Fick es una versión posible (entre otras) del flujo de difusión. El término $-D\nabla c$ le da una direccionalidad a \mathbf{J} . El coeficiente de difusión D representa el grado de movimiento aleatorio (qué tan “móviles” son las partículas). En la práctica, D depende fuertemente del tamaño de las partículas, el tipo de solvente y la temperatura.

2. Si la interacción entre las moléculas es importante, la Ley de Fick ya no es adecuada y debemos plantear otras versiones de difusión.

6.3. Ecuaciones de reacción-difusión

Si en la ecuación de difusión (6.12) consideramos una fuente/sumidero de material f , entonces obtenemos una generalización de la forma

$$\frac{\partial c}{\partial t} = f + \nabla \cdot (D\nabla c), \quad (6.14)$$

conocida como **ecuación de reacción-difusión**. Aquí, f podría ser función de c , x y t . Comúnmente, decimos que f es el término “cinético” pues representa los procesos de creación o degradación del compuesto químico de densidad c en el contexto de una reacción química. En un contexto ecológico, f podría representar el proceso de nacimiento/muerte y c es la densidad de población n .

Ejemplo 20 (Ecuación de Fisher-Kolmogorov) Por ejemplo, con un crecimiento logístico, $f(n) = rn(1 - n/K)$, donde r es la tasa de reproducción lineal y K es la capacidad de soporte del sistema. La ecuación (6.14) con D constante es

$$\frac{\partial n}{\partial t} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) + D\Delta n,$$

conocida como *ecuación de Fisher-Kolmogorov*. Fisher (1937) propuso esta ecuación como modelo para la propagación de un gen ventajoso en una población. En paralelo, Kolmogorov realizó un estudio matemático profundo, parte del cual revisaremos más adelante en este capítulo.

Si generalizamos aún más (6.14) a la situación en que hay, por ejemplo, varias especies o químicos interactuando, tenemos un vector $\mathbf{u} = (u_1(\mathbf{x}, t), \dots, u_n(\mathbf{x}, t))$ de densidades o concentraciones, cada una propagándose con su propio coeficiente de difusión D_i e interactuando según el término fuente/sumidero vectorial \mathbf{f} . Entonces (6.14) queda como

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} = \mathbf{f} + \nabla \cdot (D\nabla \mathbf{u}), \quad (6.15)$$

donde D es ahora una matriz de difusividades; si no hay difusión cruzada, entonces D es simplemente una matriz diagonal. La ecuación (6.15) se conoce como un **sistema reacción-difusión**. Tal mecanismo fue propuesto como un modelo para la base química de la morfogénesis por Alan Turing en 1952 (lo cual estudiaremos en el capítulo siguiente), en uno de los papers más importantes en biología teórica del siglo XX. En lo que nos concierne, trabajaremos principalmente con sistemas de reacción-difusión cuando D es diagonal y constante y \mathbf{f} es una función solo de \mathbf{u} .

6.4. Ondas biológicas en ecuaciones de reacción-difusión

6.4.1. Difusión vs reacción-difusión (parte I)

Supongamos que tenemos una ecuación de difusión

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (6.16)$$

para un compuesto químico de concentración u . Se puede mostrar que el tiempo que le toma a la sustancia “transportarse” por difusión una distancia L es de orden $O(L^2/D)$ (esta estimación se puede obtener con argumentos dimensionales, o al considerar una solución fundamental de (6.16)). Por otro lado, los coeficientes de difusión D de algunos químicos (por ejemplo, en un embrión en desarrollo) pueden ser del orden 10^{-9} a 10^{-11} $\text{cm}^2 \text{seg}^{-1}$. Luego, si L es de orden 1 mm, los tiempos típicos con estos coeficientes de difusión están en el rango $O(10^7)$ a $O(10^9)$ segundos. Estos son tiempos excesivamente largos para la mayoría de los procesos en etapas tempranas en el desarrollo embrionario. Por lo tanto, es improbable que un simple proceso de difusión sea el principal vehículo para transmitir información a lo largo de distancias significativas. Es decir, como modelo matemático, (6.16) no logra explicar las propiedades de este fenómeno particular del mundo real.

Sin embargo, cuando la difusión está acompañada de una cinética de reacción $f(u)$ (i.e., creación/degradación del compuesto) en la forma de una ecuación de reacción-difusión

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},$$

pueden existir ondas viajeras de concentración química que se propagan mucho más rápido que un simple proceso difusivo (!).

Por otro lado, en un contexto totalmente distinto, numerosos estudios han evidenciado que muchas especies de animales e insectos se dispersan espacialmente según un modelo de reacción-difusión. Más aún, los individuos de estas poblaciones parecen agruparse y trasladarse en “oleadas”.

Por lo tanto, las ecuaciones de reacción-difusión aparecen como una mejor forma de modelar y explicar los mecanismos matemáticos del transporte de sustancias químicas en el embrión y de propagación de seres vivos en oleadas, entre otros fenómenos. Este es justamente el tema de esta sección.

6.4.2. Ondas viajeras

Consideremos la ecuación de reacción-difusión unidimensional

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad t \in \mathbb{R}, \quad x \in \mathbb{R}, \quad (6.17)$$

donde $u(x, t)$ es la concentración de un compuesto químico, la densidad de una población, etc; $f(u)$ representa la cinética de la reacción química o una función de crecimiento/muerte de la población; y D es el coeficiente de difusión que consideramos constante.

Una **onda viajera** es una solución de (6.17) que se propaga por el dominio espacial sin cambiar su forma. Si $u(x, t)$ representa una onda viajera, la forma de la solución será la misma para todo tiempo y la velocidad de propagación de esta forma es constante, y la denotaremos por c . Si miramos esta onda en un marco de referencia que se mueve a velocidad c , la onda aparecerá como estacionaria. Una forma de decir esto es que u satisfaga

$$u(x, t) = u(x - ct) = U(z), \quad \text{con } z = x - ct. \quad (6.18)$$

Si $c > 0$, entonces la onda $u(x, t)$ se mueve a velocidad constante c en la dirección positiva de x . Claramente, si $z = x - ct$ es constante, entonces $U(z)$ también es constante; luego, el sistema de coordenadas se mueve con velocidad c . La variable z es llamada **variable de onda**. Una onda que se mueve en la dirección negativa de x es de la forma $u(x + ct)$ con $c > 0$.

A partir de (6.18), tenemos que $\partial u/\partial t = -cdU/dz$ y $\partial u/\partial x = dU/dz$. Sustituyendo en (6.17) obtenemos una ecuación diferencial ordinaria de segundo orden para $U(z)$:

$$-c \frac{dU}{dz} = f(U) + D \frac{d^2U}{dz^2}. \quad (6.19)$$

Si denotamos $V(z) = dU/dz$, entonces (6.19) se transforma en el sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden

$$\begin{cases} \frac{dU}{dz} = V; \\ \frac{dV}{dz} = -\frac{1}{D} (f(U) + cV). \end{cases} \quad (6.20)$$

Para buscar soluciones físicamente realistas en (6.19) o (6.20), $U(z)$ debe ser acotada para todo z y no negativa (pues se trata de poblaciones, concentraciones químicas, etc.). El comportamiento asintótico de la solución U para $z \rightarrow \pm\infty$ determina el tipo de onda viajera. Un caso particular son soluciones de equilibrio no negativas de (6.20), las que son de la forma $(u^*, 0)$, donde $u^* \geq 0$ es un cero de $f(u)$; en particular, u^* representa una solución estacionaria (constante) para (6.17). Con esto en mente, consideremos $u_1, u_2 \geq 0$ dos ceros de $f(u)$ y, equivalentemente, los puntos de equilibrio $(u_{1,2}, 0)$ de (6.20). Distinguiremos los siguientes tipos de onda viajera.

Frentes de onda

Es una solución no negativa que satisface

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = u_1, \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = u_2, \quad u_1 \neq u_2.$$

Esta solución corresponde a una conexión heteroclínica de (6.20) conectando los equilibrios $(u_1, 0)$ y $(u_2, 0)$. En la ecuación de reacción-difusión (6.17), esta solución corresponde a una *transición* desde un estado estacionario al otro a medida que el frente de onda se propaga por el dominio espacial; ver figura 6.4. Luego,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) = u_2, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} u(x, t) = u_1.$$

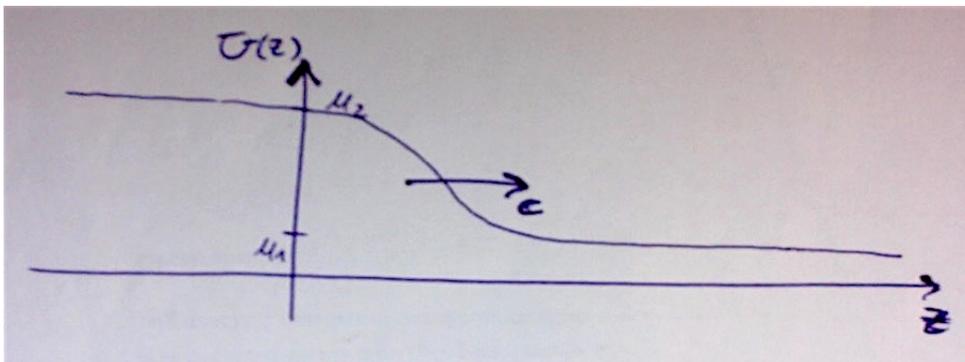


Figura 6.4: Frente de onda.

Pulsos viajeros

Similar al caso anterior, pero con $u_1 = u_2$. Esta solución corresponde a una conexión homoclínica al equilibrio $(u_1, 0)$ en (6.20). En la ecuación de reacción-difusión (6.17), la solución corresponde a un pulso que viaja desde un estado estacionario por el espacio sin cambiar su forma y regresa al mismo estado de equilibrio; ver figura 6.5.

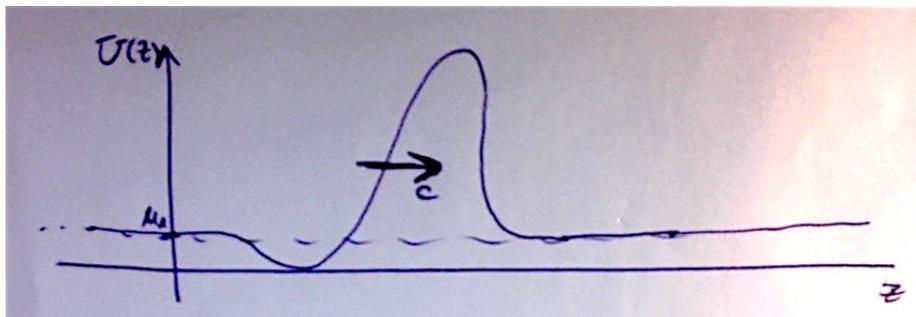


Figura 6.5: Pulso viajero.

Trenes de onda

Esta onda viajera ocurre si la solución $(U(z), V(z))$ de (6.20) es una órbita periódica; ver figura 6.6. En (6.17), el sistema emite pulsos a intervalos regulares. También hablamos de ondas rotatorias u ondas periódicas.

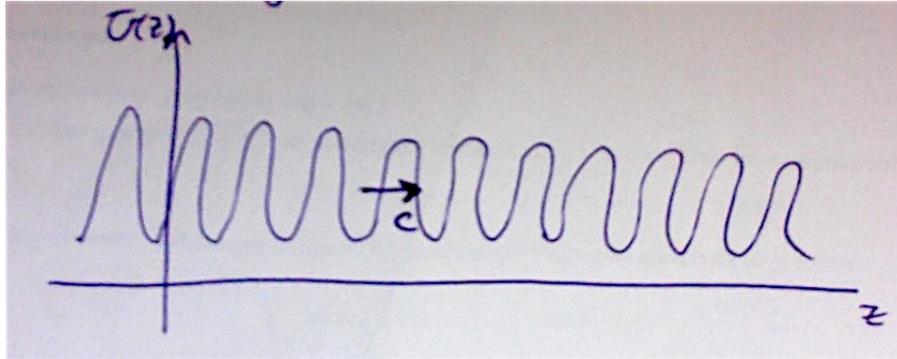


Figura 6.6: Tren de onda.

6.4.3. Difusión vs reacción-difusión (parte II)

En la ecuación (6.17), supongamos que $f(u) \equiv 0$, es decir, la ecuación de reacción-difusión (ecuación parabólica no lineal) se transforma en una ecuación de difusión clásica (ecuación parabólica lineal):

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

En este caso, busquemos soluciones de la forma $u(x, t) = u(x - ct) = U(z)$ con $z = x - ct$. Sustituyendo en la EDP se tiene la EDO lineal:

$$D \frac{dU^2}{dz^2} + c \frac{dU}{dz} = 0,$$

cuya solución general es:

$$U(z) = A + B \exp\left(\frac{cz}{D}\right),$$

donde A, B son constantes que dependen de la condición inicial. Como U debe estar acotada para todo z , entonces $B = 0$. Luego, $U(z) \equiv A$ es constante, lo cual no es una onda viajera. Este es, de hecho, un resultado más general, que dice que en ecuaciones parabólicas lineales no existen ondas viajeras físicamente realistas. Es decir, es necesario introducir el término no lineal $f(u)$ para que el sistema exhiba soluciones de onda viajera. Este factor fue una de las razones más importantes que motivó el desarrollo de una teoría matemática de ecuaciones de reacción-difusión.

6.5. Caso de estudio I – Ecuación de Fisher-Kolmogorov

El ejemplo clásico más sencillo de una ecuación de reacción-difusión es la ecuación de Fisher-Kolmogorov, la cual en su versión adimensionalizada toma la forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (6.21)$$

donde k y D son constantes positivas. La ecuación (6.21) fue sugerida por Fisher (1937) como una versión determinística de un modelo estocástico para la propagación espacial de un gen favorecido en una población. Al mismo tiempo, notemos que (6.21) es también la extensión natural del modelo de crecimiento logístico discutido en el capítulo 1, cuando la población se dispersa por difusión lineal.

El modelo (6.21) y sus soluciones de onda viajera han sido ampliamente estudiados, así como la forma más general con $f(u)$ en reemplazo de $ku(1 - u)$ (esto lo veremos más adelante), especialmente por Kolmogorov (1937). Aquí discutiremos este modelo, no por tener una gran aplicabilidad en sí mismo, sino porque es un “prototipo” de ecuación que admite soluciones de onda viajera. También es una ecuación conveniente pedagógicamente, a partir de la cual se pueden desarrollar muchas de las técnicas estándar para analizar modelos de una especie con dispersión difusiva.

Sean $t^* = kt$ y $x^* = x \left(\frac{k}{D}\right)^{1/2}$. Sustituyendo en (6.21) y omitiendo los asteriscos se tiene:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (6.22)$$

En la situación espacialmente homogénea (i.e., $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0$), las soluciones estacionarias son los ceros de $f(u) = u(1 - u)$, que en este caso son $u^* = 0$ y $u^* = 1$. Esto sugiere buscar soluciones $u(x, t)$ de tipo onda viajera conectando los estados estacionarios $u^* = 0$ y $u^* = 1$, y tal que $0 \leq u(x, t) \leq 1$.

Sea $U(z) = u(x, t)$ con $z = x - ct$. Notemos que por cada solución $U(z)$, existe otra simétrica, la que se obtiene al hacer $z \mapsto -z$, $c \mapsto -c$, y que por lo tanto, se propaga en dirección opuesta. Luego, sin pérdida de generalidad, podemos asumir que $c > 0$. Sustituyendo esta forma de onda viajera en (6.22), $U(z)$ satisface

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0, \quad (6.23)$$

donde ocupamos la notación $U' = dU/dz$. Introduciendo $V = U'$, obtenemos el sistema

$$\begin{cases} \frac{dU}{dz} = V; \\ \frac{dV}{dz} = -cV - U(1-U), \end{cases} \quad (6.24)$$

lo que nos da las trayectorias en el plano de fase (U, V) como soluciones de

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1-U)}{V}, \quad V \neq 0. \quad (6.25)$$

Los puntos de equilibrio de (6.24) son $(0, 0)$ y $(1, 0)$. La estabilidad local de ambos viene dada por los valores propios de $DX(U, V)$. En el caso de $(0, 0)$ se tiene:

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4} \right);$$

luego, $(0, 0)$ es un nodo estable si $c^2 > 4$, y un foco estable si $c^2 < 4$ (esta distinción probará ser relevante más adelante). Por otro lado, para $(1, 0)$ tenemos

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 + 4} \right);$$

luego, $(1, 0)$ es un punto silla. La figura 6.7(a) ilustra el retrato de fase de (6.24) cuando $c^2 > 4$.

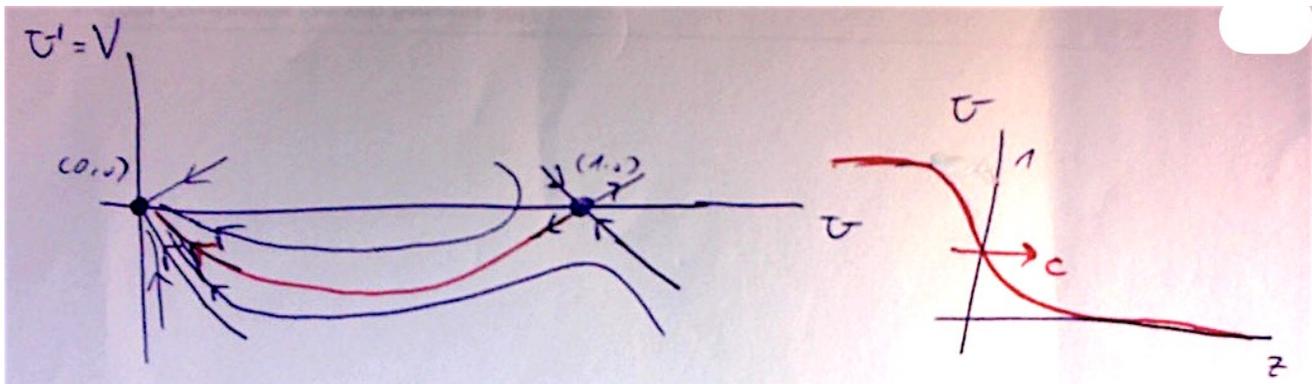


Figura 6.7: (a) Retrato de fase de (6.24) para $c^2 > 4$. (b) Solución frente de onda para (6.22) con velocidad de onda $c \geq 2$.

Si $c^2 > 4$ existe una órbita heteroclínica que conecta desde $(1, 0)$ hasta $(0, 0)$, y contenida enteramente en el cuadrante $U > 0, V < 0$, con $0 \leq U \leq 1$, para todo $c \geq 2$. Luego, esta solución satisface

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0, \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1,$$

y corresponde a un frente de onda tal que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) = 1, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} u(x, t) = 0,$$

como en la figura 6.7(b).

Por otro lado, si $c^2 < 4$, $(0, 0)$ es un foco estable. Luego, todas las órbitas cercanas al origen oscilan en forma de espiral y así se tendrá $U(z) < 0$ para ciertos intervalos abiertos de z . Por lo tanto, la onda obtenida es biológicamente irrealista. En conclusión, decimos que existe una **velocidad de onda mínima**

$$c_{\min} = 2,$$

tal que existe una onda viajera realista para todo $c \geq c_{\min}$. En términos de la ecuación original (6.21), se tiene $c_{\min} = 2\sqrt{kD}$.

6.5.1. Relación de dispersión

Una pregunta clave en esta etapa es ¿Qué tipo de condiciones iniciales $u(x, 0)$ para (6.22) evolucionarán a una solución de onda viajera? Y si tal solución existe, ¿cuál es su velocidad de onda c ?

Kolmogorov probó que si $u(x, 0)$ tiene soporte compacto, entonces la solución $u(x, t)$ evoluciona a una onda viajera $U(z)$ con $z = x - 2t$, esto es, con $c = c_{\min} = 2$.

Para otras condiciones iniciales, la solución depende fuertemente del comportamiento de $u(x, 0)$ a medida que $x \rightarrow \pm\infty$. Por ejemplo, consideremos el “frente” o “borde” de la onda viajera, donde u es pequeño; entonces $u^2 \ll u$. Luego, al linealizar (6.22) se tiene

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (6.26)$$

Supongamos que la condición inicial es de la forma

$$u(x, 0) \sim Ae^{-ax}, \quad (6.27)$$

para $x \rightarrow \infty$, con $a > 0$, $A > 0$ arbitrarios. Busquemos soluciones de (6.26)-(6.27) de la forma

$$u(x, t) = Ae^{-a(x-ct)}, \quad (6.28)$$

la cual se puede interpretar como el “frente” o “borde” de la onda viajera de la ecuación no lineal original (6.22). Sustituyendo (6.28) en (6.26) se tiene $ca = 1 + a^2$, o equivalentemente,

$$c = c(a) = a + \frac{1}{a}. \quad (6.29)$$

La igualdad (6.29) se conoce como **relación de dispersión** para (6.26)-(6.27). A partir de (6.29) se desprende que $c = c(a)$ posee un mínimo en $a^* = 1$ con $c_{\min} = 2$. Para todos los otros valores de $a > 0$, se tiene $c > 2$.

Pero (6.29) es válido solamente cuando, para una elección de a fija, (6.28) es una buena aproximación para “el frente” de la onda. Por ejemplo, consideremos $0 < a < 1$ y comparemos el término e^{-ax} con e^{-x} , i.e., aquel con $a^* = 1$, para $x \gg 1$: Tenemos que $e^{-ax} > e^{-x}$ para $x > 0$ suficientemente grande. Luego, el término dominante de la solución para $x \rightarrow \infty$ es justamente (6.28) con $0 < a < 1$. En tal caso, la velocidad de propagación con un comportamiento inicial asintótico como (6.27) viene dado por (6.29). En cambio, si $a > 1$, entonces $e^{-ax} < e^{-x}$ para $x > 0$ grande, y la solución asintótica está dominada por aquella con $a^* = 1$, i.e., aquella con la velocidad de onda $c_{\min} = 2$. En conclusión, si las condiciones iniciales satisfacen (6.27), entonces la velocidad de onda asintótica de la onda viajera de (6.22) es

$$c = \begin{cases} a + \frac{1}{a}, & 0 < a \leq 1, \\ 2, & a \geq 1. \end{cases}$$

6.5.2. Simetría de las ondas viajeras

La ecuación de Fisher-Kolmogorov (6.22) es simétrica con respecto al cambio de signo $x \mapsto -x$. Esto implica que por cada onda viajera $U(x-ct)$ propagándose a la derecha con velocidad $c > 0$, existe otra onda $U(x+ct)$ que se propaga a la izquierda con $c > 0$. En esta última tenemos $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 0$ y $\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 1$.

Luego, si comenzamos con la ecuación (6.22) para $-\infty < x < \infty$ y con una condición inicial $u(x, 0)$ de soporte compacto, entonces la solución $u(x, t)$ evoluciona hacia dos ondas viajeras: una que se mueve a la izquierda y otra a la derecha, ambas con velocidad $c = 2$; ver figura 6.8. Claramente, $u(x, t) \rightarrow 1$ para $t \rightarrow \infty$ para todo x .

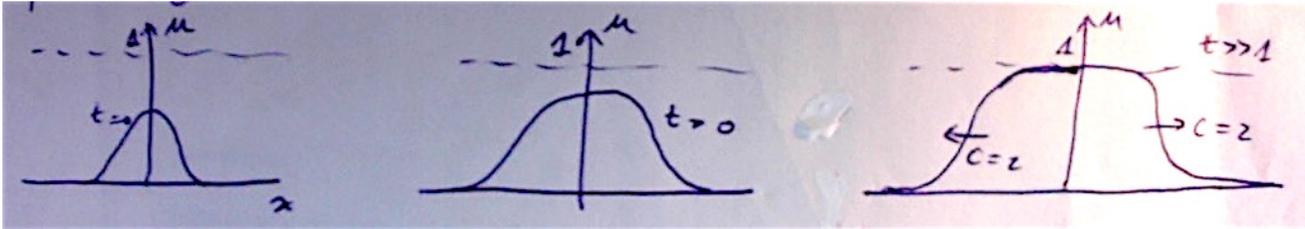


Figura 6.8: Desarrollo esquemático de un frente de onda de la ecuación de Fisher-Kolmogorov en la recta real.

6.5.3. Estabilidad de las ondas viajeras

Vimos que la velocidad de propagación de las ondas viajeras en la ecuación de Fisher-Kolmogorov es sensible al comportamiento explícito de las condiciones iniciales $u(x, 0)$ a medida que $|x| \rightarrow \infty$. Esto implica que las soluciones de onda viajera son inestables a perturbaciones en el rango lejano. En cambio, si $u(x, 0)$ tiene soporte compacto —i.e., el tipo de condiciones iniciales usadas por Kolmogorov et al. en 1937—, entonces la onda resultante no depende de la forma detallada de $u(x, 0)$ y evoluciona a una onda con velocidad $c = 2$.

En ambos casos, al resolver la ecuación de Fisher-Kolmogorov (u otra) numéricamente, debemos tener en cuenta que el esquema numérico adoptado está aplicado a un dominio finito. Por lo tanto, es importante considerar la estabilidad de la solución de onda ante perturbaciones que son cero fuera de un dominio finito, el cual incluya al frente de onda. Aquí mostraremos que las soluciones son estables a tales perturbaciones finitas, siempre que sean perturbaciones en el marco móvil de la onda.

Sea $u(x, t) = u(z, t)$, con $z = x - ct$. Es decir, tomamos (z, t) como variables independientes en lugar de (x, t) . Reescribiendo (6.22) para $u(z, t)$ tenemos

$$u_t = u(1 - u) + cu_z + u_{zz}, \quad (6.30)$$

donde usamos la notación abreviada $u_y = \partial u / \partial y$ de aquí en adelante, y $c \geq c_{\min} = 2$. Denotemos la solución de onda viajera $U(z)$ por $u_c(z)$, es decir, la solución de (6.23). Notemos que $u_c(z)$ anula el lado derecho de (6.30), es decir, es una solución estacionaria de (6.30).

Ahora consideremos una perturbación de $u_c(z)$ de la forma

$$u(z, t) = u_c(z) + \omega v(z, t), \quad 0 < \omega \ll 1. \quad (6.31)$$

Sustituyendo esto en (6.30) y mirando solo los términos de orden $O(\omega)$ obtenemos la ecuación que gobierna a $v(z, t)$ como

$$v_t = (1 - 2u_c(z))v + cv_z + v_{zz}. \quad (6.32)$$

La solución $u_c(z)$ es estable a perturbaciones $v(z, t)$ si

1. $\lim_{t \rightarrow \infty} v(z, t) = 0$, o bien,
2. $\lim_{t \rightarrow \infty} v(z, t) = \frac{du_c(z)}{dz}$.

En el caso de la condición 2, si ésta se satisface, entonces $v(z, t)$ representa (en el límite) una pequeña traslación de la onda a lo largo del eje z , pues

$$u_c(z + \delta z) \approx u_c(z) + \delta z \frac{du_c}{dz}(z), \quad 0 < \delta \ll 1.$$

Ahora busquemos soluciones de la ecuación lineal (6.32) de la forma:

$$v(z, t) = g(z) \exp(-\lambda t). \quad (6.33)$$

Sustituyendo en (6.32) y cancelando los exponenciales, obtenemos

$$g'' + cg' + (\lambda + 1 - 2u_c(z))g = 0. \quad (6.34)$$

Notemos que si $\lambda = 0$, entonces $g(z) = du_c(z)/dz$ es una solución de (6.34), lo cual como ya dijimos, implica que la onda viajera es invariante bajo traslaciones a lo largo del eje z . En efecto, recordemos que $u_c(z)$ es una solución estacionaria de (6.30), luego se tiene

$$0 = u_c(1 - u_c) + cu'_c + u''_c. \quad (6.35)$$

Derivando (6.35) con respecto a z tenemos

$$\begin{aligned} 0 &= u'_c(1 - u_c) - u_c u'_c + c u''_c + u'''_c \\ &= u'''_c + c u''_c + (1 - 2u_c) u'_c \\ &= g'' + c g' + (1 - 2u_c) g, \end{aligned}$$

al definir $g = u'_c$, es la misma ecuación (6.34) con $\lambda = 0$.

Ahora supongamos que $v(z, t)$ es no nula solamente en un dominio finito. A partir de (6.33), esto significa que debemos considerar condiciones de frontera $g(\pm L) = 0$ para algún L apropiado para g en (6.34). Más concretamente, supongamos que g es de la forma

$$g(z) = \begin{cases} h(z) \exp(-cz/2), & -L < z < L, \\ 0, & z \leq -L, \text{ o } z \geq L. \end{cases}$$

Sustituyendo en (6.33), llegamos al siguiente problema de valor en la frontera para h :

$$\begin{cases} h'' + \left(\lambda - (2u_c(z) + \frac{c^2}{4} - 1) \right) h = 0, & -L < z < L, \\ h(L) = 0, \\ h(-L) = 0. \end{cases} \quad (6.36)$$

El sistema (6.36) es un problema de Sturm-Liouville con una ecuación diferencial lineal de 2do orden no autónoma. Aquí se tiene $2u_c(z) + c^2/4 - 1 \geq 2u_c(z) > 0$, pues $c \geq c_{\min} = 2$ y $u_c(z) > 0$ en $-L < z < L$. Se puede probar que todos los valores propios λ de (6.36) son reales y positivos. Luego, a partir de (6.33), se tiene $v(z, t) \rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$. Por lo tanto, la solución de onda viajera $u_c(z)$ es estable para todas las perturbaciones pequeñas en un dominio finito del tipo (6.31).

6.6. Caso de estudio II – Propagación espacial de epidemias

Consideremos de nuevo el clásico modelo SIR (3.1) donde ahora S , I y R pueden pensarse como densidades de poblaciones de individuos susceptibles, infectados y removidos, dependiendo de la posición ξ y del tiempo τ . El parámetro

β también tiene una interpretación ligeramente distinta como la tasa de infección por susceptible por densidad unitaria de infectados. Consideraremos el caso de la rabia, la cual es propagada principalmente por zorros. La rabia es una enfermedad letal, de manera que la clase removida en este caso representa a los muertos. Los zorros sanos tienden a quedarse en su propio territorio, pero cuando están contagiados con rabia pueden viajar grandes distancias más o menos al azar y atacar a otros zorros. Por esta razón, un modelo propuesto para la rabia incluye difusión para los infectados pero no para los susceptibles (ni tampoco para los removidos, por supuesto). El modelo es el siguiente:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial S}{\partial \tau} = -\beta SI, \\ \frac{\partial I}{\partial \tau} = \beta SI - \alpha I + D \frac{\partial^2 I}{\partial \xi^2}, \\ \frac{\partial R}{\partial \tau} = \alpha I, \end{array} \right. \quad (6.37)$$

donde D es el coeficiente de difusión de los zorros infectados. Aquí, $\tau \geq 0$ y asumimos un dominio espacial unidimensional no acotado $-\infty < \xi < \infty$.

Una epidemia es una oleada de infectados propagándose a una población de susceptibles, y eventualmente buscaremos soluciones como funciones de una variable de onda viajera; ver figura 6.9.

Hagamos $S \rightarrow N, I \rightarrow 0, R \rightarrow 0$ a medida que $\xi \rightarrow -\infty$; es decir, supongamos un escenario inicial en que toda la población es susceptible y se encuentra concentrada en el extremo izquierdo del dominio espacial. Adimensionalicemos las variables mediante

$$\tilde{u} = \frac{S}{N}, \quad \tilde{v} = \frac{I}{N}, \quad \tilde{w} = \frac{R}{N}.$$

Reescalando el tiempo y la variable espacial por $t = \alpha\tau, x = \xi\sqrt{\frac{\alpha}{D}}$, obtenemos el

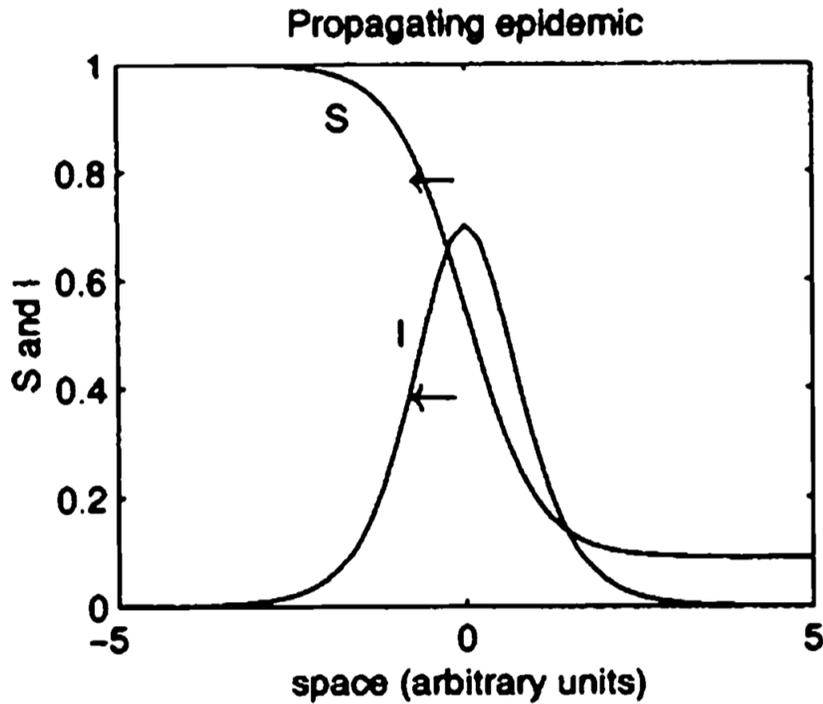


Figura 6.9: Representación esquemática de una propagación de epidemia. Imagen tomada de [4].

sistema equivalente

$$\begin{cases} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} = -\mathcal{R}_0 \tilde{u} \tilde{v}, \\ \frac{\partial \tilde{v}}{\partial t} = \mathcal{R}_0 \tilde{u} \tilde{v} - \tilde{v} + \frac{\partial^2 \tilde{v}}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial \tilde{w}}{\partial t} = \tilde{v}, \end{cases}$$

donde $\mathcal{R}_0 = \frac{\beta N}{\alpha}$ es el número básico de reproducción. Este tiene esencialmente la misma interpretación que en el Capítulo 1 como el número esperado de nuevas infecciones producidas por un único infectado introducido a una población inicial $(S, I, R) = (N, 0, 0)$. Vimos que si $\mathcal{R}_0 < 1$ la enfermedad decaía en el caso espacialmente uniforme, mientras que si $\mathcal{R}_0 > 1$ ocurre una epidemia.

Buscamos soluciones de onda viajera de la forma $\tilde{u}(x, t) = u(z) = u(x + ct)$, $\tilde{v}(x, t) = v(z) = v(x + ct)$, donde c es alguna velocidad de onda constante. Las ecuaciones se transforman en

$$\begin{cases} cu' = -\mathcal{R}_0 uv, \\ cv' = \mathcal{R}_0 uv - v + v'', \\ cw' = v. \end{cases} \quad (6.38)$$

Además debemos considerar las condiciones de borde

$$\begin{cases} \lim_{z \rightarrow -\infty} u(z) = 1, & \lim_{z \rightarrow \infty} u(z) = u_1, \\ \lim_{z \rightarrow \pm\infty} v(z) = 0, \\ \lim_{z \rightarrow -\infty} w(z) = 0, & \lim_{z \rightarrow \infty} w(z) = w_1. \end{cases} \quad (6.39)$$

Dado que $\frac{v'}{u'} = \frac{dv}{du}$, entonces de la misma manera tenemos $\frac{v''}{u'} = \frac{d(v')}{du}$. Luego, dividiendo la segunda y la tercera ecuaciones de (6.38) por la primera obtenemos

$$\begin{cases} \frac{dv}{du} = -1 + \frac{1}{\mathcal{R}_0 u} + \frac{1}{c} \frac{d(v')}{du}, \\ \frac{dw}{du} = -\frac{1}{\mathcal{R}_0 u}. \end{cases}$$

Integrando a ambos lados,

$$\begin{cases} v = -u + \frac{1}{\mathcal{R}_0} \ln u + \frac{1}{c} v' + A, \\ w = -\frac{1}{\mathcal{R}_0} \ln u + B, \end{cases} \quad (6.40)$$

donde A y B son constantes de integración. Aplicando las condiciones de borde (6.39) obtenemos que $A = 1, B = 0$. Despejando v' de la primera ecuación de (6.40), el sistema (6.38) se reduce a dos ecuaciones:

$$\begin{cases} u' = -\frac{1}{c} \mathcal{R}_0 uv, \\ v' = c(u + w(u) - 1 + v), \end{cases} \quad (6.41)$$

donde $w(u) = -\frac{1}{\mathcal{R}_0} \ln u$ desde (6.40).

Aplicando las condiciones para $z \rightarrow \infty$ de (6.39), con $u_1 + w_1 = 1$, se obtiene

$$1 - w_1 = \exp(-\mathcal{R}_0 w_1).$$

Esta ecuación siempre posee la solución $w_1 = 0$ la cual representa ausencia de epidemia (i.e., no hay transferencia de individuos susceptibles a través del compartimiento de infectados hasta llegar a removidos). Se puede probar que si $\mathcal{R}_0 < 1$ entonces esta ecuación no posee ninguna otra solución positiva. Por lo tanto, no puede haber epidemia si $\mathcal{R}_0 < 1$. Por otro lado, si $\mathcal{R}_0 > 1$, existe otra solución w_1 que satisface $0 < w_1 < 1$ y $\mathcal{R}_0(1 - w_1) = \mathcal{R}_0 u_1 < 1$.

Consideremos $\mathcal{R}_0 > 1$ de manera que $0 < u_1 < 1/\mathcal{R}_0 < 1$. Los únicos puntos de equilibrio del sistema (6.41) están en $(u_1, 0)$ y $(1, 0)$ (¿Por qué?). Para $(u_1, 0)$ la matriz jacobiana $J(u_1, 0)$ tiene traza $\text{tr}J(u_1, 0) = c$ y determinante $\det J(u_1, 0) = (\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0 < 0$, por lo tanto $(u_1, 0)$ es un punto silla. Para $(1, 0)$, $J(1, 0)$ tiene traza $\text{tr}J(1, 0) = c$ y determinante $\det J(1, 0) = (1 - \mathcal{R}_0 u_1)/\mathcal{R}_0 > 0$. Entonces, $(1, 0)$ es un nodo inestable si $c^2 \geq 4(\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0$, o un foco inestable si $c^2 < 4(\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0$.

Consideremos la figura (6.10). A partir de (6.39) y según las estabilidades de los puntos de equilibrio de (6.41), necesitamos una órbita en el plano de fase (u, v) que vaya desde $(1, 0)$ hacia $(u_1, 0)$, así como la trayectoria marcada como T en la figura (6.10). Para que esta solución sea biológicamente realista requerimos además que $c^2 \geq 4(\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0$ pues v debe ser siempre no-negativo.

Tal solución existe si la variedad estable $W^s(u_1, 0)$ (i.e., aquella que converge a $(u_1, 0)$ desde el cuadrante positivo a medida que $z \rightarrow \infty$) tiende a $(1, 0)$ a medida que $z \rightarrow -\infty$ formando una conexión heteroclínica. Si podemos hallar una región D tal que ninguna órbita abandone D a medida que el parámetro z decrece (i.e., D es un conjunto negativamente invariante), entonces T debe venir desde $(1, 0)$ y formar la órbita heteroclínica. Se puede demostrar que

$$D = \{(u, v) \mid u_1 < u < 1, 0 < v < 2(1 - u - w(u))\} \quad (6.42)$$

es un conjunto que satisface lo pedido.

Por lo tanto, tenemos una onda viajera para $\mathcal{R}_0 > 1$. Se puede demostrar que la onda con la velocidad mínima $c_{\min} = 2\sqrt{(\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0}$ es la única que es

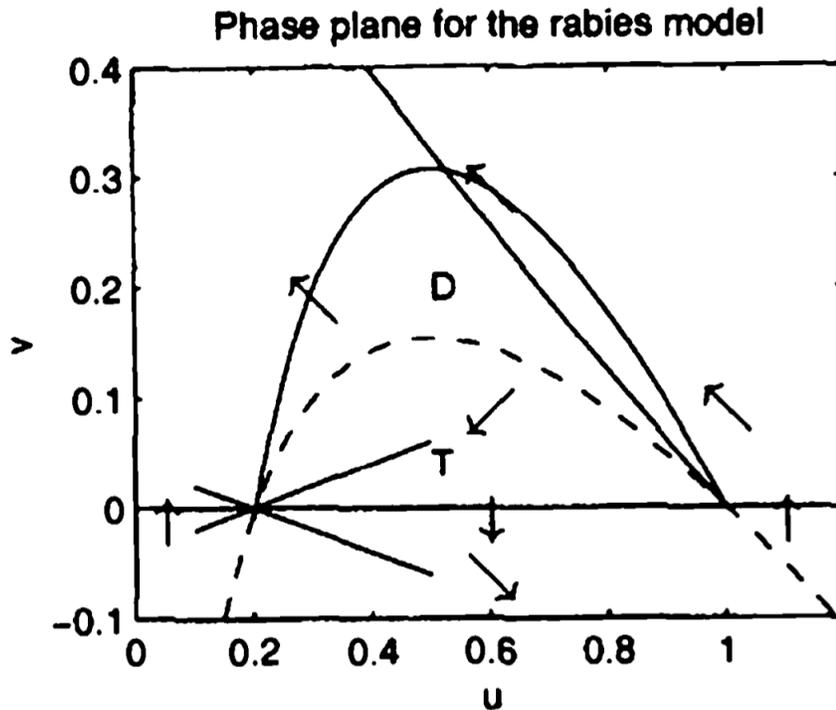


Figura 6.10: Demostración de una onda viajera en el modelo de rabia. La idea es mostrar que (para $c^2 \geq 4(\mathcal{R}_0 u_1 - 1)/\mathcal{R}_0$, la órbita marcada como T tiende al estado de equilibrio libre de enfermedad $(1, 0)$ a medida que z decrece. Imagen tomada de [4].

estable como solución del sistema original de ecuaciones diferenciales parciales. En variables dimensionales, c_{\min} es alrededor de 40 km por año, dependiendo de la densidad inicial de zorros susceptibles.

Supongamos que queremos lograr que $\mathcal{R}_0 = \beta N/\alpha < 1$ de manera de prevenir una epidemia. Dado que β y α son parámetros de la enfermedad que no están bajo nuestro control, la única posibilidad es reducir N , la densidad inicial de zorros susceptibles, por debajo de α/β . Esto debe hacerse por vacunación en lugar de sacrificios de zorros, pues el territorio que queda vacante es rápidamente re-colonizado por otros ejemplares de zorros.

6.7. Ondas viajeras en ecuaciones de reacción-difusión generales

Consideremos la ecuación de reacción-difusión escalar general

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (6.43)$$

Busquemos condiciones sobre $f(u)$ tal que (6.43) exhiba soluciones de onda viajera. Por simplicidad, supongamos que $D = 1$. Distinguiremos dos tipos de ecuaciones:

1. Monoestable: Una de sus soluciones estacionarias es estable como equilibrio de la ecuación cinética $u_t = f(u)$, mientras que otra es inestable. La ecuación de Fisher-Kolmogorov es un ejemplo de este tipo de ecuación.
2. Biestable: Dos de sus soluciones espacialmente uniformes (estacionarias) son estables como soluciones de $u_t = f(u)$, mientras que hay una tercera que es inestable. Por ejemplo, la ecuación de Nagumo con $f(u) = ku(u - a)(1 - u)$; $0 < a < 1, k > 0$, modela la conducción de impulsos nerviosos. Aquí, u es un potencial de membrana normalizado. Los puntos $u = 0, u = 1$ son estables —y representan estados polarizados y depolarizados del nervio—, mientras que $u = a$ es inestable. Como consecuencia, en (6.43) pueden haber ondas de polarización que viajan cambiando su estado de $u = 0$ hasta $u = 1$.

Sea $f : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}$, de clase C^1 , tal que $f(0) = f(1) = 0$. Luego, $u = 0$ y $u = 1$ son equilibrios de la ecuación cinética $u_t = f(u)$. Busquemos soluciones de (6.43) tal que $0 \leq u \leq 1$ y que representen una invasión o polarización o un efecto similar, de manera que u se incrementa de 0 a 1 a medida que pasa la onda.

Definamos la variable de onda $z = x + ct$, con c constante. Aquí, la onda se propaga a la izquierda si $c > 0$, o a la derecha si $c < 0$. En lo que sigue, supongamos que $c > 0$.

En (6.43) tenemos

$$cu' = f(u) + u'',$$

donde $u(z) \rightarrow 0$, si $z \rightarrow -\infty$ y $u(z) \rightarrow 1$, si $z \rightarrow \infty$.

Si denotamos $v = u'$, obtenemos el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\begin{cases} \frac{du}{dz} = v; \\ \frac{dv}{dz} = -f(u) + cv. \end{cases} \quad (6.44)$$

Los puntos de equilibrio de (6.44) son $(0, 0)$ y $(1, 0)$. Buscamos una órbita heteroclínica conectando estos dos equilibrios. La matriz jacobiana de (6.44) es

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -f'(u) & c \end{pmatrix},$$

con $\text{tr}J(u, v) = c$, $\det J(u, v) = f'(u)$, $\Delta = c^2 - 4f'(u)$.

6.7.1. Ecuación monoestable

Supongamos que f satisface las condiciones similares a las que encontramos en la ecuación de Fisher-Kolgomorov: $f'(0) > 0$, $f'(1) < 0$, y $f(u) > 0$ para $0 < u < 1$. Bajo estas condiciones, el origen es: (a) un foco inestable si $0 < c < 2\sqrt{f'(0)}$; (b) un nodo inestable si $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$. Además, $(1, 0)$ es un punto silla.

Similarmente a los argumentos usados en la ecuación de Fisher-Kolgomorov, queremos soluciones no negativas; luego, debemos imponer la condición $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$.

Sea la región $D = \{(u, v) : 0 < u < 1, 0 < v < mf(u)\}$, donde m es una constante por determinar; ver figura 6.11. Queremos que D tenga la propiedad de ser un conjunto negativamente invariante, i.e., invariante para $z < 0$. Para ello, podemos ver cómo las órbitas de (6.44) se comportan en la frontera ∂D . La idea consiste en probar que todas las soluciones atraviesan ∂D hacia el exterior de D a medida que $z > 0$ o equivalentemente, ninguna órbita abandona D para $z < 0$ y por lo tanto permanecen dentro de D para $z < 0$.

Como f es de clase C^1 , entonces existe $K > 0$ tal que $|f'(u)| \leq K$ para todo $u \in]0, 1[$. En el eje u tenemos $v' < 0$; luego, ninguna órbita abandona D por el eje u para $z < 0$.

Sea $\Phi(u, v) = v - mf(u) = 0$ la ecuación que determina la otra componente de ∂D . Buscamos que $\nabla\Phi \cdot X > 0$ en el conjunto de nivel $\Phi = 0$, donde X denota el

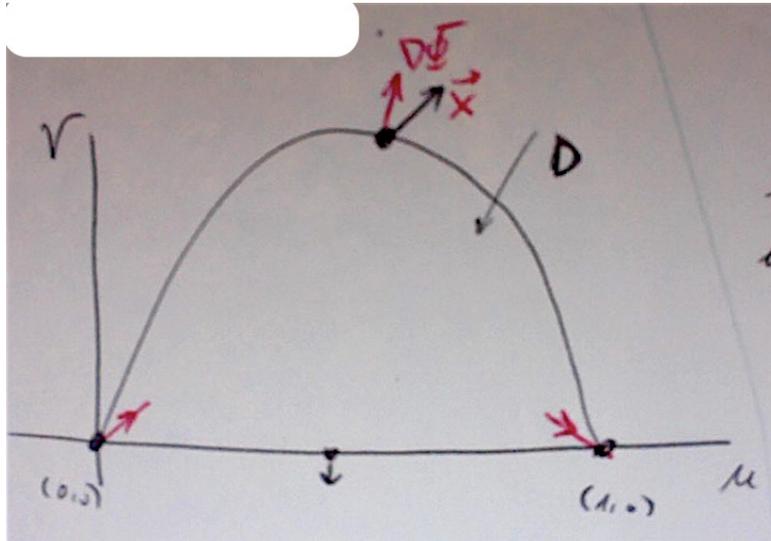


Figura 6.11: Construimos D de manera que sea un conjunto negativamente invariante.

campo de vectores (6.44). La condición $\nabla\Phi \cdot X > 0$ significa que las trayectorias están abandonando la región D para $z > 0$. Si logramos probar esto, entonces podemos asegurar que las soluciones se mantienen dentro de la región D para $z < 0$. La condición $\nabla\Phi \cdot X$ queda de la forma

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial\Phi}{\partial u}u' + \frac{\partial\Phi}{\partial v}v' \right) |_{\Phi=0} &= v' - mf'(u)u' \\ &= -f(u) + cv - mf'(u)v \\ &\geq \left(-\frac{1}{m} + c - mK \right) v > 0, \end{aligned}$$

lo cual se satisface si y solo si $c > \frac{1}{m} + mK$. En particular, si $K = f'(0)$ (como es el caso en la ecuación de Fisher-Kolgomorov), y tomando

$$m = \frac{1}{\sqrt{f'(0)}},$$

entonces $c > 2\sqrt{f'(0)}$. En resumen, tendremos que $\nabla\Phi \cdot X > 0$ en la curva $\Phi(u, v) = 0$ si $c > \frac{1}{m} + mK$. Luego, la región D es negativamente invariante. Finalmente, aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson, podemos argumentar

que una rama de la variedad estable $W^s(1, 0)$ debe converger para $z \rightarrow -\infty$ al origen $(0, 0)$ formando la conexión heteroclínica buscada.

6.7.2. Ecuación biestable

Supongamos ahora que $f'(0) < 0$, $f'(1) < 0$, y $f(u) < 0$ para $0 < u < a$, y $f(u) > 0$, si $a < u < 1$. Bajo estas condiciones, los equilibrios $(0, 0)$ y $(1, 0)$ son ambos puntos silla, y el punto $(a, 0)$ es un equilibrio inestable.

Busquemos condiciones que debe satisfacer una solución de onda viajera. Multiplicando la identidad $cu' = f(u) + u''$ a ambos lados por u' obtenemos

$$c(u')^2 = f(u)u' + u'u''.$$

Integrando esta igualdad en $-\infty < z < \infty$ tenemos

$$c \int_{-\infty}^{\infty} (u')^2 dz = \int_{-\infty}^{\infty} f(u(z))u'(z) dz + \frac{1}{2}(u')^2|_{-\infty}^{\infty}.$$

Como $u'(z) \rightarrow 0$ para $z \rightarrow \pm\infty$, entonces

$$0 < c \int_{-\infty}^{\infty} (u')^2 dz = \int_0^1 f(u) du.$$

Esto nos dice que una solución como la que buscamos es posible solo si

$$\int_0^1 f(u) du > 0.$$

En tal caso, se puede probar que existe un único $c = c^*$ tal que (6.44) exhibe una conexión heteroclínica desde $(0, 0)$ a $(1, 0)$, la cual corresponde a un frente de onda. Esto implica que la órbita heteroclínica es *estructuralmente inestable*, pues cualquier perturbación genérica del parámetro c destruye la conexión. La prueba de la existencia de la órbita heteroclínica para $c = c^*$ se basa en un argumento de la dependencia continua de las soluciones de (6.44) con respecto al parámetro c ; ver figura 6.12. El razonamiento es el siguiente. Para c suficientemente pequeño, la variedad inestable $W^u(0, 0)$ pasa “por debajo” de la variedad estable $W^s(1, 0)$; mientras que las posiciones relativas se invierten si c es más grande. Por continuidad, debe existir c^* tal que ambas variedades coinciden si $c = c^*$ formando la órbita heteroclínica.

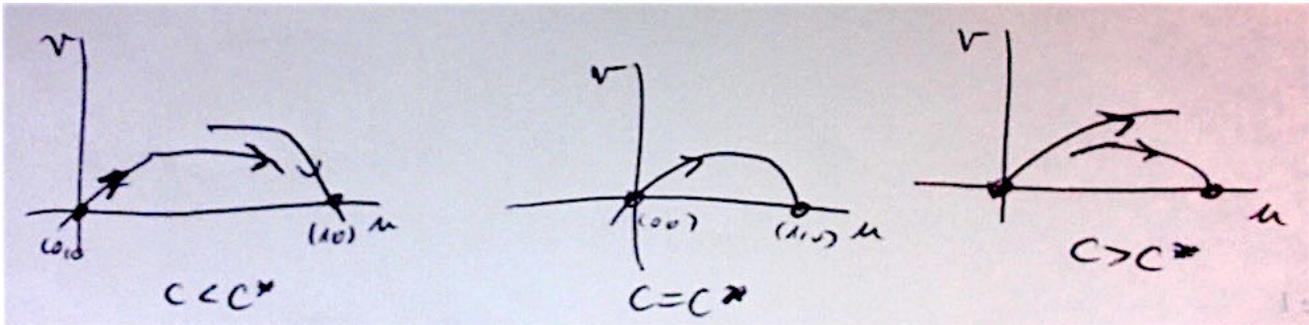


Figura 6.12: En el caso biestable, existe un único $c = c^*$ tal que (6.44) exhibe una conexión heteroclínica desde $(0,0)$ a $(1,0)$ para $c = c^*$.

6.8. Comentarios

1. Las soluciones de onda viajera pueden aparecer en distintos contextos y también al considerar más variables, formando sistemas de ecuaciones de reacción-difusión. Por ejemplo, ondas viajeras aparecen en modelos de propagación de enfermedades, migración e invasión territorial de animales (a causa de depredación, competencia, etc), propagación espaciotemporal de disturbios en manifestaciones, etc.
2. En el caso de dos o más incógnitas $u_i(x, t)$, $i = 1, 2, \dots, n$, el procedimiento de análisis es análogo:
 - * Definir una variable de onda $z = x - ct$ o $z = x + ct$ (dependiendo del sentido de propagación de las ondas) y buscar soluciones de la forma $u = U(z)$.
 - * Sustituyendo en el sistema de ecuaciones de reacción-difusión, se obtienen n ecuaciones diferenciales ordinarias de 2do orden, o equivalentemente, $2n$ EDOs de 1er orden.
 - * Con estos ajustes, el problema entonces consiste en buscar conexiones homoclínicas y heteroclínicas, u órbitas periódicas en un espacio de fase $2n$ -dimensional.
3. En tales casos, se pueden hacer ciertas simplificaciones previas. Por ejemplo, se puede asumir que ciertas especies se mueven mucho más lento que otras, de forma que la razón $D_i/D_j \approx 0$, si $D_i \ll D_j$. Esto puede ayudar a disminuir la dimensión del espacio de fase en la variable de onda z .

Capítulo 7

Formación de patrones morfológicos

Uno de los ejemplos más prominentes de formación de patrones en biología son los patrones en el pelaje de los animales. Los pelajes poseen arreglos distintivos de manchas semi-regulares, puntos y rayas, todos dispuestos de una manera organizada y ordenada; ver figura 7.1.



Figura 7.1: Imagen tomada de Pinterest.

También existen patrones de vegetación. Esta organización y división del espacio en grupos de plantas y espacios vacíos es más visible desde la altura, y puede deberse a un mecanismo de colaboración en zonas áridas; ver figura 7.2.

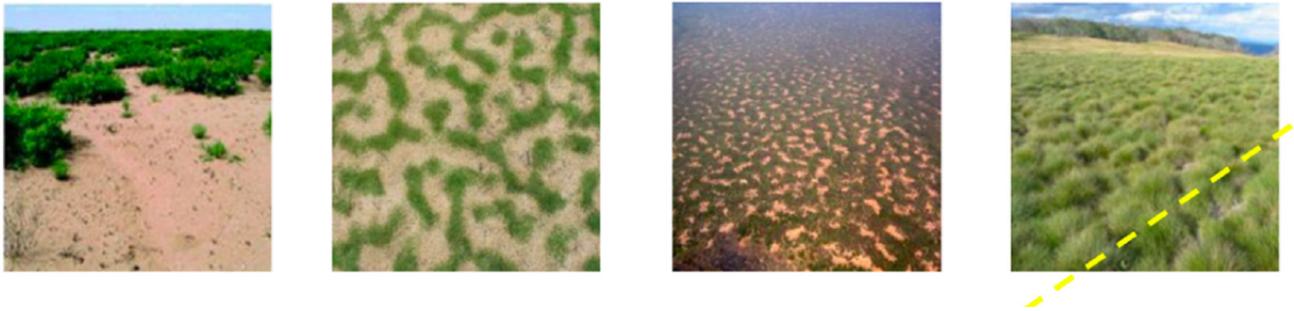


Figura 7.2: Imagen tomada de VINCENOT ET AL.. *Spatial Self-Organization of Vegetation Subject to Climatic Stress—Insights from a System Dynamics—Individual-Based Hybrid Model*. *Frontiers in Plant Science*. 7 (2016).

La aparición de patrones espaciales también se manifiesta en otros fenómenos. Por ejemplo, algunas especies de caracoles y moluscos marinos exhiben complicados patrones en la superficie de sus caparazones; ver figura 7.3.



Figura 7.3: Imagen de Alistair Boettiger/UC Berkeley.

Quizás el fenómeno más sofisticado de formación de patrones es la *embriogénesis*. A medida que el embrión se desarrolla, sus células se van diferenciando unas de otras según la ubicación en la que están para formar los primeros órganos, tejidos y estructuras; y además se van moviendo alrededor del embrión. Este proceso se puede entender como una secuencia de eventos formadores de patrones que van adquiriendo cada vez más complejidad. La figura 7.4 muestra el desarrollo embrionario de un ser humano.

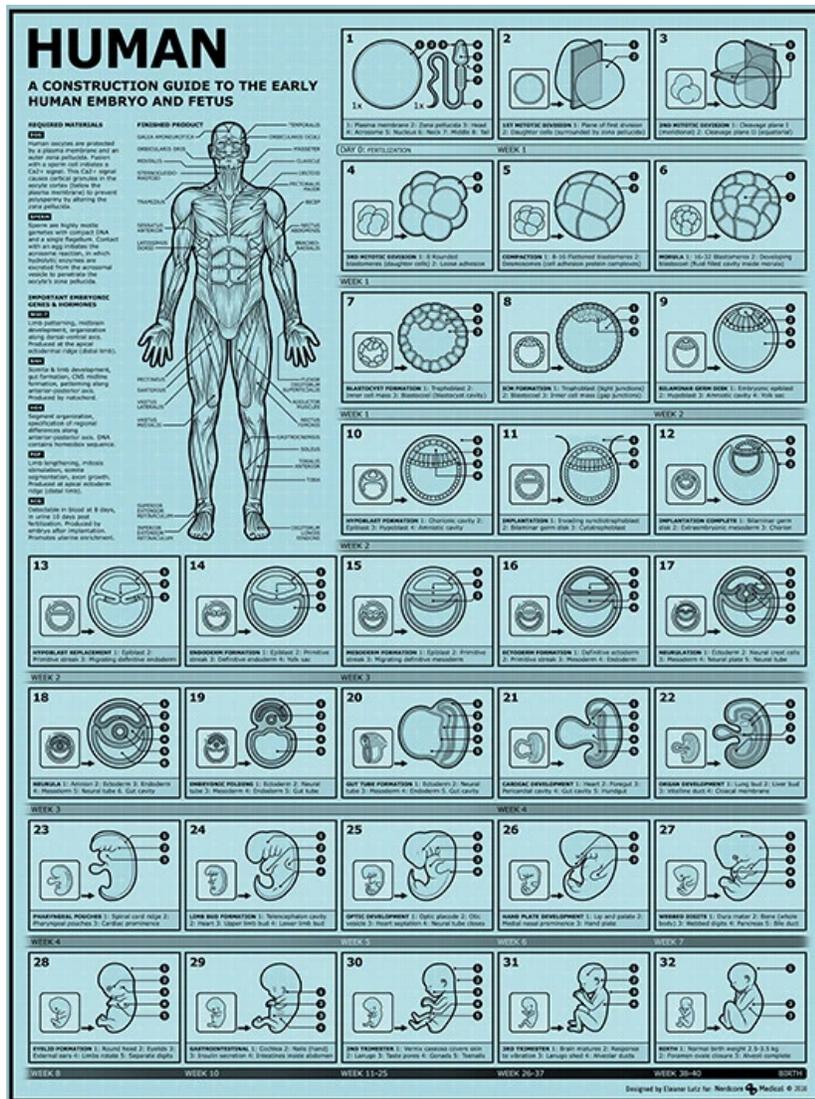


Figura 7.4: Imagen de NerdCoreMedical.

Todos estos ejemplos nos llevan a preguntarnos ¿Cuáles son los mecanismos matemáticos que pueden generar patrones y formas espaciales? ¿Cómo podemos explicar matemáticamente que, por ejemplo, las manchas de un leopardo se ubiquen exclusivamente sobre el cuerpo y que la cola tenga solamente rayas? ¿Por qué otros animales como el tigre y la cebra solamente tienen rayas y no manchas? ¿Cómo la masa inicialmente homogénea de células de un embrión se reorganiza espacialmente de manera de proseguir el proceso de desarrollo embrionario?

Aquí estudiaremos modelos de reacción-difusión como *posibles* mecanismos para generar patrones espaciales biológicos. El proceso que discutiremos fue descubierto por Alan Turing y publicado en [25] en 1952. Este paper se transformó en un hito y fue muy importante para entender cómo emergen los patrones en sistemas biológicos.

El marco es el siguiente. Consideremos un sistema de ecuaciones de reacción-difusión

$$\frac{\partial \mathbf{c}}{\partial t} = f(\mathbf{c}) + \mathbf{D}\Delta \mathbf{c},$$

donde \mathbf{c} es un vector de concentraciones de *morfogenes* o sustancias químicas que inciden en la aparición de manchas o patrones morfológicos, f representa la cinética de la reacción, y \mathbf{D} es una matriz diagonal de coeficientes de difusión positivos.

Antes de la aparición del trabajo de Turing, la difusión se consideraba como un fenómeno estabilizador, pues tiende a homogeneizar las concentraciones (de químicos, poblaciones, etc), llevándolas a un estado de equilibrio espacialmente homogéneo.

Sin embargo, Turing tuvo la idea de considerar la difusión como un efecto *desestabilizador*. ¿En qué sentido? Si $\mathbf{D} = \mathbf{0}$ (es decir, en ausencia de difusión), las concentraciones \mathbf{c} tienden a un estado estacionario estable. Como no hay difusión, este equilibrio corresponde a una distribución espacial uniforme de las concentraciones, i.e., un patrón espacial homogéneo. En cambio, si $\mathbf{D} \neq \mathbf{0}$, entonces Turing probó que, bajo ciertas condiciones, el estado estacionario estable espacialmente homogéneo del caso $\mathbf{D} = \mathbf{0}$ se vuelve inestable; esta inestabilidad provoca que emerjan patrones espacialmente no homogéneos. Este fenómeno es conocido como **inestabilidad por difusión** o **inestabilidad de Turing**.

7.1. Inestabilidad de Turing

Consideremos el siguiente sistema de reacción-difusión adimensionalizado de dos especies o concentraciones:

$$\begin{cases} u_t = \gamma f(u, v) + \Delta u; & x \in \Omega, t > 0; \\ v_t = \gamma g(u, v) + d\Delta v; \\ (\mathbf{n} \cdot \nabla) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, & \text{en } \partial\Omega, \\ u(x, 0), v(x, 0) \text{ conocidas.} \end{cases} \quad (7.1)$$

En (7.1), Δu es el laplaciano de u con respecto al vector de variables espaciales $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n$, $t \geq 0$, $\gamma > 0$, $d \geq 0$. Más adelante veremos un ejemplo concreto de cómo adimensionalizar un modelo de manera de que tenga la forma general (7.1).

Las constantes en (7.1) tienen los siguientes significados:

- $d = D_v/D_u$ es la razón entre los coeficientes de difusión de v y u .
- $\gamma^{1/2}$ es proporcional al tamaño lineal longitudinal del dominio espacial en una dimensión, o al área en 2 dimensiones. Luego, nos da una medida del tamaño del dominio. Incrementar $\gamma^{1/2}$ es equivalente a agrandar el tamaño del dominio.
- γ también representa una intensidad relativa de los términos reactivos.
- Un incremento de γ también se puede pensar como equivalente a decrecer la razón de coeficientes de difusión d .

En (7.1) consideramos condiciones de borde de flujo cero, donde \mathbf{n} es un vector normal (unitario) a $\partial\Omega$. Estas condiciones implican que no hay influencia externa sobre el proceso de auto-organización de patrones. Por último, tomamos condiciones iniciales $u(x, 0), v(x, 0)$, las que asumimos conocidas.

Sea (u_0, v_0) un estado estacionario de (7.1), es decir, una solución positiva de

$$\begin{cases} f(u, v) = 0; \\ g(u, v) = 0. \end{cases}$$

Nos interesa una inestabilidad de este equilibrio que sea puramente espacialmente dependiente. En ausencia de cualquier variación espacial el estado estacionario homogéneo debe ser linealmente estable. Es decir, nos interesa que este equilibrio: (i) sea estable si $d = 0$; (ii) pierda estabilidad cuando $d > 0$. Primero debemos derivar las condiciones para que esto ocurra.

Sin variación espacial, u y v satisfacen

$$\begin{cases} u_t = \gamma f(u, v); \\ v_t = \gamma g(u, v). \end{cases} \quad (7.2)$$

Tomando una perturbación del estado estacionario

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

para $|\mathbf{w}|$ pequeño obtenemos la linealización de (7.2):

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w}, \quad A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \Big|_{(u_0, v_0)}. \quad (7.3)$$

De aquí en adelante, simplificamos la notación y consideramos todas las derivadas parciales de f y g evaluadas en (u_0, v_0) , a menos que se indique lo contrario.

Notemos que (7.3) es un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias lineales. Aquí se tiene: $\text{tr}A = f_u + g_v$ y $\det A = f_u g_v - f_v g_u$. Luego, para que (u_0, v_0) sea estable debemos imponer las condiciones

$$\begin{cases} \text{tr}A = f_u + g_v < 0; \\ \det A = f_u g_v - f_v g_u > 0. \end{cases} \quad (7.4)$$

Ahora consideremos el sistema completo (7.1) y de nuevo linealizando alrededor del estado estacionario obtenemos

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w} + D \Delta \mathbf{w}, \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}. \quad (7.5)$$

Busquemos soluciones no nulas de (7.5) de la forma

$$\mathbf{w}(x, t) = \mathbf{W}(x)T(t), \quad (7.6)$$

tal que \mathbf{W} satisfaga las condiciones de borde de (7.1), y donde T es una función escalar.

Caso escalar

Para ganar un poco de intuición sobre la forma de hallar \mathbf{W} sujeto a condiciones de frontera Neumann homogéneas, supongamos primero que el sistema (7.5) consta de una sola ecuación; luego $\mathbf{W} = F$ es una función escalar. Sustituyendo en (7.5) tenemos

$$F(x)T(t) = \gamma AF(x)T(t) + D\Delta F(x)T(t),$$

donde hacemos un abuso de notación (provisorio) al considerar A y D ahora como constantes escalares. Dividiendo a ambos lados por FT tenemos la identidad

$$\frac{T'(t)}{T(t)} = \gamma A + D \frac{\Delta F(x)}{F(x)}. \quad (7.7)$$

La identidad (7.7) se cumple para todo $t > 0$ y para todo $x \in \Omega$. En particular, si el lado izquierdo de (7.7) es independiente de x , entonces el lado derecho también debe serlo. Entonces, existe una constante $-\mu$ tal que

$$\frac{\Delta F(x)}{F(x)} = -\mu = \text{cte},$$

o equivalentemente,

$$-\Delta F = \mu F. \quad (7.8)$$

Si imponemos condiciones de borde tipo Neumann homogéneas en $\partial\Omega$, entonces μ es un valor propio del operador $-\Delta$ y F es su función propia en Ω .

De la teoría espectral para la ecuación de Laplace sabemos que, al considerar condiciones de borde Neumann homogéneas, el operador tiene una sucesión infinita F_n de funciones propias que forman una base ortogonal del espacio de Hilbert $L^2(\Omega)$. Más aún, los correspondientes valores propios μ_n son reales y satisfacen

$$0 = \mu_0 < \mu_1 \leq \mu_2 \leq \dots$$

Este resultado es útil pues nos permite escribir cualquier función F que satisfaga (7.8) con las condiciones de borde Neumann homogéneas (y que viva en el espacio de funciones correcto) como una combinación lineal $F(x) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n F_n(x)$. Esto es una serie de Fourier generalizada.

Por ejemplo, si Ω es unidimensional, digamos $0 \leq x \leq a$, entonces $F_n(x) = \cos\left(\frac{n\pi x}{a}\right)$, con $n \in \mathbb{Z}$, donde $k = \sqrt{\mu} = \frac{n\pi}{a}$ es llamado el **número de onda**. Luego, $\frac{1}{k} = \frac{a}{n\pi}$ es una medida de la longitud de onda $\omega = 2\pi/k = 2a/n$. En dominios finitos, existe un conjunto discreto de posibles números de onda, pues $n \in \mathbb{Z}$. Por lo tanto, $F(x) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n \cos\left(\frac{n\pi x}{a}\right)$.

Problema de valores propios para \mathbf{W}

Regresemos al caso más general. Para resolver (7.5) en el caso de un sistema de dos ecuaciones de reacción-difusión, definimos $\mathbf{W}(x)$ como la solución independiente del tiempo del problema de valores propios definido por

$$\begin{cases} \Delta \mathbf{W} + k^2 \mathbf{W} = \mathbf{0} & \text{en } \Omega, \\ \mathbf{n} \cdot \nabla \mathbf{W} = 0, & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (7.9)$$

donde hemos expresado el problema en términos de los números de onda $k = \sqrt{\mu}$. Denotamos por $\mathbf{W}_k(x)$ la función propia correspondiente al número de onda k , satisfaciendo (7.9).

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

Dado que (7.5) es lineal, por el principio de superposición de soluciones, busquemos $\mathbf{w}(x, t)$ de la forma (7.6) como

$$\mathbf{w}(x, t) = \sum_k c_k e^{\lambda t} \mathbf{W}_k(x), \quad (7.10)$$

donde las constantes $c_k \in \mathbb{R}$ quedan determinadas por una expansión de Fourier de las condiciones iniciales en términos de $\mathbf{W}_k(x)$.

Derivando condiciones para inestabilidad de Turing

En (7.10), $\lambda = \lambda(k)$ es el valor propio que determina el crecimiento temporal de la solución. Sustituyendo (7.10) en (7.5) y cancelando $e^{\lambda t}$ tenemos para cada k :

$$\begin{aligned} \lambda \mathbf{W}_k &= \gamma A \mathbf{W}_k + D \Delta \mathbf{W}_k \\ &= \gamma A \mathbf{W}_k - D k^2 \mathbf{W}_k. \end{aligned}$$

Por lo tanto, por cada k , se tiene la siguiente ecuación lineal para λ :

$$\lambda \mathbf{W}_k = (\gamma A - Dk^2) \mathbf{W}_k.$$

Como requerimos que las funciones propias no sean idénticamente nulas, i.e., $\mathbf{W}_k \neq \mathbf{0}$, entonces

$$\det(\lambda \mathbf{I} - \gamma A + Dk^2) = 0, \quad (7.11)$$

donde \mathbf{I} es la matriz identidad de tamaño 2×2 . Ocupando las expresiones para A y D en (7.3) y (7.5), respectivamente, y expandiendo (7.11) tenemos:

$$\lambda^2 + \lambda (k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v)) + h(k^2) = 0, \quad (7.12)$$

donde

$$h(k^2) = dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det A. \quad (7.13)$$

Notemos que (7.12)-(7.13) definen un valor propio $\lambda = \lambda(k)$, por cada k . Por la forma de la solución (7.10), tenemos que:

- **la solución estacionaria espacialmente homogénea** (u_0, v_0) **es estable** ante perturbaciones espaciales si y solo si ambas raíces de (7.12) satisfacen

$$\operatorname{Re}(\lambda(k)) < 0, \quad \text{para todo } k.$$

Ya impusimos en (7.4) que $\operatorname{Re}(\lambda(0)) < 0$, esto es, el estado estacionario es estable en ausencia de efectos espaciales.

- **la solución estacionaria espacialmente homogénea** (u_0, v_0) **es inestable** ante perturbaciones espaciales si

$$\operatorname{Re}(\lambda(k)) > 0, \quad \text{para algún } k \neq 0. \quad (7.14)$$

Queremos derivar condiciones para que (7.14) suceda. El caso (7.14) es el que buscamos y puede pasar si:

- i) El coeficiente de λ en (7.12) es negativo, o bien,
- ii) $h(k^2) < 0$, para algún $k \neq 0$.

En el caso i), dado que $(f_u + g_v) < 0$ y $k^2(1 + d) > 0$ para todo $k \neq 0$, entonces $k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v) > 0$. Luego, el caso i) no sucede.

En cambio, el caso ii) sí puede ocurrir. En efecto, las raíces de (7.12) son

$$2\lambda = - (k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v)) \pm \sqrt{(k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v))^2 - 4h(k^2)},$$

donde $h(k^2)$ viene dado por (7.13). Pero como $\det A > 0$, entonces la única posibilidad de tener $h(k^2) < 0$ es que

$$df_u + g_v > 0.$$

Como $f_u + g_v < 0$ entonces necesariamente $d \neq 1$ y $f_u g_v < 0$ (i.e., tienen signo opuesto). Por ejemplo, si $f_u > 0$ y $g_v < 0$ (como ocurre en muchos modelos) y dado que $f_u + g_v < 0$, entonces $d > 1$ es una condición necesaria (pero no suficiente) para tener $\text{Re}(\lambda) > 0$. En particular, esto implica que la especie v se dispersa más rápido que la especie u .

Si además tenemos que el valor mínimo de (7.13) satisface $h_{\min} < 0$, entonces $h(k^2) < 0$ para algún $k \neq 0$, cumpliendo así la condición ii). De hecho, derivando (7.13) se obtiene

$$h_{\min} = \gamma^2 \left(\det A - \frac{(df_u + g_v)^2}{4d} \right), \quad \text{para } k^2 = k_{\min}^2 = \gamma \frac{df_u + g_v}{2d}. \quad (7.15)$$

Por lo tanto, la condición para que $h(k^2) < 0$ para algún $k \neq 0$ y, por tanto, para que ocurra una inestabilidad de Turing es

$$\det A < \frac{(df_u + g_v)^2}{4d}. \quad (7.16)$$

Bifurcación de Turing

La transición entre el caso estable (i.e., $\text{Re}(\lambda(k)) < 0$ para todo k) y el inestable (i.e., $\text{Re}(\lambda(k)) > 0$, para algún $k \neq 0$) ocurre cuando $h_{\min} = 0$ y $\text{Re}(\lambda) = 0$ para $k = k_{\min}$. En este caso hablamos de una **bifurcación de Turing**. Aquí se tiene

$$\det A = \frac{(df_u + g_v)^2}{4d}, \quad \text{si } h_{\min} = 0,$$

o equivalentemente, expandiendo esta expresión,

$$d^2 f_u^2 + 2(2f_v g_u - f_u g_v)d + g_v^2 = 0. \quad (7.17)$$

La ecuación (7.17) define un coeficiente de difusión crítico $d = d_c$ como la raíz $d \neq 1$ apropiada. Luego, sustituyendo d_c en el valor de k_{\min} en (7.15), la condición $h_{\min} = 0$ implica

$$\begin{aligned} k_c^2 &= \gamma \frac{d_c f_u + g_v}{2d_c} \\ &= \gamma \sqrt{\frac{\det A}{d_c}}. \end{aligned}$$

Por lo tanto,

$$k_c^2 = \gamma \sqrt{\frac{f_u g_v - f_v g_u}{d_c}}. \quad (7.18)$$

La expresión (7.18) define el **número de onda crítico** en la bifurcación de Turing.

Relación de dispersión

La figura 7.5(a) muestra cómo varía $h(k^2)$ como función de k^2 para varios valores de d . Siempre que $h(k^2) < 0$ en el rango $k_1^2 < k^2 < k_2^2$, entonces (7.12) posee una solución con $\text{Re}(\lambda(k^2)) > 0$ para el mismo rango de valores de $k^2 \in]k_1^2, k_2^2[$. En otras palabras, existe un rango de valores de k^2 tal que los valores propios son inestables.

A partir de (7.13) con $d > d_c$, los valores de k_1^2, k_2^2 se pueden obtener como los ceros de $h(k^2) = 0$:

$$k_{1,2}^2 = \frac{\gamma}{2d} \left((df_u + g_v) \mp \sqrt{(df_u + g_v)^2 - 4d \cdot \det A} \right). \quad (7.19)$$

La expresión $\lambda = \lambda(k^2)$ graficada en la figura 7.5(b) se conoce como **relación de dispersión**. Notemos que, dentro del rango inestable, $\text{Re}(\lambda(k^2)) > 0$ tiene un máximo alcanzado en el número de onda k_{\min} obtenido en (7.15) con $d > d_c$, i.e., el mismo valor donde h alcanza su valor mínimo h_{\min} . Luego, para $k^2 = k_{\min}^2$, el valor propio inestable correspondiente $\lambda(k_{\min}^2)$ corresponde al modo de crecimiento

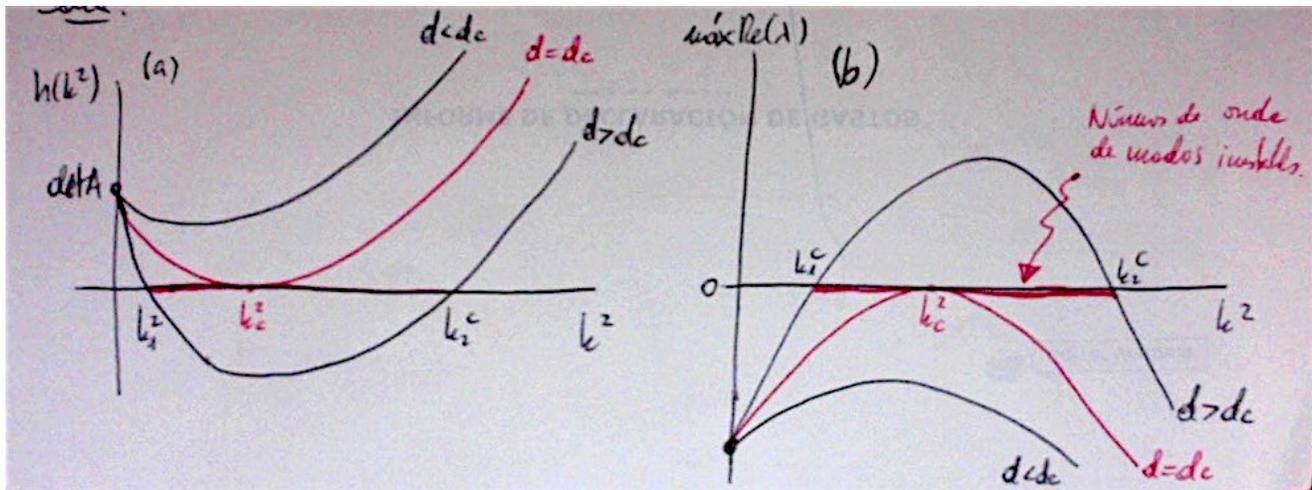


Figura 7.5: (a) Gráfico esquemático de $h(k^2)$ definido por (7.13) en el caso en que $d > 1$. Cuando el coeficiente de difusión d aumenta su valor y se hace más grande que el valor crítico d_c , $h(k^2)$ se hace negativo para un rango finito de valores de $k^2 > 0$. (b) Gráfico de la relación de dispersión, i.e., el mayor de los valores propios $\text{Re}(\lambda(k^2))$ de (7.12) como función de k^2 . Cuando $d > d_c$, hay un rango de número de onda $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ para los que $\text{Re}(\lambda(k^2)) > 0$ y, luego, son linealmente inestables.

más rápido en la suma $\mathbf{w}(x, t) = \sum_k c_k e^{\lambda t} \mathbf{W}_k(x)$ para \mathbf{w} . Más aún, en esta suma para \mathbf{w} los términos dominantes son aquellos en que $\text{Re}(\lambda) > 0$, pues los demás decaen a cero exponencialmente cuando $t \rightarrow \infty$. Por lo tanto, de (7.19) o de la figura 7.5(b), tenemos que la expresión

$$\mathbf{w}(x, t) \approx \sum_{k=k_1}^{k_2} c_k e^{\lambda(k^2)t} \mathbf{W}_k(x), \quad \text{para } t \gg 1, \quad (7.20)$$

nos da una buena aproximación para el comportamiento de la solución de (7.5) cuando t es grande.

En conclusión, un análisis de la relación de dispersión $\lambda = \lambda(k^2)$ nos indica cuáles funciones propias $\mathbf{W}_k(x)$ (i.e., cuáles patrones espaciales) son linealmente inestables y crecen exponencialmente en el tiempo.

Comentarios

- En dominios espaciales finitos, el conjunto de números de onda (que, en el fondo son valores propios) es discreto. Luego, solo ciertos valores de k en el

intervalo $k^2 \in]k_1^2, k_2^2[$ son relevantes.

- Se puede probar que las funciones propias linealmente inestables de (7.20) que crecen exponencialmente en el tiempo eventualmente van a ser acotadas por los términos no lineales de la ecuación original (7.1). De esta forma, para $t \rightarrow \infty$, emerge una solución estacionaria espacialmente no homogénea.
- Para que ocurra el punto anterior, la hipótesis clave es que la cinética está confinada a una región atrapadora acotada. Intuitivamente, podemos esperar que si existe una región atrapadora para la cinética, el mismo conjunto también contendrá las soluciones cuando se incluya la difusión.

Resumen de condiciones para inestabilidad de Turing

Las condiciones para la generación de patrones espaciales en mecanismos de reacción-difusión de dos especies de la forma

$$\begin{cases} u_t = \gamma f(u, v) + \Delta u; & x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n, t > 0; \\ v_t = \gamma g(u, v) + d\Delta v; \\ (\mathbf{n} \cdot \nabla) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, & \text{en } \partial\Omega, \\ u(x, 0), v(x, 0) \text{ conocidas,} \end{cases} \quad (7.21)$$

son las siguientes:

1. $f_u + g_v < 0$, $f_u g_v - f_v g_u > 0$
(“Equilibrio libre de difusión, i.e. $d = 0$, es estable);
2. $df_u + g_v > 0$, $(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0$
(“ $h(k^2) < 0$, para algún $k \neq 0$, si $d > 0$ ”).

En las condiciones (1)-(2), todas las derivadas parciales están evaluadas en un estado estacionario espacialmente homogéneo de (7.21). Además, las derivadas f_u, g_v deben tener signos opuestos. Por ejemplo, si $f_u > 0, g_v < 0$ entonces $d > 1$.

Si se satisfacen las condiciones (1)-(2), existe un rango de patrones, parametrizado por γ , con números de onda definidos por $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ en (7.19), que son

linealmente inestables. Los patrones espaciales que crecen inicialmente en forma exponencial son aquellas funciones propias $\mathbf{W}_k(x)$ con números de onda en el rango $k_1^2 < k^2 < k_2^2$, o sea, $\mathbf{w}(x, t) \approx \sum_{k_1}^{k_2} c_k e^{\lambda(k^2)t} \mathbf{W}_k(x)$.

7.2. Sistemas activador-inhibidor

Debido a las condiciones (7.4) y a que $f_u g_v < 0$, entonces hay dos posibilidades para los términos f_v y g_u . Así que debemos tener $f_v g_u < 0$, i.e., deben tener signos opuestos. Los dos casos posibles corresponden a dos reacciones cualitativamente diferentes. Los dos casos se ilustran esquemáticamente en la figura 7.6 cuando $f_u > 0, g_v < 0$. En el caso ilustrado en la figura 7.6(a), u es un **activador**, es decir, es un reactante que promueve el crecimiento en una reacción química. Aquí, u activa el crecimiento de v , pero también el propio y decimos que es **autoactivante**. Por otro lado, v es un **inhibidor**, pues frena, impide o dificulta el crecimiento no solo de u sino el propio. Un sistema de esta manera se conoce como **activador-inhibidor puro**. Para que ocurra una formación de patrones, el inhibidor debe propagarse más rápido que el activador, pues $d > 1$. En el caso ilustrado en la figura 7.6(b), v es el activador pero todavía es autoinhibidor y se propaga más rápidamente. Esta interacción se conoce como **activador-inhibidor cruzado**.

Hay otra diferencia entre los dos casos. El patrón crece a lo largo de la variedad inestable asociada al valor propio inestable. En la figura 7.6(a), esto significa que las dos especies están a densidades altas o bajas en la misma región a medida que el patrón crece como en la figura 7.6(c); en el caso de la figura 7.6(b), u está a una densidad alta cuando v está baja, y viceversa como en la figura 7.6(d). El hecho de que los patrones estén, ya sea, en fase o desfasados, tiene implicancias fundamentales para las aplicaciones biológicas.

7.3. Ejemplo: Reacción de Schnakenberg

La reacción de Schnakenberg es uno de los “prototipos” más simples de ecuaciones de reacción-difusión que pueden presentar patrones de Turing. Fue construido como un modelo que representara la clase más sencilla (pero químicamente

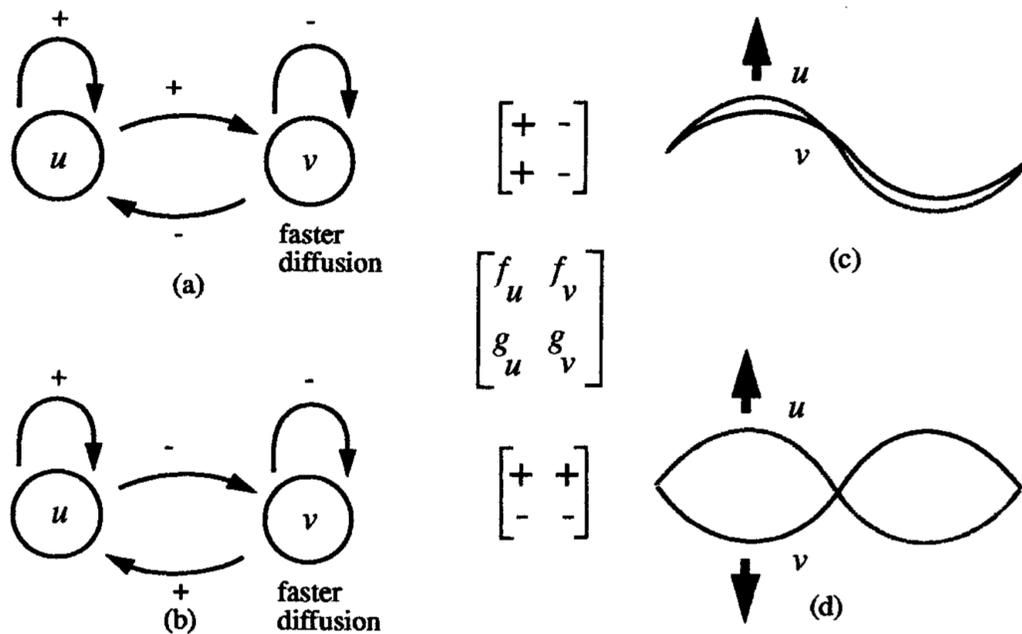


Figura 7.6: Ilustración esquemática de los dos casos cualitativamente diferentes de inestabilidad por difusión. (a) Activador-inhibidor puro: La especie u autoactivante también activa v , el cual inhibe ambos reactantes. El patrón resultante inicial se muestra en (c). (b) Activador-inhibidor cruzado: Aquí, el autoactivante u inhibe a v , pero es a su vez activado por v con el patrón resultante ilustrado en (d). Las matrices nos dan los signos de f_u, f_v, g_u, g_v evaluadas en el estado estacionario. Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology II*, 3rd. edition, Springer-Verlag, 2003.

plausible) de reacciones químicas —llamadas trimoleculares— entre dos especies, buscando que, en ausencia de difusión, admitiera soluciones periódicas.

El sistema viene dado por

$$\begin{cases} \frac{\partial A}{\partial t} = k_1 - k_2 A + k_3 A^2 B + D_A \Delta A; & x \in \Omega, t > 0; \\ \frac{\partial B}{\partial t} = k_4 - k_3 A^2 B + D_B \Delta B; \end{cases} \quad (7.22)$$

donde los coeficientes $k_i > 0$ son tasas constantes de reacción. Aquí, el reactante A es creado autocatalíticamente por el término $k_3 A^2 B$.

Transformemos el sistema (7.22) a la forma (7.1) para analizar si la cinética de reacción es capaz de generar patrones. Primero debemos adimensionalizar (7.22) introduciendo un parámetro L como una medida del tamaño lineal del dominio

espacial Ω :

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

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

Sustituyendo en (7.22) y eliminando los asteriscos se obtiene

$$\begin{cases} u_t = \gamma(a - u + u^2 v) + \Delta u; & x \in \Omega, t > 0; \\ v_t = \gamma(b - u^2 v) + d \Delta v. \end{cases} \quad (7.23)$$

Este sistema está en la forma (7.1) con $f(u, v) = a - u + u^2 v$ y $g(u, v) = b - u^2 v$.

El estado estacionario espacialmente uniforme de (7.23) viene dado por

$$u_0 = a + b, \quad v_0 = \frac{b}{(a + b)^2}, \quad b > 0, \quad a + b > 0. \quad (7.24)$$

La matriz jacobiana (7.3) en (u_0, v_0) tiene entradas

$$f_u = \frac{b - a}{a + b}, \quad f_v = (a + b)^2 > 0, \quad g_u = \frac{-2b}{a + b} < 0, \quad g_v = -(a + b)^2 < 0;$$

y satisface

$$f_u g_v - f_v g_u = (a + b)^2 > 0. \quad (7.25)$$

Dado que $f_u g_v < 0$, entonces debemos tener que $b > a$. En particular, esto implica que u es inhibidor, pero autoactivador; mientras que v es activador, pero autoinhibidor. Además, $d > 1$ y v se difunde más rápido que u .

Con esto, las condiciones para la generación de patrones espaciales en (7.23) nos quedan:

$$\begin{aligned} (1a) \quad f_u + g_v < 0 &\Rightarrow 0 < b - a < (a + b)^3. \\ (1b) \quad f_u g_v - f_v g_u &= (a + b)^2 > 0 \Rightarrow (a + b)^3 > 0. \\ (2a) \quad d f_u + g_v > 0 &\Rightarrow d(b - a) > (a + b)^3. \\ (2b) \quad (d f_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0 &\Rightarrow (d(b - a) - (a + b)^3)^2 > 4d(a + b)^4. \end{aligned} \quad (7.26)$$

Estas desigualdades definen un dominio en el plano (a, b) llamado **espacio de Turing** o **espacio de formación de patrones**. Dentro de este dominio en el plano (a, b) el sistema (7.23) es inestable a ciertas perturbaciones espaciales de números de onda k , los cuales aún debemos determinar.

7.3.1. Caso 1D

Consideremos el problema asociado de valores propios (7.9) y escojamos el dominio espacial $x \in (0, p)$, con $p > 0$. Entonces tenemos

$$\begin{cases} \mathbf{W}_{xx} + k^2 \mathbf{W} = \mathbf{0}, & 0 < x < p, \\ \mathbf{W}_x = \mathbf{0}, & x = \{0, p\}, \end{cases} \quad (7.27)$$

cuyas soluciones son

$$\mathbf{W}_n(x) = \mathbf{A}_n \cos\left(\frac{n\pi x}{p}\right); \quad n = \pm 1, \pm 2, \dots, \quad (7.28)$$

donde los $\mathbf{A}_n \in \mathbb{R}^2$ son vectores con entradas constantes arbitrarias. Los valores propios de (7.27) son los números de onda discretos $k = \frac{n\pi}{p}$.

Cada vez que se satisfagan las condiciones (7.26) y exista un rango de números de onda $k = \frac{n\pi}{p}$ entre k_1 y k_2 definidos por (7.19), entonces las correspondientes funciones propias \mathbf{W}_n son linealmente inestables. Luego, si $k_1^2 < k^2 < k_2^2$, entonces las funciones propias con longitud de onda $\omega = \frac{2\pi}{k} = \frac{2p}{n}$ son aquellas que inicialmente crecen en el tiempo como $\approx \exp(\lambda(k^2)t) = \exp(\lambda([n\pi/p]^2)t)$.

A partir de (7.19), el rango de números de onda para (7.23) viene dado por

$$\gamma L(a, b, d) = k_1^2 < k^2 < k_2^2 = \gamma M(a, b, d), \quad (7.29)$$

donde

$$\begin{aligned} L &= \frac{d(b-a) - (a+b)^3 - \sqrt{(d(b-a) - (a+b)^3)^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)}, \\ M &= \frac{d(b-a) - (a+b)^3 + \sqrt{(d(b-a) - (a+b)^3)^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)}. \end{aligned} \quad (7.30)$$

En términos de longitud de onda $\omega = \frac{2\pi}{k}$, el rango de modos inestables \mathbf{W}_n tiene longitudes de onda acotadas por ω_1 y ω_2 donde

$$\frac{4\pi^2}{\gamma L(a, b, d)} = \omega_1^2 > \omega^2 = \left(\frac{2p}{n}\right)^2 > \omega_2^2 = \frac{4\pi^2}{\gamma M(a, b, d)}.$$

Notemos en (7.29) el rol de γ en determinar la escala. El menor número de onda es π/p , para $n = 1$. Si los parámetros a, b, d están fijos, y si γ es suficientemente pequeño tal que $k_2^2 < (\pi/p)^2$, entonces no habrá ningún k permitido en el rango $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ y, por lo tanto, ningún modo \mathbf{W}_n que pueda ser inestable. Por lo tanto, todos los modos en la solución (7.10) de (7.23) tienden a cero exponencialmente y el estado estacionario es estable.

En resumen, la solución espacialmente heterogénea que emerge es la suma de los modos inestables, o sea,

$$\mathbf{w}(x, t) \approx \sum_{n_1}^{n_2} \mathbf{C}_n \exp \left(\lambda \left(\frac{n^2 \pi^2}{p^2} \right) t \right) \cos \left(\frac{n \pi x}{p} \right), \quad (7.31)$$

donde $\lambda = \lambda(k^2)$ viene dado por la solución con parte real positiva de (7.12), y $k^2 = n^2 \pi^2 / p^2$. Además, n_1 es el menor entero mayor o igual a pk_1/π , y n_2 es el mayor entero menor o igual a pk_2/π . Los vectores constantes $\mathbf{C}_n \in \mathbb{R}^2$ quedan determinados por el análisis de Fourier de las condiciones iniciales para \mathbf{w} .

¿Qué tipo de patrones pueden emerger?

Consideremos el tipo de patrones espaciales que podemos esperar de la solución (7.31). Supongamos que el tamaño de dominio (medido por el parámetro γ) es tal que el rango de números de onda $]k_1^2, k_2^2[$ en (7.29) admite solo el número de onda $n = 1$. La relación de dispersión correspondiente para λ en términos de las longitudes de onda $\omega = 2\pi/k$ se ilustra en la figura 7.7. El único modo inestable, de (7.28), es entonces $\mathbf{W}_1(x) = \cos(\pi x/p)$ y la inestabilidad que crece viene dada por

$$\mathbf{w}(x, t) \approx \mathbf{C}_1 \exp \left(\lambda \left(\frac{\pi^2}{p^2} \right) t \right) \cos \left(\frac{\pi x}{p} \right),$$

donde λ es la raíz con parte real positiva de (7.12) con $k^2 = \pi^2/p^2$. Todos los otros modos en (7.10) decaen exponencialmente a cero para $t > 0$.

Supongamos a modo de ilustración que $\mathbf{C}_1 = (\epsilon, \epsilon)^t$, con $0 < \epsilon \ll 1$ y consideremos el morfógeno u , el que viene dado por

$$u(x, t) \approx u_0 + \epsilon \exp \left(\lambda \left(\frac{\pi^2}{p^2} \right) t \right) \cos \left(\frac{\pi x}{p} \right).$$

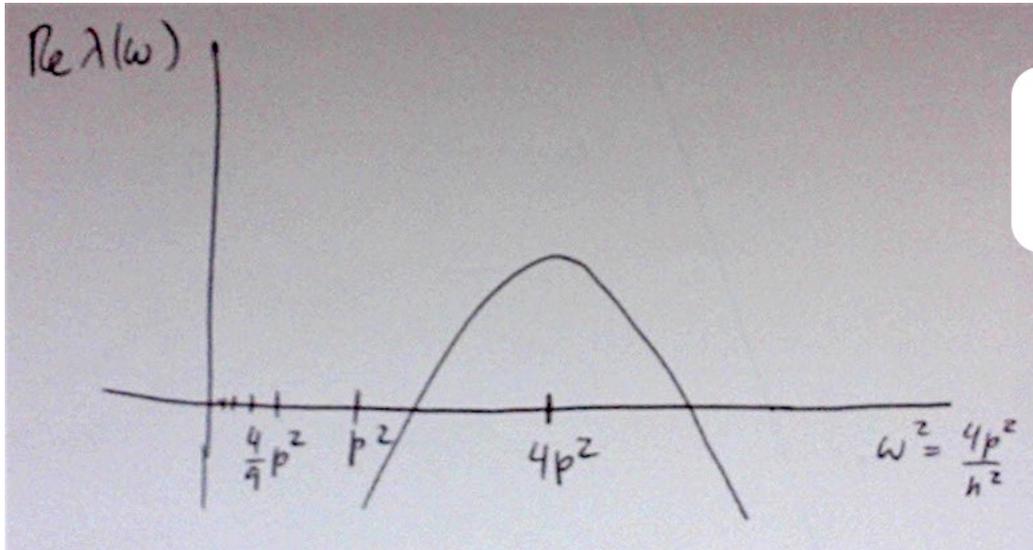


Figura 7.7: Relación de dispersión típica para el factor de crecimiento $\text{Re}(\lambda)$ como función de la longitud de onda ω obtenida de una linealización alrededor del estado estacionario. El único modo que es linealmente inestable tiene $n = 1$; todos los otros modos tienen $\text{Re}(\lambda) < 0$.

Este modo inestable, el cual es la solución dominante que emerge a medida que t crece, se ilustra en la figura 7.8. En otras palabras, este es el patrón predicho por la relación de dispersión en la figura 7.7. Se puede probar que la solución $u(x, t)$ no crece indefinidamente y queda acotada para $t \rightarrow \infty$, al entrar en juego otros términos no lineales de la cinética del sistema (7.23), y al ser Ω un dominio acotado. Podemos conjeturar entonces que esta solución creciente eventualmente se asienta en un patrón espacial similar al modo cosenoidal mostrado en la figura 7.8(a).

La figura 7.8(b) muestra el patrón espacial. La región achurada corresponde a una concentración mayor que en el estado estacionario u_0 , mientras que la región sin achurar representa una concentración menor que el valor del estado estacionario. Esta es una forma útil de presentar los resultados de patrones espaciales en mecanismos de reacción-difusión. Por ejemplo, si estos fuesen patrones químicos, podemos interpretar el patrón como un agrupamiento espacial en distintas concentraciones. Por otro lado, en biología del desarrollo, la interpretación es que existe una diferenciación de células de un embrión cuando el morfogén está por arriba (debajo) de un nivel umbral de concentración.

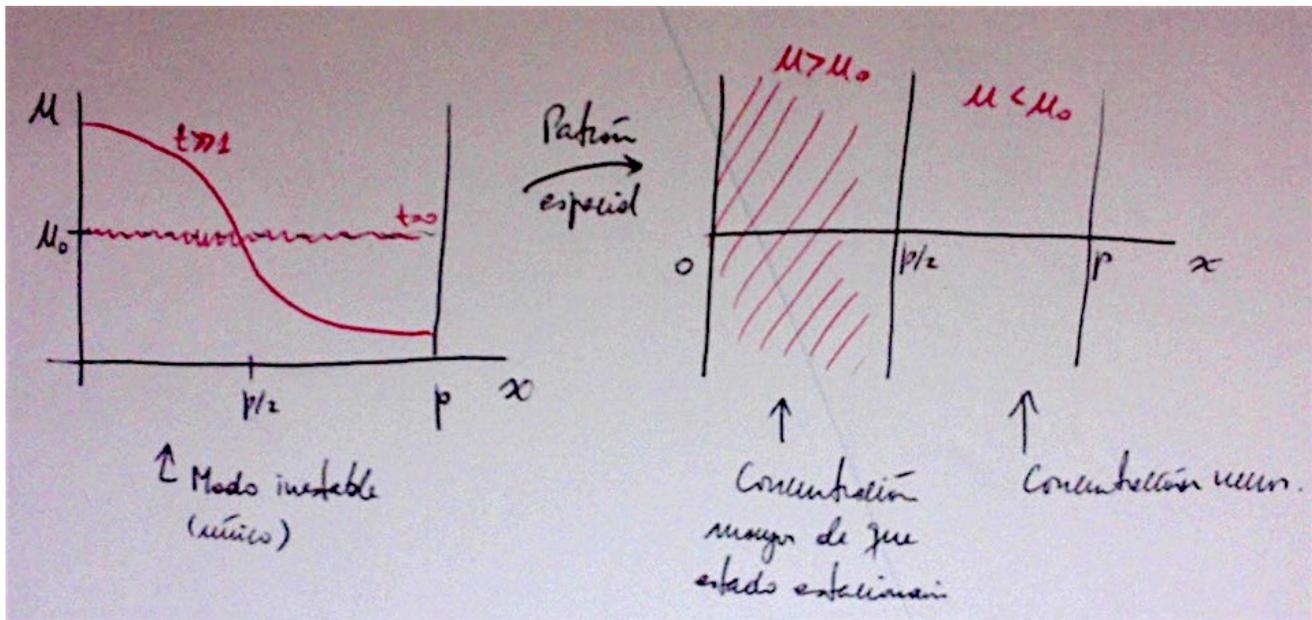


Figura 7.8: (a) El modo lineal temporalmente creciente que eventualmente evoluciona desde condiciones iniciales aleatorias en un patrón espacial de amplitud finita tal como el mostrado en (b), donde la región achurada corresponde a una concentración mayor que en el estado estacionario u_0 y la región sin achurar a una concentración menor que el valor del estado estacionario.

Supongamos que el tamaño del dominio se duplica

En nuestro escenario, dado que $\sqrt{\gamma} \sim$ longitud del dominio, el duplicar su tamaño equivale a hacer $\gamma \mapsto 4\gamma$. Sea γ_1 el valor original. Las desigualdades

$$\gamma_1 L(a, b, d) = k_1^2 < k^2 = \left(\frac{n\pi}{p}\right)^2 < k_2^2 = \gamma_1 M(a, b, d) \quad (7.32)$$

determinan los modos inestables, y las longitudes de onda $\omega = 2\pi/k$ quedan determinadas por

$$\frac{4\pi^2}{\gamma_1 L(a, b, d)} > \omega^2 = \left(\frac{2p}{n}\right)^2 > \frac{4\pi^2}{\gamma_1 M(a, b, d)}.$$

Supongamos que este es el mismo caso ilustrado en las figuras 7.7 y 7.8. Luego, tenemos que la desigualdad (7.32) solo se satisface si $n = 1$ y, entonces, $\omega^2 = 4p^2$. Ahora dupliquemos el tamaño del dominio. Consideramos exactamente el mismo dominio que en las figuras 7.7 y 7.8 pero con un incremento de $\gamma_1 \mapsto 4\gamma_1$. Esto se

puede interpretar como tener el mismo parámetro γ_1 pero haber hecho un cambio de escala. En efecto, si hacemos $\gamma_1 \mapsto 4\gamma_1$ en la desigualdad (7.32), hallamos que ahora $n = 2$ y, por tanto, $\omega^2 = p^2$. La relación de dispersión correspondiente se muestra en la figura 7.9(a): es la misma original de la figura 7.7 trasladada tal que la longitud de onda del modo inestable ahora tiene $\omega = p$, o sea, $n = 2$. El patrón espacial correspondiente es como el de la figura 7.9(b).

Podemos ver en este ejemplo cómo el proceso de formación de patrones funciona con respecto al tamaño del dominio. Existe una longitud de onda básica arrojada por el análisis para un γ_1 dado, en este ejemplo aquel con $n = 1$. A medida que el dominio crece, eventualmente incorpora el patrón con $n = 2$. Así sucesivamente, si el dominio es suficientemente grande va incorporando modos inestables de número de onda mayores $n > 2$, como se muestra en la figura 7.9(c).

Por el contrario, si el dominio decrece y es suficientemente pequeño, existe un valor crítico γ_c tal que la relación de dispersión, ahora trasladada hacia la derecha en la figura 7.9(a), ni siquiera admite la longitud de onda con $n = 1$. Esto define un tamaño crítico mínimo para la existencia de patrones espaciales. Esto demuestra lo conveniente de presentar soluciones con patrones espaciales incorporando la escala en el parámetro γ .

Notemos que en la figura 7.9(b) hay dos posibles soluciones para los mismos parámetros y condiciones de flujo cero en la frontera.Cuál de estas dos se obtenga queda definido por las condiciones iniciales.

7.3.2. Caso 2D

Consideremos el dominio bidimensional definido por $0 < x < p$, $0 < y < q$ y denotemos su frontera por $\partial\Omega$. El problema de valores propios espaciales es ahora

$$\begin{cases} \Delta \mathbf{W} + k^2 \mathbf{W} = \mathbf{0} & \text{en } \Omega, \\ (\mathbf{n} \cdot \nabla) \mathbf{W} = 0, & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (7.33)$$

cuyas funciones propias son

$$\mathbf{W}_{m,n}(x, y) = \mathbf{C}_{m,n} \cos\left(\frac{n\pi x}{p}\right) \cos\left(\frac{m\pi y}{q}\right), \quad k^2 = \pi^2 \left(\frac{n^2}{p^2} + \frac{m^2}{q^2}\right); \quad (7.34)$$

donde $m, n \in \mathbb{Z}$.

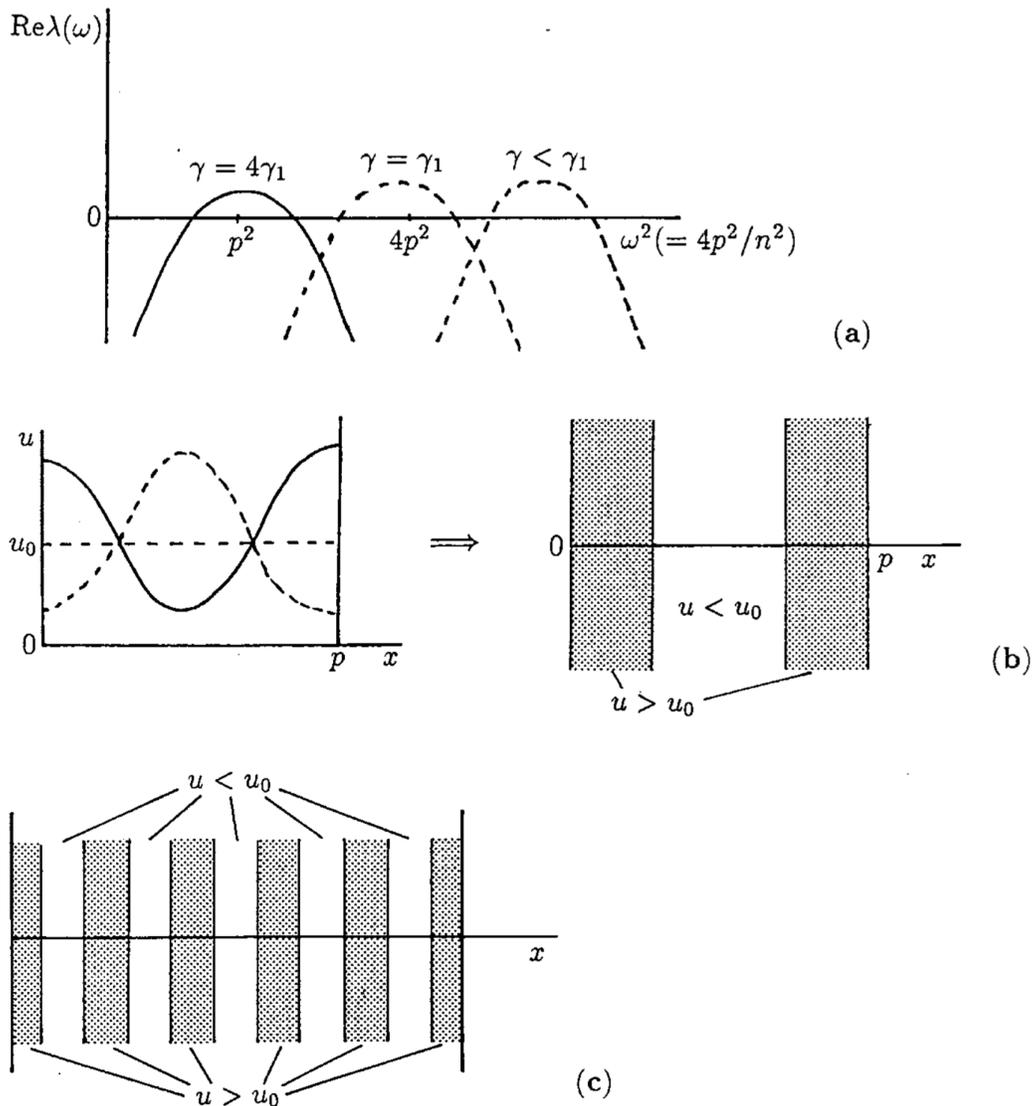


Figura 7.9: (a) Relación de dispersión $\text{Re}(\lambda)$ como función de la longitud de onda ω cuando el único modo con $n = 2$ es inestable para un tamaño del dominio $4\gamma_1$; las curvas discontinuas son aquellas con $\gamma = \gamma_1$ y $\gamma < \gamma_c < \gamma_1$, donde γ_c es el valor de bifurcación para la escala del dominio que no admite ningún patrón heterogéneo. (b) El patrón espacial en el morfógeno u predicho por la relación de dispersión en (a). La línea discontinua, es una imagen reflejada de la línea continua en $u = u_0$, es también una forma admisible de esta solución. Las condiciones iniciales determinan cuál de los dos patrones se obtiene. (c) El patrón espacial obtenido cuando el dominio es suficientemente grande para albergar el número de modos inestables equivalentes a $n = 10$; las regiones achuradas representan niveles de morfógeno $u > u_0$ mayores al nivel estacionario. Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology II*, 3rd. edition, Springer-Verlag, 2003.

Los modos bidimensionales $\mathbf{W}_k(x, y)$ linealmente inestables son aquellos con número de onda k satisfaciendo

$$\gamma L(a, b, d) = k_1^2 < k^2 = \pi^2 \left(\frac{n^2}{p^2} + \frac{m^2}{q^2} \right) < k_2^2 = \gamma M(a, b, d), \quad (7.35)$$

donde L y M están definidos por (7.30) como antes.

De nuevo asumimos que γ es suficientemente grande tal que el rango de números de onda inestables contiene al menos un modo posible. Así, la solución espacialmente inestable viene dada por

$$\mathbf{w}(x, y, t) \approx \sum_{n,m} \mathbf{C}_{n,m} \exp(\lambda(k^2)t) \cos\left(\frac{n\pi x}{p}\right) \cos\left(\frac{m\pi y}{q}\right), \quad (7.36)$$

donde la suma es sobre todos los pares (m, n) que satisfacen (7.35), y $\lambda(k^2)$ es de nuevo la solución positiva de (7.12). A medida que t crece, emerge un patrón espacial que está compuesto inicialmente por los modos en (7.36).

Ahora consideremos qué tipo de patrones espaciales pueden aparecer. Aquí la situación no es tan directa pues para un γ dado —representando la escala—, los modos que son inestables ahora dependen de la geometría del dominio, es decir, la longitud p y el ancho q . A partir de (7.36), primero notemos que si el ancho q es suficientemente pequeño, incluso el primer modo con $m = 1$ queda fuera del rango inestable; el problema entonces se vuelve equivalente a la situación 1D ya conocida, i.e., con $m = 0$. A medida que el ancho se incrementa, esto es, q crece, aparecen modos inestables genuinamente 2D con $n \neq 0$ y $m \neq 0$ cuando $\pi^2 \left(\frac{n^2}{p^2} + \frac{m^2}{q^2} \right)$ cae en el rango de longitudes de onda inestable. La figura 7.10 ilustra los patrones espaciales típicos dados por (7.36), con varios n y m no nulos.

Para otras geometrías pueden obtenerse otras figuras o teselaciones planares como patrones: cuadrados, hexágonos, rombos, triángulos, espirales, etc. En estos casos, el análisis se vuelve más complicado. Incluso en dominios circulares, en la mayoría de los casos, los valores propios solo pueden hallarse numéricamente.

7.3.3. Observaciones finales

1. El análisis de estabilidad realizado en este capítulo es a nivel lineal solamente. En general, excepto por los patrones más simples, solo deberíamos usar la

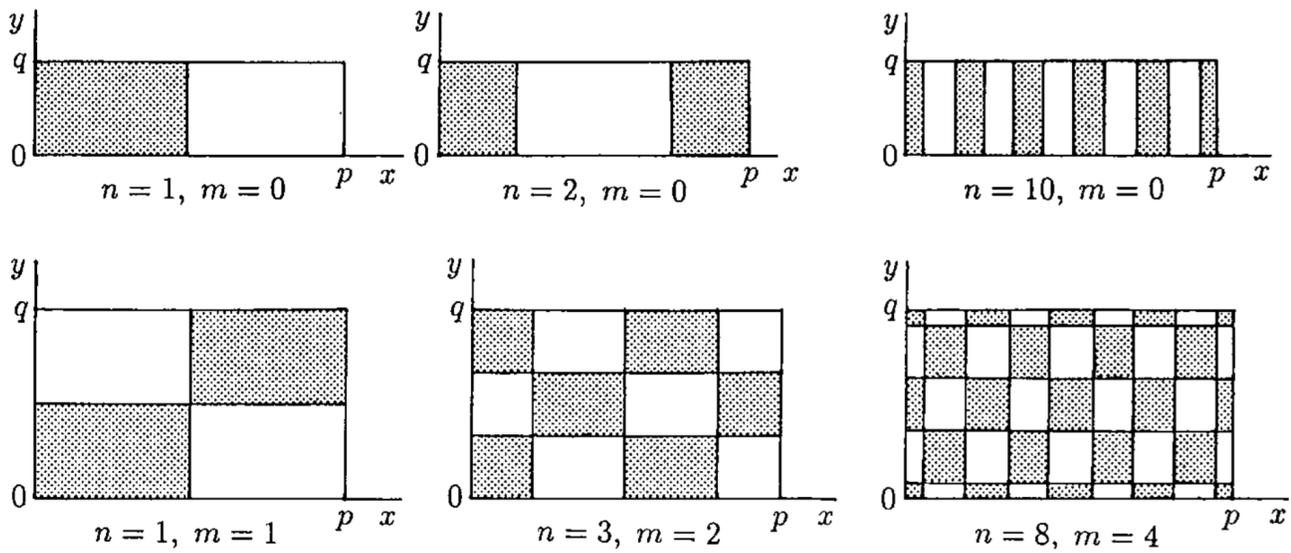


Figura 7.10: Patrones espaciales bidimensionales típicos para la solución linealmente inestable (7.36) cuando varios números de onda están en el rango inestable. Las regiones achuradas son cuando $u > u_0$, el estado estacionario uniforme. Imagen tomada de J. D. MURRAY, *Mathematical Biology II*, 3rd. edition, Springer-Verlag, 2003.

teoría lineal para 2D o 3D como una guía de los tipos de patrones que se pueden generar. Sin embargo, la teoría lineal sí determina los rangos de parámetros (y valores de bifurcación) para la generación de patrones.

2. Para determinar cuál de los posibles patrones (hexágonos, rombos, cuadrados, espirales, etc) será estable hay que efectuar un análisis débilmente no lineal, o sea, tomar parámetros cercanos a los valores de bifurcación en la frontera entre homogeneidad y heterogeneidad. Esto permite hallar condiciones en los parámetros que aseguren la estabilidad de las soluciones espacialmente heterogéneas en estado estacionario.

Capítulo 8

Apéndice: Teoría cualitativa de EDOs y sistemas dinámicos

Este capítulo final busca cubrir los pre-requisitos más avanzados del curso, aquellos asociados a ecuaciones diferenciales ordinarias y sistemas dinámicos a tiempo continuo. El material que se incluye es un resumen muy abreviado de las nociones, herramientas y resultados que se espera maneje el estudiante durante el curso. Como tal, estas páginas pueden servir como guía o ayudamemoria. Para un tratamiento más profundo de estos tópicos, se sugiere revisar [11, 12, 15, 21, 22, 24], entre otros.

8.1. Nociones básicas

Un sistema dinámico a tiempo continuo viene dado típicamente como un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias o un campo de vectores. La forma general de uno de tales sistemas en \mathbb{R}^n es:

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \tag{8.1}$$

donde $x \in X \subseteq \mathbb{R}^n$ es el vector de estados y $\lambda \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros. La función $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$ asigna un vector

$$f(x, \lambda) = \begin{pmatrix} f_1(x, \lambda) \\ \vdots \\ f_n(x, \lambda) \end{pmatrix}$$

a cada punto en el espacio de estados X . De esta forma, el campo vectorial f puede interpretarse como un campo de fuerzas en \mathbb{R}^n .

En lo que nos concierne, asumiremos que el campo f es suficientemente regular de manera que la EDO (8.1) siempre tenga soluciones únicas para un número suficiente de condiciones iniciales o condiciones de frontera.

El campo de vectores define un **flujo** en la forma de una familia $\{\Phi_{x_0}(t)\}_{x_0 \in X}$, de funciones del tiempo t parametrizadas por las condiciones iniciales $x_0 \in X$. Este flujo satisface la EDO (8.1), es decir,

$$\frac{d\Phi}{dt}(t) = f(\Phi(t)), \quad \forall t. \quad (8.2)$$

Una **órbita** de f nos indica qué le sucede a un punto inicial x_0 a medida que pasa el tiempo; puede entenderse como el “itinerario” del sistema dinámico al partir desde el punto x_0 . Las órbitas de f son curvas en X parametrizadas por t y orientadas en la dirección de crecimiento de t . Si el campo de vectores f es suficientemente suave también podemos ir “hacia atrás” en el tiempo y seguir el flujo en reversa y ver “desde dónde” venía el punto x_0 ; ver figura 8.1. Por el argumento de la unicidad de soluciones, dos órbitas que parten desde puntos iniciales distintos son disjuntas, o bien, son la misma curva.

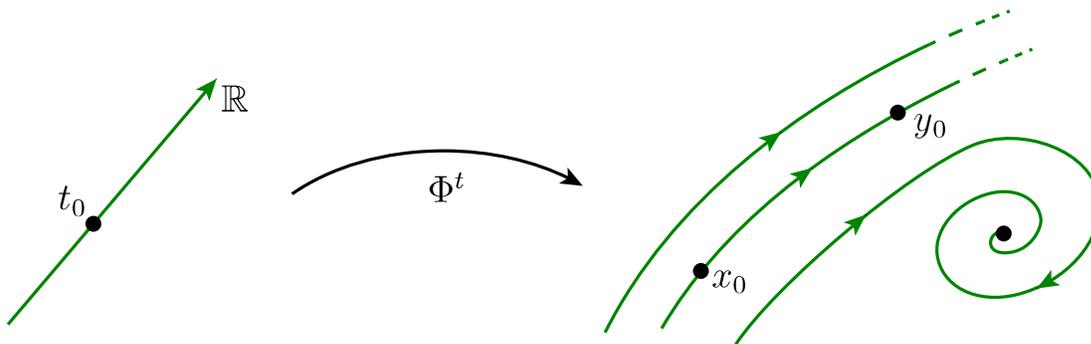


Figura 8.1: Órbitas en el caso continuo.

Algunas órbitas especiales son las siguientes:

1. **Puntos de equilibrio:** Son puntos $x^* \in X$ tales que $f(x^*) = 0$.

2. **Órbitas periódicas:** Para un punto $x^* \in X$ existe un instante $\tau \in \mathbb{R}$ con $\tau > 0$ tal que $\Phi^\tau(x^*) = x^*$. La órbita periódica está definida como la curva cerrada γ en X

$$\gamma = \{\Phi^t(x) \in X : 0 \leq t < \tau^*\},$$

donde $\tau^* > 0$ es el número τ más pequeño tal que $\Phi^\tau(x^*) = x^*$ y se llama el **período** de γ .

3. **Órbita heteroclínica:** Es una órbita que converge asintóticamente a un punto de equilibrio para $t \rightarrow \infty$, y a otro equilibrio distinto para $t \rightarrow -\infty$. (Similarmente, una órbita que es asintótica al mismo punto de equilibrio para $t \rightarrow \pm\infty$ se dice una **órbita homoclínica.**)

8.2. Propiedades de los retratos de fase

El **retrato de fase** de un sistema dinámico es una partición del espacio de estados X en órbitas. El retrato de fase contiene mucha información sobre el comportamiento de un sistema dinámico, a saber:

- Cantidad de estados asintóticos hacia los cuales el sistema tiende a medida que $t \rightarrow \pm\infty$.
- Características de los estados asintóticos (atractores, repulsores, etc.).

Un **conjunto invariante** de un sistema dinámico es un subconjunto $S \subset X$ tal que si $x_0 \in S$ entonces $\Phi^t(x_0) \in S, \forall t \in T$. En particular, esta definición implica que $\Phi^t(S) \subseteq S, \forall t \in T$. Un conjunto invariante S consiste de órbitas de un sistema dinámico. Cualquier órbita individual $\mathcal{O}(x_0)$ es obviamente un conjunto invariante por sí misma. Por lo tanto, puntos de equilibrio y órbitas periódicas son conjuntos invariantes. Si el espacio de estados X posee una métrica ρ , podemos considerar conjuntos invariantes *cerrados* en X . Por ejemplo, con la métrica euclidiana usual podemos tener los siguientes conjuntos invariantes cerrados:

1. Puntos de equilibrio y órbitas periódicas.
2. En muchos sistemas a tiempo continuo aparecen toros topológicos en los cuales la dinámica es invariante. Un ejemplo concreto ocurre siempre que

un sistema exhibe un fenómeno conocido como bifurcación Neimark-Sacker; hablaremos de ello más adelante en el capítulo sobre teoría de bifurcaciones.

3. Algunos sistemas dinámicos diferenciables, invertibles y definidos por ecuaciones (algebraicamente) muy simples pueden llegar a tener conjuntos invariantes cerrados extremadamente complicados de describir. Por ejemplo, la *herradura de Smale*.

Un conjunto invariante \mathcal{A} se dice **estable** o **atrayernte** si se satisfacen las siguientes condiciones simultáneamente:

- (a) para toda vecindad suficientemente pequeña U de \mathcal{A} existe una vecindad V de \mathcal{A} tal que

$$\Phi^t(x) \in U, \quad \forall x \in V, \quad \forall t > 0;$$

- (b) existe una vecindad U_0 de \mathcal{A} tal que

$$\Phi^t(x) \longrightarrow \mathcal{A} \text{ para } t \rightarrow 0, \quad \forall x \in U_0.$$

Un **atractor** es un conjunto atrayernte que contiene una órbita densa. Un conjunto **repulsor** se define en forma análoga invirtiendo el sentido del tiempo $t \mapsto -t$.

La propiedad (a) de la definición se llama **estabilidad de Lyapunov**. Si un conjunto \mathcal{A} es Lyapunov-estable, las órbitas cercanas no abandonan su vecindad. La propiedad (b) se conoce como **estabilidad asintótica**.

El **dominio de atracción** de un conjunto atrayernte \mathcal{A} de un sistema dinámico continuo se define por:

$$\mathcal{B}(\mathcal{A}) = \bigcup_{t \leq 0} \Phi^t(U),$$

donde U es cualquier abierto satisfaciendo $\Phi^t(U) \subset U$ (i.e., U es invariante) y $\bigcap_{t > 0} \Phi^t(U) = \mathcal{A}$ (i.e., el flujo tiende a \mathcal{A}). Un dominio de atracción también es

llamado **base** o **cuenca de atracción**. Un conjunto atrayernte captura todas las órbitas que comienzan en su dominio de atracción. Los dominios de atracción de dos conjuntos atrayerntes disjuntos son necesariamente conjuntos disjuntos.

En muchos problemas es posible hallar una **región atrapadora**, esto es, un conjunto cerrado, conexo $D \subset \mathbb{R}^n$ tal que $\Phi^t(D) \subset D$ para todo $t > 0$. Para

esto, en el caso a tiempo continuo, es suficiente mostrar que el campo de vectores apunta hacia el interior de D en todo punto de ∂D . En este caso, podemos definir el conjunto atractor asociado como

$$\mathcal{A} = \bigcap_{t \geq 0} \Phi^t(D).$$

En el caso de flujos bidimensionales el teorema de Poincaré-Bendixson nos dice bajo qué condiciones podemos caracterizar completamente los conjuntos atractores y el comportamiento asintótico de las órbitas.

Teorema 6 (Poincaré-Bendixson) *Sea $\dot{x} = f(x)$, $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^2$, un campo de vectores diferenciable definido en un dominio Ω abierto. Sea $R \subset \Omega$ una región atrapadora compacta que no contiene puntos de equilibrio de f . Suponga además que existe una órbita C que está “confinada” a R , es decir, permanece en R para todo $t > 0$; ver figura 8.2. Entonces la curva C es, o bien, una órbita cerrada o converge a una órbita cerrada a medida que $t \rightarrow \infty$. (En cualquiera de los dos casos, la región R contiene una órbita cerrada.)*

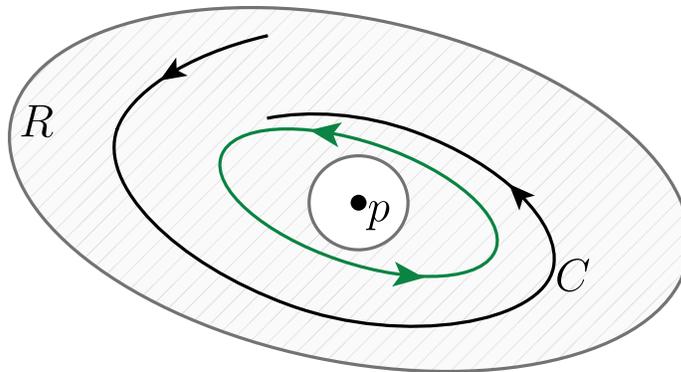


Figura 8.2: El teorema de Poincaré-Bendixson.

8.3. Equivalencias y conjugaciones

Diremos que un **homeomorfismo** es una función f continua e invertible tal que su inversa f^{-1} también es continua. Más en general, una función f de clase

C^k , $k \geq 1$, se dice un C^k -**difeomorfismo** si es invertible y si f^{-1} también es de clase C^k .

Un sistema dinámico (X, Φ^t) sobre el espacio X es **topológicamente equivalente** a un sistema dinámico (Y, Ψ^t) sobre el espacio Y si existe un homeomorfismo $h : X \rightarrow Y$ que transforma órbitas de Φ en órbitas de Ψ , respetando la orientación del tiempo.

Dado que esta definición sólo exige que la *orientación* de las órbitas se respete, una equivalencia topológica —inducida por el homeomorfismo h — entre los flujos Φ y Ψ queda definida por la condición

$$h(\Phi^t(x)) = \Psi^{\tau_y(t)}(y),$$

con $y = h(x)$, donde τ_y es una función creciente de t para todo y . Es decir, en general, la escala temporal podría no preservarse bajo equivalencias topológicas.

Si la definición anterior se satisface con $h \in C^k$, $k \geq 1$, entonces decimos que Φ y Ψ son C^k -**equivalentes**. En el caso continuo, también decimos que los campos de vectores asociados son C^k -equivalentes. Si $\tau_y(t) = t$ (i.e., el parámetro t se preserva), entonces h es una **conjugación topológica** (resp. C^r -**conjugación**) entre Φ y Ψ . Más formalmente, decimos que dos flujos $\Phi^t, \Psi^t : X \rightarrow X$ son **conjugados** si se satisface la relación

$$h \circ \Phi^t = \Psi^t \circ h, \quad \forall t \in \mathbb{R}. \quad (8.3)$$

En particular, se desprende de esta definición que una conjugación entre dos flujos Φ^t y Ψ^t no sólo mapea órbitas de un sistema en órbitas del otro, sino que —a diferencia de una equivalencia— también preserva la variable temporal t .

Si derivamos la ecuación (8.3) con respecto a t y evaluamos en $t = 0$ obtenemos

$$\left(Dh(\Phi^t(x)) \frac{d\Phi^t}{dt}(x) \right) \Big|_{t=0} = \frac{d\Psi^t}{dt}(h(x)) \Big|_{t=0} \quad (8.4)$$

Sean f y g los campos de vectores asociados a Φ^t y Ψ^t , respectivamente. Luego, de las igualdades (8.2) y (8.4), y recordando que $\Phi^0 \equiv Id_X$, se obtiene

$$Dh(x)f(x) = g(h(x)). \quad (8.5)$$

Por otro lado, consideremos ahora la misma conjugación h vista como un cambio de coordenadas $y = h(x)$ aplicada a la EDO $\dot{x} = f(x)$. Con la ayuda de (8.5) hallamos

$$\dot{y} = Dh(x)\dot{x} = Dh(x)f(x) = g(h(x)) = g(y) \quad (8.6)$$

como uno esperaría. Luego, si h es una conjugación entre los flujos Φ^t y Ψ^t de las EDOs $\dot{x} = f(x)$ e $\dot{y} = g(y)$, respectivamente, la aplicación lineal Dh transforma el campo de vectores f en el campo g con $y = h(x)$ mediante la relación

$$f = (Dh)^{-1} \circ g \circ h \quad (8.7)$$

o equivalentemente

$$g = Dh \circ f \circ h^{-1}.$$

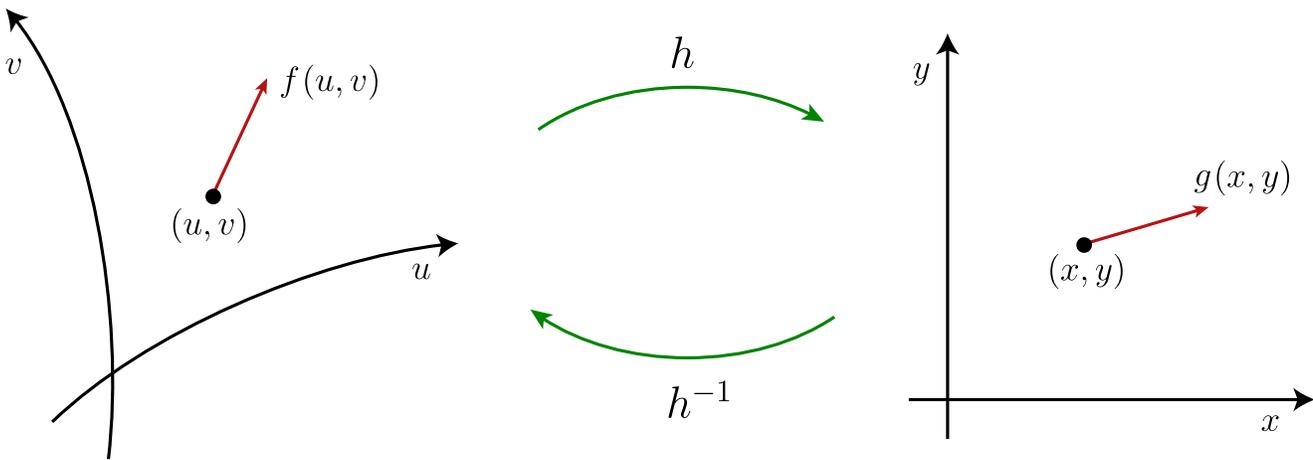


Figura 8.3: El cambio de coordenadas h define una conjugación entre los sistemas definidos por los campos vectoriales f y g .

Caso particular: Considere el sistema planar dado por el campo de vectores g :

$$g : \begin{cases} \dot{x} = P(x, y), \\ \dot{y} = Q(x, y). \end{cases}$$

Sea el cambio de coordenadas $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$, $(u, v) \mapsto (x, y)$ dado por la transformación

$$h : \begin{cases} x = x(u, v), \\ y = y(u, v). \end{cases} \quad (8.8)$$

Luego, para determinar cómo h transforma el campo vectorial g en otro campo f definido en el sistema de coordenadas (u, v) como en la figura 8.3, aplicamos la fórmula (8.7) y obtenemos:

$$\begin{aligned} f(u, v) &= (Dh)^{-1} \cdot g(x(u, v), y(u, v)) \\ &= \begin{pmatrix} \frac{\partial x}{\partial u} & \frac{\partial x}{\partial v} \\ \frac{\partial y}{\partial u} & \frac{\partial y}{\partial v} \end{pmatrix}^{-1} \cdot \begin{pmatrix} P(x(u, v), y(u, v)) \\ Q(x(u, v), y(u, v)) \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (8.9)$$

(La igualdad (8.9) también puede obtenerse derivando (8.8) a ambos lados con respecto a t y ocupando la regla de la cadena.)

En particular, si $P(x, y) = x - 2y$ y $Q(x, y) = -y$, el campo de vectores g es lineal y su matriz asociada es

$$A = \begin{pmatrix} 1 & -2 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Consideremos la transformación de coordenadas h dada por la matriz cambio de base cuyas columnas corresponden a vectores propios (o vectores propios generalizados, si fuese el caso) de A , es decir, $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$, $(u, v) \mapsto (x, y)$ con

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

(Aquí, los valores propios de A son 1 y -1 .) Con esto, según (8.9), el campo de vectores f en las coordenadas (u, v) es

$$f : \begin{cases} \dot{u} = u, \\ \dot{v} = -v, \end{cases} \iff \begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

es también un sistema lineal y su matriz asociada es justamente la forma diagonal (en general, la Forma Canónica de Jordan) de la matriz A en las coordenadas originales.

8.4. Análisis de estabilidad local

8.4.1. Estabilidad de Lyapunov

Consideremos el sistema autónomo

$$\dot{x} = f(x), \quad (8.10)$$

con $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ de clase C^1 en un abierto $\Omega \subset \mathbb{R}^n$. Denotemos por $\varphi_x(t)$ a la solución de (8.10) que pasa por $x \in \Omega$ con $\varphi_x(0) = x$.

Sea x_0 un punto de equilibrio de (8.10). Una **función de Lyapunov** para x_0 es una función $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ diferenciable definida en un abierto U de x_0 que satisface:

- a) $V(x_0) = 0$, $V(x) > 0$, para todo $x \neq x_0$; es decir, V es definida positiva.
- b) $\dot{V} \leq 0$ en U ,

donde

$$\dot{V}(x) = \frac{d}{dt} V(\varphi_x(t))|_{t=0}, \quad x \in \Omega. \quad (8.11)$$

De esta manera, interpretamos (8.11) como la tasa de cambio de V en el punto $x \in \Omega$ a lo largo de la solución φ_x . Una función de Lyapunov se dice **estricta** si además

- c) $\dot{V} < 0$ en $U \setminus \{x_0\}$.

La figura 8.4 muestra una ilustración de una función de Lyapunov estricta. Los valores de V “descienden” hasta x_0 . De esta manera, las órbitas de (8.10) se mueven monótonamente “bajando” por la gráfica de $V(x)$ hacia x_0 .

Teorema 7 *Sea x_0 un punto de equilibrio de (8.10). Si existe una función de Lyapunov para x_0 , entonces x_0 es estable en sentido Lyapunov. Si la función de Lyapunov es estricta, x_0 es asintóticamente estable.*

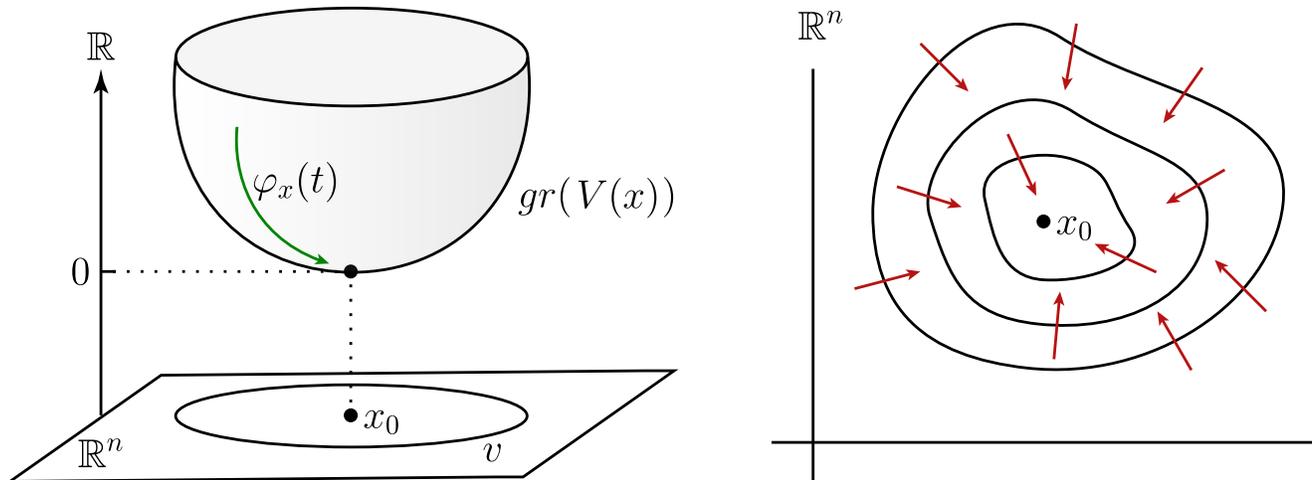


Figura 8.4: Las soluciones de (8.10) atraviesan las curvas de nivel de la función de Lyapunov estricta V en dirección “descendente”, es decir, disminuyendo los valores de V .

8.4.2. Estabilidad por linealización — Teorema de Hartman-Grobman

Considere el campo de vectores $\dot{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^n$, o equivalentemente en forma vectorial

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \vdots \\ \dot{x}_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(x) \\ \vdots \\ f_n(x) \end{pmatrix}$$

con un equilibrio en $x_0 \in \mathbb{R}^n$. La matriz Jacobiana $Df(x_0)$ de f en x_0 está definida como la matriz $n \times n$

$$Df(x_0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_0) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(x_0) \\ \vdots & & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(x_0) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(x_0) \end{pmatrix}.$$

Definimos las tres cantidades siguientes:

- n_0 = Número de valores propios de $Df(x_0)$ con parte real nula;
- n_+ = Número de valores propios de $Df(x_0)$ con parte real positiva;

- n_- = Número de valores propios de $Df(x_0)$ con parte real negativa.

Obviamente, $n_0 + n_+ + n_- = n$ al considerar la multiplicidad de valores propios.

Definición 3 *Un equilibrio x_0 del sistema $\dot{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^n$, se dice **hiperbólico** si $n_0 = 0$.*

Las propiedades de estabilidad de un equilibrio hiperbólico x_0 de un sistema dinámico no-lineal están determinadas por la *linealización* del campo vectorial f alrededor de x_0 .

Teorema 8 (*Hartman & Grobman*) *Si el campo de vectores*

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad (8.12)$$

tiene un equilibrio hiperbólico x_0 , entonces existe una vecindad \mathcal{U} de x_0 tal que (8.12) en \mathcal{U} es localmente topológicamente equivalente al sistema linealizado

$$\dot{x} = Df(x_0)x$$

en una vecindad \mathcal{V} del origen.

El teorema de Hartman-Grobman nos dice que la dinámica de cualquier sistema dinámico continuo no-lineal es similar a la dinámica de un sistema lineal cerca de sus equilibrios hiperbólicos. Esto nos lleva a la pregunta ¿Cuáles son las posibles dinámicas de un sistema lineal? Para dar una respuesta, por simplicidad, consideremos todos los campos de vectores lineales en \mathbb{R}^2 . El caso general para \mathbb{R}^n es similar.

Sea A una matriz 2×2 no-singular con coeficientes en \mathbb{R} y consideremos el sistema lineal

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

El único punto de equilibrio de este sistema es el origen $(x, y) = (0, 0)$. Los valores propios de A están determinados por los ceros de su polinomio característico

$$\det(\lambda I - A) = \left| \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix} - A \right| = \lambda^2 - \text{Tr}(A)\lambda + \det(A),$$

donde $\text{Tr}(A)$ y $\det(A)$ son la traza y el determinante de A , respectivamente. Notemos que $n_0 = 1$ implica $\det(A) = 0$. Como asumimos que A es invertible, entonces basta suponer que el origen es hiperbólico, es decir, $n_0 = 0$. De esta manera tenemos la partición del plano $\text{Tr}(A), \det(A)$ en las regiones de la figura 8.5 dada por la naturaleza de las raíces del polinomio característico:

- En 1 y 1a: $n_- = 2$. Luego, el origen es un atractor.
- En 2 y 2a: $n_+ = 2$. El origen es un repulsor.
- En 3: $n_- = n_+ = 1$. El origen es una silla.

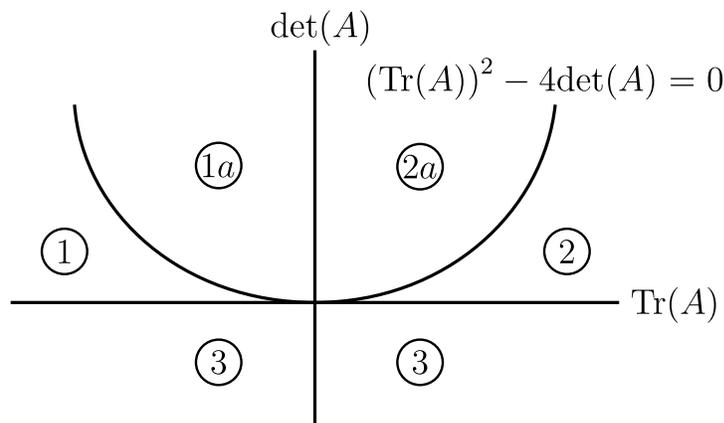


Figura 8.5: Naturaleza de los valores propios de la matriz A dependiendo de $\text{Tr}(A)$ y $\det(A)$.

Para cada una de estas regiones tenemos el cuadro de la figura 8.6 con los retratos de fase en cada caso. Si $\det(A) > 0$ vemos que la estabilidad del origen queda completamente determinada por el signo de $\text{Tr}(A)$. La transición ocurre sobre el semieje positivo $\text{Tr}(A) = 0$ en donde $n_0 = 2$ (los valores propios son imaginarios puros) y el origen no es hiperbólico. En cambio, en el semiplano inferior $\det(A) < 0$, el origen siempre es una silla. Luego, sobre el eje $\det(A) = 0$ hay un valor propio que está anulándose —es decir, $n_0 = 1$ — al cambiar de signo positivo a negativo (o viceversa) y el origen deja de ser hiperbólico en esta transición. Además, los valores propios de A son complejos conjugados en las regiones 1a y 2a en donde el discriminante $(\text{Tr}(A))^2 - 4\det(A) < 0$; y son reales y distintos en las regiones 1, 2 y 3 cuando $(\text{Tr}(A))^2 - 4\det(A) > 0$. Sobre la

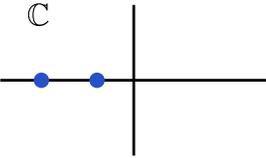
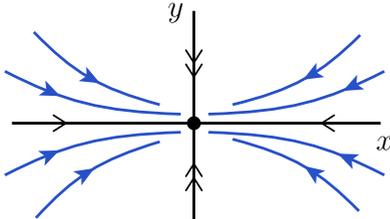
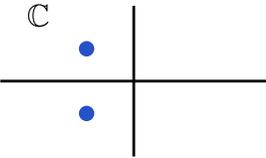
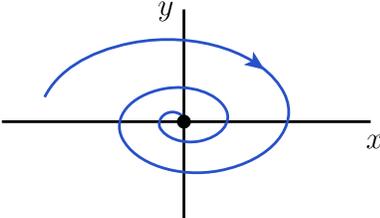
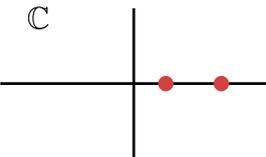
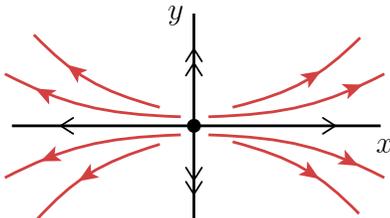
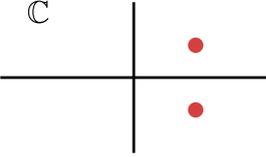
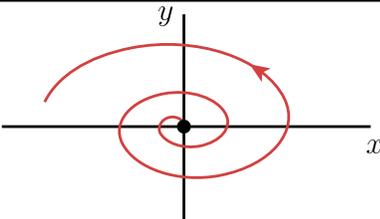
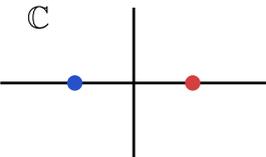
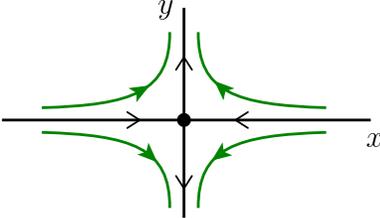
Región	Valores propios	Retrato de fase	Estabilidad
①			Nodo Atractor
①a			Foco Atractor
②			Nodo Repulsor
②a			Foco Repulsor
③			Punto Silla

Figura 8.6: Retratos de fase del origen del sistema lineal bidimensional $\dot{x} = Ax$ en los casos hiperbólicos genéricos.

parábola $(\text{Tr}(A))^2 - 4\det(A) = 0$ el sistema tiene un único valor propio (real) con multiplicidad 2. En tal caso, el equilibrio sigue siendo hiperbólico siempre que $\det(A) \neq 0$.

Regresando al caso general n -dimensional, un equilibrio x_0 hiperbólico del sistema $\dot{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^n$, se dice **atractor** si $n_- = n$; x_0 es un **repulsor** si $n_+ = n$; y x_0 es un **punto silla** si el producto $n_+ \cdot n_- \neq 0$.

El siguiente teorema es consecuencia del teorema de Hartman-Grobman:

Teorema 9 *Considere los dos sistemas no-lineales*

$$\dot{x} = f(x), \quad (8.13)$$

$$\dot{y} = g(y), \quad (8.14)$$

con equilibrios hiperbólicos x_0 de (8.13) e y_0 de (8.14). Entonces, los retratos de fase de (8.13) y (8.14) son localmente topológicamente equivalentes cerca de x_0 e y_0 , respectivamente, si y sólo si estos equilibrios tienen el mismo número n_- (y n_+) de valores propios con parte real negativa (y positiva).

8.4.3. Estabilidad de órbitas periódicas

Consideremos un sistema dinámico continuo definido por

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad (8.15)$$

con $f \in C^k$, $k \geq 1$. Supongamos que (8.15) posee una órbita periódica L_0 . Para analizar qué está ocurriendo en una vecindad de L_0 (¿el ciclo es atractor, repulsor, o ninguna de las anteriores?), *reducimos la dimensión* del problema. Sea $x_0 \in L_0$ y definamos una sección transversal Σ al ciclo en el punto x_0 como en la figura 8.7. El conjunto Σ es una hipersuperficie suave de dimensión $n - 1$ intersectando L_0 en un ángulo no-nulo. Decimos que Σ posee *codimensión 1*, y escribimos $\text{codim}(\Sigma) = 1$.

Por la dependencia suave de las órbitas con respecto a sus condiciones iniciales, una órbita que empieza en un punto $x \in \Sigma$ suficientemente cerca de x_0 también regresa por primera vez a Σ en algún punto $\tilde{x} \in \Sigma$ cerca de x_0 . Más aún, órbitas cercanas también intersectan Σ transversalmente como en la figura 8.7. De esta manera, construimos el mapeo

$$\begin{aligned} P : \Sigma &\rightarrow \Sigma \\ x &\mapsto P(x) = \tilde{x}, \end{aligned}$$

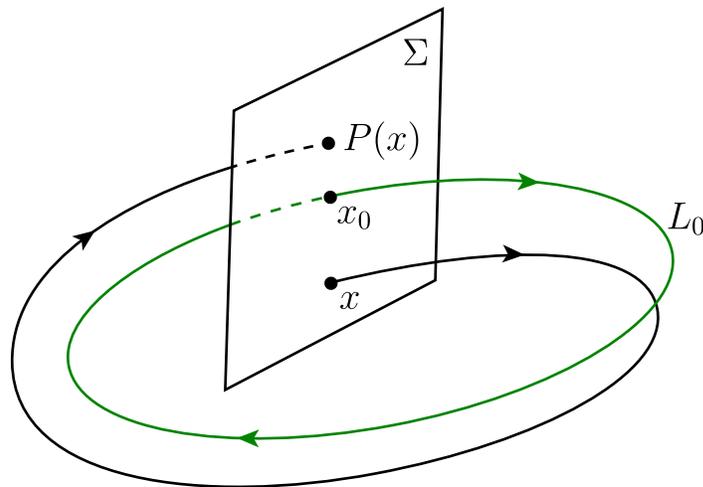


Figura 8.7: Aplicación de retorno de Poincaré.

donde $P(x) = \tilde{x}$ es el primer retorno de la órbita que pasa por x a la sección Σ . De esta manera, obtenemos una correspondencia exacta entre la dinámica n -dimensional de (8.15) en una vecindad de L_0 y la aplicación $(n - 1)$ -dimensional P definida en la sección de Poincaré. Luego, en vez de considerar las órbitas del campo de vectores, podemos estudiar las órbitas de puntos en Σ bajo iteración de P . El mapeo P se llama la **aplicación de retorno de Poincaré** asociada al ciclo L_0 y es un C^k -difeomorfismo local cerca de x_0 .

Muchas propiedades del campo f cerca de la órbita cerrada L_0 se reflejan en P :

1. A partir de la definición, es claro que $P(x_0) = x_0$, pues x_0 está en L_0 . Es decir, x_0 es un punto fijo de la aplicación P .
2. En general, órbitas periódicas de f cerca de L_0 corresponden a puntos periódicos de P , es decir, puntos $q \in \Sigma_0$ tales que $P^n(q) = q$, para algún entero $n \geq 1$. Aquí $P^n(x)$ significa aplicar P n veces: $P^n(x) = P(P(\dots P(x)))$.
3. El comportamiento asintótico de las órbitas de f cerca de L_0 también es descrito por P . Así,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P^n(x) = x_0 \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} d(\varphi(t, x), L_0) = 0.$$

Es decir, si la sucesión de puntos $\{x, P(x), P^2(x), \dots, P^n(x), \dots\}$ converge a x_0 , entonces la órbita que parte en x también se acerca asintóticamente a la órbita periódica L_0 en el espacio n -dimensional.

De esta manera, el mapeo de Poincaré transforma problemas sobre órbitas cerradas en problemas sobre puntos fijos de un mapeo. Sean $\xi = (\xi_1, \dots, \xi_{n-1})$ coordenadas locales en $\Sigma \subset \mathbb{R}^n$ tal que $\xi = 0$ corresponde a $x_0 \in L_0$. Entonces, el mapeo de Poincaré P queda caracterizado por un mapeo local $(n-1)$ -dimensional

$$\begin{aligned} P : \mathbb{R}^{n-1} &\rightarrow \mathbb{R}^{n-1}, \\ \xi &\mapsto P(\xi), \end{aligned}$$

que transforma el punto ξ (correspondiente a $x \in \Sigma$) en el punto $P(\xi) = \tilde{\xi}$ (correspondiente a \tilde{x}). De esta forma, el punto $\xi^* = 0 \in \mathbb{R}^{n-1}$ es un punto fijo de P . Sea $DP(\xi^*)$ la matriz jacobiana de tamaño $(n-1) \times (n-1)$ de P en ξ^* y sean

$$\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{n-1}$$

los valores propios de $DP(\xi^*)$.

Teorema 10 *Si todos los valores propios $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{n-1}$ se ubican dentro del círculo unitario, entonces ξ^* es estable y la órbita periódica L_0 es atractora. En cambio, si $|\mu_j| > 1$ para algún j , el ciclo L_0 es inestable.*

En el caso de un ciclo límite en el plano, el resultado anterior se reduce al siguiente caso particular.

Teorema 11 *Sea γ un ciclo límite en el plano de un campo de clase C^1 . Sea $\xi \in \gamma$, y sea P la aplicación de retorno de Poincaré definida en una sección transversal a γ en el punto ξ .*

1. Si $P'(\xi) < 1$, el ciclo límite γ es estable;
2. Si $P'(\xi) > 1$, el ciclo límite γ es inestable;
3. Si $P'(\xi) = 1$, el ciclo límite γ es semi-estable, i.e., es estable en $\text{Ext}(\gamma)$ e inestable en $\text{Int}(\gamma)$, o viceversa.

8.5. Teorema de la variedad estable

Sea x^* un punto de equilibrio hiperbólico del campo de vectores

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n.$$

Definimos las **variedades estable** e **inestable locales** de x^* como:

$$W_{\text{loc}}^s(x^*) = \{x \in U : \Phi^t(x) \rightarrow x^*, \text{ cuando } t \rightarrow \infty, \text{ y } \Phi^t(x) \in U, \forall t \geq 0\},$$

$$W_{\text{loc}}^u(x^*) = \{x \in U : \Phi^t(x) \rightarrow x^*, \text{ cuando } t \rightarrow -\infty, \text{ y } \Phi^t(x) \in U, \forall t \leq 0\},$$

donde $U \subset \mathbb{R}^n$ es una vecindad de x^* .

Las variedades invariantes $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ y $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ son análogos no-lineales de los subespacios propios lineales E^u y E^s de un sistema lineal.

Teorema 12 (*Variedad estable*) *Supongamos que el sistema*

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad f \in C^r, r \geq 1, \quad (8.16)$$

posee un punto de equilibrio hiperbólico x^ . Entonces existen los conjuntos $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ y $W_{\text{loc}}^u(x^*)$. Estos conjuntos son variedades diferenciables de dimensiones $n_s = \dim E^s(x^*)$ y $n_u = \dim E^u(x^*)$, y con el mismo grado de diferenciability r que f . Además $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ es invariante bajo el flujo Φ^t de (8.16) para $t > 0$ y tangente a $E^s(x^*)$ en x^* ; análogamente, $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ es invariante bajo el flujo Φ^t de (8.16) para $t < 0$ y es tangente a $E^u(x^*)$ en x^* .*

La figura 8.8 muestra bosquejos de las variedades invariantes $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ y $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ en un sistema bidimensional.

Las variedades invariantes locales poseen análogos *globales* obtenidos al permitir que los puntos en $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ fluyan hacia atrás en el tiempo y aquellos en $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ fluyan hacia adelante:

$$\begin{aligned} W^s(x^*) &= \bigcup_{t \leq 0} \Phi^t(W_{\text{loc}}^s(x^*)) \\ &= \{x \in \mathbb{R}^n : \Phi^t(x) \rightarrow x^*, \text{ cuando } t \rightarrow \infty\}, \\ W^u(x^*) &= \bigcup_{t \geq 0} \Phi^t(W_{\text{loc}}^u(x^*)) \\ &= \{x \in \mathbb{R}^n : \Phi^t(x) \rightarrow x^*, \text{ cuando } t \rightarrow -\infty\}. \end{aligned}$$

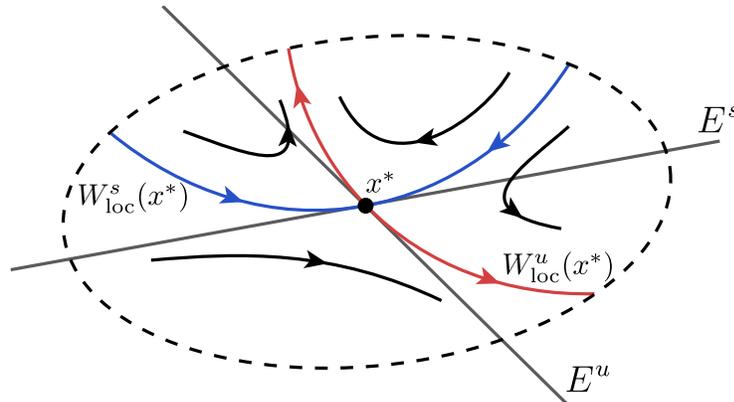


Figura 8.8: Bosquejo de las variedades estable e inestable locales $W_{\text{loc}}^s(x^*)$ y $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ de un punto silla en un sistema bidimensional continuo.

La existencia y unicidad de soluciones para un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias implica que dos variedades estable (resp. inestable) de dos puntos de equilibrio distintos no se pueden intersectar. Por el mismo argumento, una variedad estable (resp. inestable) no se puede intersectar a sí misma. La intersección de variedades estables con inestables sí puede ocurrir al formarse **órbitas homoclínicas** y **heteroclínicas**. En general, no es posible encontrar expresiones analíticas para variedades estable e inestable, y uno debe recurrir a herramientas numéricas y computacionales para encontrarlas.

8.6. Bifurcaciones

En la teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales no lineales, uno puede tomar en cuenta cualquier incerteza acerca del modelo mediante la variación de los parámetros del mismo. No sabemos exactamente el valor del coeficiente de fricción para el péndulo planar amortiguado, pero hay uno; no sabemos exactamente el efecto inhibitor de una especie sobre otra, pero parece haber uno; etcetera. Por lo tanto, el modelo es típicamente de la forma general

$$\dot{x} = f(x; \lambda),$$

donde $x \in \mathbb{R}^n$ representa las variables de estado y $\lambda \in \mathbb{R}^m$ es un vector de parámetros. Puede que solo se sepa que el valor del parámetro λ se halla en un

cierto intervalo o región. Sin conocer exactamente λ , ¿qué se puede decir sobre el sistema?

Definición 4 *Considere el campo de vectores*

$$\dot{x} = f(x; \lambda),$$

donde $x \in \mathbb{R}^n$ y $\lambda \in \mathbb{R}$. Supongamos que el retrato de fase del sistema para una elección particular de $\lambda = \lambda_1$ es topológicamente diferente al retrato de fase para otra elección $\lambda = \lambda_2 > \lambda_1$. Si la diferencia entre λ_1 y λ_2 es suficientemente pequeña, entonces existe un único λ^* con $\lambda_1 < \lambda^* < \lambda_2$ tal que el retrato de fase para cualquier $\lambda_1 < \lambda < \lambda^*$ es topológicamente equivalente al de λ_1 , y el retrato de fase para cualquier $\lambda^* < \lambda < \lambda_2$ es topológicamente equivalente al de λ_2 . Decimos que λ^* es un **valor de bifurcación**; es el valor del parámetro en el cual el sistema sufre una bifurcación, es decir, un cambio cualitativo de la dinámica.

Existen distintos tipos de bifurcaciones. Comenzaremos con una clasificación de las diferentes bifurcaciones *locales*, esto es, aquellas que involucran puntos de equilibrio. Estas bifurcaciones se pueden clasificar en términos de los valores propios de la matriz Jacobiana asociada al equilibrio (parámetro-dependiente). Al momento de la bifurcación el equilibrio tiene un valor propio con parte real nula (al menos uno!) y es no-hiperbólico. Sin embargo, justo antes y justo después de la bifurcación los equilibrios son hiperbólicos (si es que existen).

Por lo tanto, podemos pensar en la bifurcación como un movimiento de valores propios a través del eje imaginario a medida que se mueve un parámetro. Para campos de vectores, hay dos casos genéricos: o bien un valor propio pasa por el valor 0 (cambiando su signo de positivo a negativo o viceversa), o un par de valores propios complejos conjugados se mueve a través del eje imaginario.

A continuación expondremos las bifurcaciones más típicas de puntos de equilibrio de campos vectoriales en sistemas de la menor dimensión posible en la que estos eventos pueden ocurrir. Los detalles técnicos y demostraciones de estos resultados son el tema de la asignatura Teoría de Bifurcaciones. Algunos de estos detalles se pueden hallar en [11, 21, 22, 24].

8.6.1. Bifurcación silla-nodo

La bifurcación **silla-nodo** se caracteriza por el hecho de que a un lado de la bifurcación existen dos equilibrios, mientras que al otro lado estos dos equilibrios han desaparecido. Podemos pensar en el momento de la bifurcación como aquel momento donde los dos equilibrios colisionan. En sistemas bidimensionales justamente uno de los equilibrios que interviene es un nodo y el otro es una silla, lo cual le da el nombre a esta bifurcación (*silla-nodo*). La bifurcación silla-nodo puede aparecer en cualquier sistema y es, de hecho, una bifurcación muy típica que sucede al mover un parámetro. Quizás debido a que esta bifurcación es *tan* típica, posee muchos otros nombres. La bifurcación silla-nodo también se le conoce como bifurcación *fold*, bifurcación *tangente* o bifurcación *limit point*.

Ejemplo 21 Consideremos el campo de vectores

$$\dot{x} = f(x, \lambda) = \lambda - x^2,$$

donde $x \in \mathbb{R}$, y $\lambda \in \mathbb{R}$. Al igualar el lado derecho a cero, hallamos que pueden existir dos equilibrios $x_{1,2} = \pm\sqrt{\lambda}$. Estos equilibrios solo existen (en \mathbb{R}) si $\lambda > 0$. La matriz Jacobiana es $Df(x, \lambda) = -2x$. Luego, en $x_1 = \sqrt{\lambda}$ tenemos un valor propio $-2\sqrt{\lambda} < 0$, así x_1 es un atractor; y en $x_2 = -\sqrt{\lambda}$ tenemos un valor propio $2\sqrt{\lambda} > 0$, y x_2 es un repulsor.

Hay varias maneras de visualizar esta bifurcación. Por ejemplo, podemos dibujar todos los retratos de fase topológicamente diferentes como en la Figura 8.9:

1. Una línea de fase representativa para un valor $\lambda > 0$ arbitrario. La dinámica que se obtiene consiste lo siguiente: soluciones con $x_0 > x_1$ son decrecientes y convergen al equilibrio estable x_1 para $t \rightarrow \infty$, órbitas con $x_2 < x_0 < x_1$ son crecientes y también convergen a x_1 , mientras que las soluciones con $x_0 < x_2$ son decrecientes y se alejan de x_2 .
2. Otra línea de fase para $\lambda = 0$ (un equilibrio semiestable en el origen, estable por la derecha e inestable por la izquierda);
3. Y finalmente una línea de fase representativa para un valor $\lambda < 0$ arbitrario (no hay equilibrios y flujo simplemente corre de derecha a izquierda).

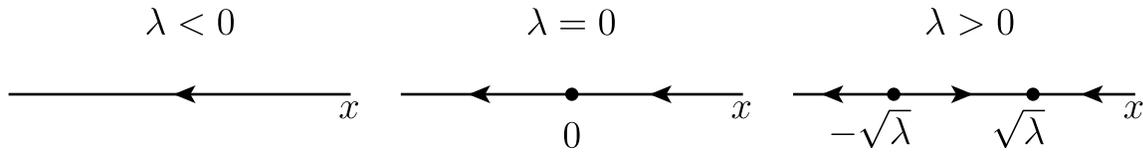


Figura 8.9: Retratos de fase no equivalentes del sistema $\dot{x} = \lambda - x^2$.

De hecho, muchas veces obviamos el caso $\lambda = 0$ pues es topológicamente diferente al retrato de fase de cualquier otro valor de λ y porque puede ser fácilmente deducido a partir del contexto, al menos por alguien familiarizado con la teoría de bifurcaciones. Las regiones donde los retratos de fase son topológicamente equivalentes son entonces indicadas en el espacio de parámetros. Toda la información queda contenida en la Figura 8.10 que consiste en lo siguiente:

- (a) El espacio de parámetros ($\lambda \in \mathbb{R}$) queda dividido en dos regiones (intervalos), llamémoslos 1 y 2, cuya frontera común es $\lambda = 0$.
- (b) Retratos de fase representativos para cada región del espacio de parámetros 1 y 2.

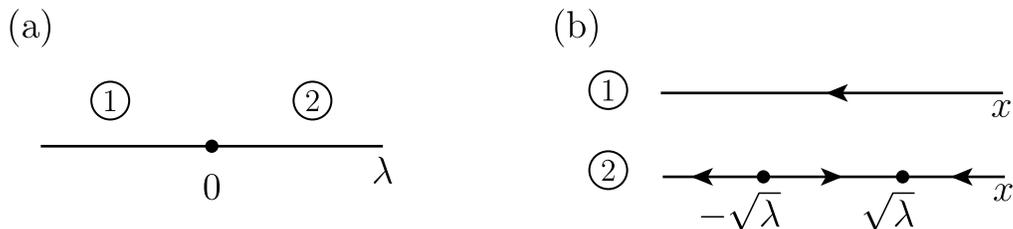


Figura 8.10: Espacio de parámetros (en panel (a)) y retratos de fase no equivalentes (en panel (b)) del sistema $\dot{x} = \lambda - x^2$.

Esta colección presentada en la Figura 8.10 se llama *diagrama de bifurcación*, es decir, la división del espacio de parámetros en conjuntos de retratos de fase topológicamente diferentes, junto con representaciones de estos retratos de fase.

Para sistemas uno- o dos-dimensionales, como en este ejemplo, podemos combinar las imágenes del diagrama de bifurcación en una sola figura del espacio de parámetros \times espacio de fase. Aquí, uno grafica todos los retratos de fase

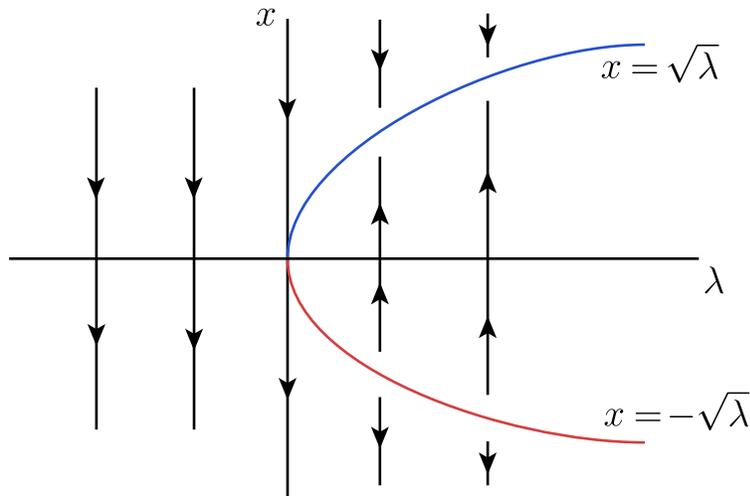


Figura 8.11: El diagrama de bifurcación en el espacio producto de parámetros \times espacio de fase para el sistema $\dot{x} = \lambda - x^2$ contiene toda la información relativa a posibles retratos de fase en una sola imagen.

en el plano (λ, x) , y no solo uno representativo. La Figura 8.11 posee toda la información relativa a este ejemplo en una sola imagen:

1. En el eje horizontal corre el parámetro λ , mientras que el eje vertical corresponde a la variable de estado x .
2. Para cada $\lambda < 0$ arbitrario pero fijo, el gráfico se compone de una órbita vertical descendente (pues la variable $x(t)$ es decreciente).
3. Para $\lambda \geq 0$, los puntos de equilibrio se ubican sobre la parábola $\lambda - x^2 = 0$, la cual se abre hacia la derecha. La rama superior de la parábola corresponde a $x_1 = \sqrt{\lambda}$ y la rama inferior a $x_2 = -\sqrt{\lambda}$.
4. Para cada $\lambda > 0$ arbitrario pero fijo, el gráfico es cualitativamente como lo descrito más arriba: soluciones con $x_0 > x_1$ son órbitas verticales decrecientes y convergen al equilibrio estable x_1 para $t \rightarrow \infty$; órbitas con $x_2 < x_0 < x_1$ son crecientes y también convergen a x_1 ; mientras que las soluciones con $x_0 < x_2$ son líneas decrecientes y se alejan de x_2 .
5. Por último, notemos que ambas ramas de la parábola de equilibrios $\lambda - x^2 = 0$ coinciden cuando $\lambda = 0$ marcando la colisión de x_1 y x_2 en un solo equilibrio en $x = 0$ al momento de la bifurcación.

Similarmente a los retratos de fase topológicamente equivalentes, nos gustaría identificar condiciones suficientes para decidir si un sistema dado exhibe o no una cierta bifurcación. En el caso de la bifurcación silla-nodo tenemos el siguiente teorema.

Teorema 13 (*Bifurcación silla-nodo*) Sea

$$\dot{x} = f(x; \lambda), \quad (8.17)$$

donde $x \in \mathbb{R}$, $\lambda \in \mathbb{R}$, y sea f de clase C^2 . Si las siguientes condiciones se satisfacen

(B1) $f(x_0, \lambda^*) = 0$, “Existe un equilibrio x_0 para $\lambda = \lambda^*$ ”;

(B2) $Df(x_0, \lambda^*) = 0$, “Valor propio cero en x_0 para $\lambda = \lambda^*$ ”;

(G1) $\frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x_0, \lambda^*) \neq 0$, “Término de 2do orden de f no se anula en (x_0, λ^*) ”;

(G2) $\frac{\partial}{\partial \lambda} f(x_0, \lambda^*) \neq 0$, “Velocidad no-nula en λ ”,

entonces (8.17) pasa por una bifurcación silla-nodo en (x_0, λ^*) .

Por conveniencia, uno suele trasladar el equilibrio (x_0, λ^*) al origen, esto es, a $(0, 0)$. (B1) y (B2) son llamadas *condiciones de bifurcación*; se deben satisfacer para encontrar la bifurcación. (G1) y (G2) son llamadas *condiciones de genericidad*; son propiedades que se satisfacen en forma “típica” (Por el contrario, si no se satisficieran, uno estaría frente a un caso “atípico”, poco usual o no-genérico).

Ejemplo 22 Considere el campo de vectores unidimensional

$$\dot{x} = \alpha - x - e^{-x},$$

con parámetro $\alpha \in \mathbb{R}$. Al comparar las gráficas de e^{-x} y de $\alpha - x$ hallamos las gráficas de la Figura 8.12.

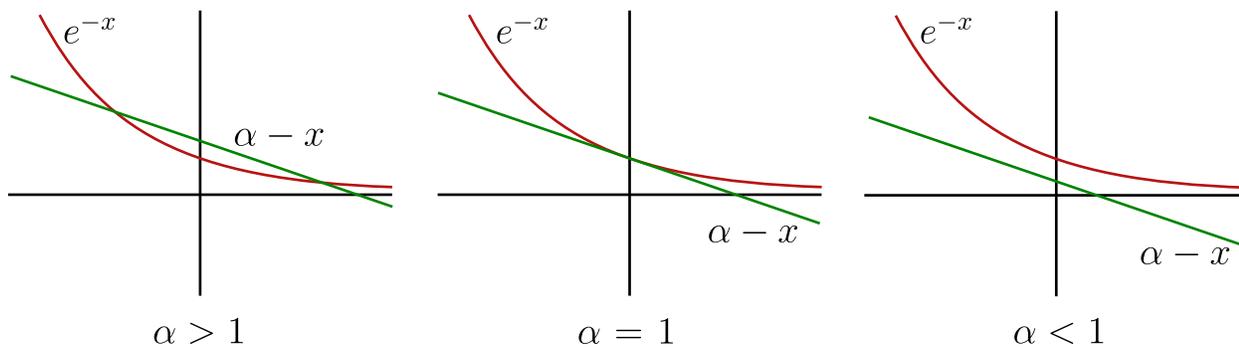


Figura 8.12: Posibles gráficas de e^{-x} y de $\alpha - x$ para distintos valores del parámetro α .

Para hallar el punto de bifurcación α^* , necesitamos que las gráficas de e^{-x} y de $\alpha - x$ se intersecten *tangencialmente*. Luego, tanto las funciones como sus derivadas con respecto a x deben coincidir:

$$\begin{cases} e^{-x} = \alpha - x \\ \frac{d}{dx}e^{-x} = \frac{d}{dx}(\alpha - x) \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} e^{-x} = \alpha - x \\ -e^{-x} = -1 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x = 0 \\ \alpha = 1. \end{cases}$$

Luego, el punto de bifurcación es $\alpha^* = 1$, y la bifurcación ocurre en $x_0 = 0$. A continuación movemos el punto $(\alpha^*, x_0) = (1, 0)$ al origen por medio del cambio de coordenadas $\alpha = \lambda + 1$, $y = x$. El nuevo campo de vectores en términos de y y λ es

$$\dot{y} = \dot{x} = \alpha - x - e^{-x} = 1 + \lambda - y - e^{-y} =: f(y, \lambda).$$

Se verifica que (B1) $f(0, 0) = 0$, (B2) $f_y(0, 0) = -1 + e^{-y}|_{y=0} = 0$, (G1) $f_{yy}(0, 0) = -e^{-y}|_{y=0} = -1 \neq 0$, and (G2) $f_\lambda(0, 0) = 1 \neq 0$. Luego, efectivamente, se trata de una bifurcación silla-nodo.

Alternativamente, usando la expansión de Taylor para e^{-x} alrededor de $x = 0$ encontramos

$$\dot{x} = \alpha - x - e^{-x} = \alpha - x - \left(1 - x + \frac{x^2}{2!} + \dots\right) = (\alpha - 1) - \frac{x^2}{2!} + \dots$$

Éste tiene la misma forma algebraica que $\dot{y} = \lambda - y^2$, y coincide exactamente mediante apropiados rescalamientos de x y α . En general, la teoría de bifurcaciones nos dice dónde podemos cortar la expansión en serie de Taylor sin alterar topológicamente *ningún* retrato de fase en una vecindad de (x_0, λ^*) .

La bifurcación silla-nodo está asociada con un valor propio “pasando por” cero. Hay otras dos bifurcaciones que tienen esta misma característica. Son la bifurcación transcítica y la pitchfork. Estas bifurcaciones solo pueden ocurrir bajo circunstancias especiales.

8.6.2. Bifurcación transcítica

La bifurcación transcítica solo sucede cuando el sistema posee un equilibrio que existe para todo un intervalo de valores del parámetro. Cuando este equilibrio colisiona con otro, los dos equilibrios intercambian su estabilidad, pero siguen existiendo tanto antes como después de la bifurcación. Entonces, es como si los dos equilibrios “pasaran uno sobre otro”.

Ejemplo 23 Consideremos el campo de vectores

$$\dot{y} = f(y, \lambda) = \lambda y - y^2 = y(\lambda - y),$$

donde $y \in \mathbb{R}$, y $\lambda \in \mathbb{R}$. Al igualar el lado derecho a cero, hallamos que siempre existen dos equilibrios $y_1 = 0$ y $y_2 = \lambda$. Estos equilibrios existen para todo $\lambda \in \mathbb{R}$. La matriz Jacobiana es $Df(y, \lambda) = \lambda - 2y$. Luego, en $y_1 = 0$ tenemos un valor propio λ ; así y_1 es un atractor si $\lambda < 0$ y es repulsor si $\lambda > 0$. Por otro lado, en $y_2 = \lambda$ tenemos el valor propio $-\lambda$; luego, y_2 es un repulsor si $\lambda < 0$ y es atractor si $\lambda > 0$.

La bifurcación transcítica es típica de sistemas donde un equilibrio está presente independiente de los valores del parámetro. La figura 8.13 muestra el diagrama de bifurcación del sistema $\dot{y} = \lambda y - y^2$. Notemos que, en el plano (λ, y) , los equilibrios se ubican sobre el conjunto de nivel cero de $f(y, \lambda) = \lambda y - y^2 = y(\lambda - y) = 0$.

Teorema 14 (*Bifurcación transcítica*) Sea

$$\dot{x} = f(x; \lambda), \tag{8.18}$$

donde $x \in \mathbb{R}$, $\lambda \in \mathbb{R}$, y f es de clase C^2 . Si las siguientes condiciones se satisfacen

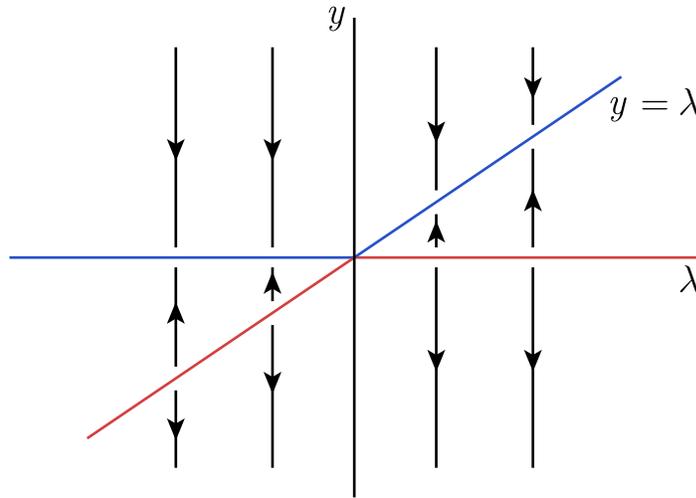


Figura 8.13: El diagrama de bifurcación para el sistema $\dot{y} = \lambda y - y^2$.

1. $f(0, 0) = 0$;

2. $Df(0, 0) = f_x(0, 0) = 0$;

3. $\frac{\partial f}{\partial \lambda}(0, 0) = 0$;

4. $\frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(0, 0) \neq 0$;

5. $\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial \lambda}(0, 0) \neq 0$;

entonces (8.18) pasa por una bifurcación transcítica en $(x_0, \lambda^*) = (0, 0)$.

8.6.3. Bifurcación pitchfork

La bifurcación pitchfork solo existe cuando hay una simetría de reflexión presente en el sistema. De hecho, al igual que la bifurcación silla-nodo es típica para sistemas dinámicos arbitrarios, la bifurcación pitchfork lo es en sistemas dinámicos con simetría de reflexión.

Ejemplo 24 Consideremos el campo de vectores

$$\dot{y} = f(y, \lambda) = \lambda y - y^3 = y(\lambda - y^2),$$

donde $y \in \mathbb{R}$, y $\lambda \in \mathbb{R}$. Este sistema posee simetría de reflexión en $\{y = 0\}$. Es decir, si se define $u = -y$, obtenemos la misma ecuación para \dot{u} que para \dot{y} . Al igualar el lado derecho a cero, hallamos que siempre existe un equilibrio $y_1 = 0$ en el origen. Además, si $\lambda > 0$ tenemos otros dos equilibrios simétricos en $y_{2,3} = \pm\sqrt{\lambda}$. La matriz Jacobiana es $Df(y, \lambda) = \lambda - 3y^2$. Luego, en $y_1 = 0$ tenemos un valor propio λ ; así y_1 es un atractor si $\lambda < 0$ y es repulsor si $\lambda > 0$. Por otro lado, en $y_{2,3}$ tenemos el valor propio -2λ ; luego, $y_{2,3}$ son ambos atractores.

La figura 8.14 muestra el diagrama de bifurcación del sistema $\dot{y} = \lambda y - y^3$. Notemos que, en el plano (λ, y) , los equilibrios se ubican sobre el conjunto de nivel cero de $f(y, \lambda) = y(\lambda - y^2) = 0$. El cuadro que emerge en la figura 8.14 es como la de un tenedor o tridente (*pitchfork*, en inglés), lo cual le da el nombre a esta bifurcación.

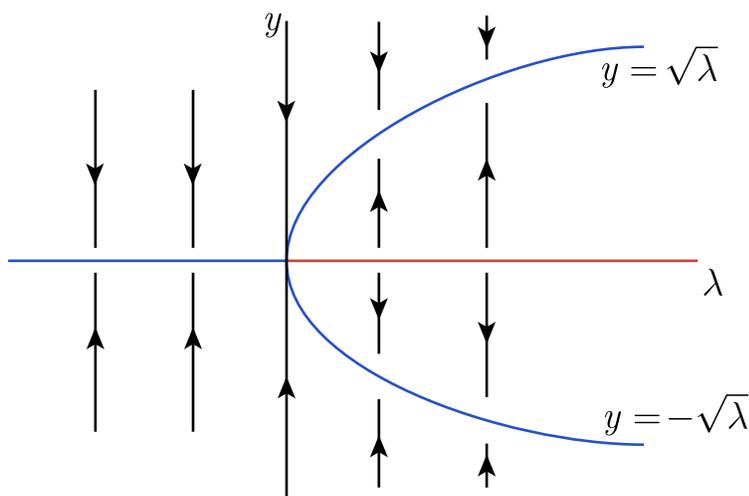


Figura 8.14: El diagrama de bifurcación para el sistema $\dot{y} = \lambda y - y^3$.

Teorema 15 (*Bifurcación pitchfork*) Sea

$$\dot{x} = f(x; \lambda), \quad (8.19)$$

donde $x \in \mathbb{R}$, $\lambda \in \mathbb{R}$, y f es de clase C^3 . Si las siguientes condiciones se satisfacen

1. $f(0, 0) = 0$;
2. $Df(0, 0) = f_x(0, 0) = 0$;

$$3. \frac{\partial f}{\partial \lambda}(0, 0) = 0;$$

$$4. \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(0, 0) = 0;$$

$$5. \frac{\partial^3 f}{\partial x^3}(0, 0) \neq 0;$$

$$6. \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial \lambda}(0, 0) \neq 0;$$

entonces (8.19) pasa por una bifurcación pitchfork en $(x_0, \lambda^*) = (0, 0)$.

8.6.4. Bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf

Cuando un par de valores propios complejos conjugados se mueve atravesando el eje imaginario, típicamente ocurre una bifurcación de Hopf. Luego, para que esta bifurcación ocurra necesitamos que la dimensión del sistema sea al menos $n = 2$.

Consideremos el sistema

$$X : \begin{cases} \dot{x} = \lambda x - y - x(x^2 + y^2), \\ \dot{y} = x + \lambda y - y(x^2 + y^2). \end{cases} \quad (8.20)$$

o en su forma matricial equivalente

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda & -1 \\ 1 & \lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} - (x^2 + y^2) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (8.21)$$

Consideremos el punto de equilibrio en $(0, 0)$. La matriz jacobiana asociada es:

$$DX(0, 0) = \begin{pmatrix} \lambda & -1 \\ 1 & \lambda \end{pmatrix},$$

con valores propios $\lambda \pm i \in \mathbb{C}$. Claramente, si $\lambda < 0$ el origen es un foco estable hiperbólico, mientras que si $\lambda > 0$ el origen es un foco inestable hiperbólico. Sin embargo, para $\lambda = 0$, tenemos un equilibrio no-hiperbólico: a pesar que en la linealización, el origen sea un centro (con valores propios $\pm i$), no podemos

aplicar el teorema de Hartman-Grobman y concluir que también sea un centro en el sistema no lineal (8.20) o (8.21).

Por otro lado, sea $E(x, y) = x^2 + y^2$ y consideremos $\lambda > 0$. Notemos que

$$\langle X, \nabla E \rangle|_{\{x^2+y^2=\lambda\}} = 2x(\lambda x - y - \lambda x) + 2y(x + \lambda y - \lambda y) = 0.$$

Por lo tanto, el campo X es ortogonal al vector ∇E en cada punto de la circunferencia $\gamma = \{x^2 + y^2 = \lambda\}$. Es decir, el campo X es tangente al círculo γ , y luego, γ es un ciclo límite.

Además, reescribiendo (8.20) o (8.21) en coordenadas polares obtenemos:

$$\begin{cases} \dot{r} = r(\lambda - r^2), \\ \dot{\phi} = 1. \end{cases} \quad (8.22)$$

Es más fácil analizar este sistema en la forma (8.22), pues las dos ecuaciones son desacopladas. Notemos que $r \geq 0$, $-\pi \leq \phi \leq \pi$; al identificar $\phi = -\pi$ con $\phi = \pi$, obtenemos que las variables (r, ϕ) viven en un semicilindro. También, este sistema no posee equilibrios pues la variable ϕ varía continuamente con velocidad constante. Luego, todas las órbitas en el semicilindro fluyen en la dirección positiva de ϕ sin “detenerse”. En particular, para $\lambda > 0$, el ciclo límite γ corresponde a $r = \sqrt{\lambda}$.

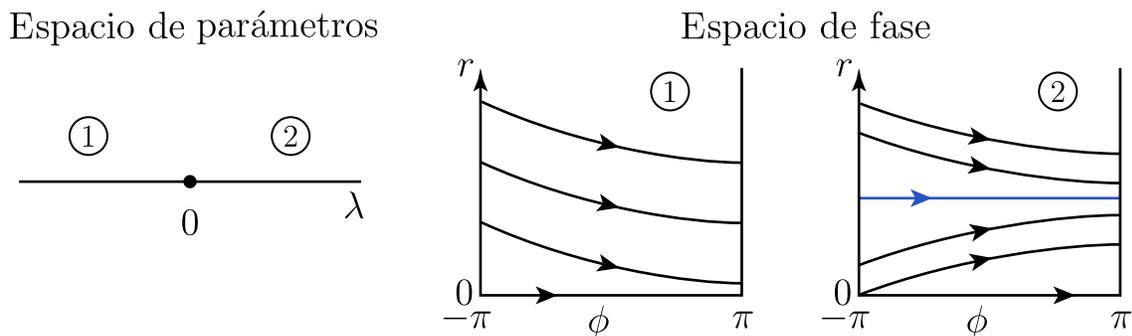


Figura 8.15: Diagrama de bifurcación de la ecuación (8.22).

Ahora variemos λ . Podemos analizar la ecuación para r separadamente y luego combinar las dos. Esto lleva al diagrama de bifurcación de la figura 8.15. Si consideramos el sistema (8.22) en la forma (8.20) o (8.21), entonces el diagrama de bifurcación con retratos de fase en \mathbb{R}^2 es como en la figura 8.16.

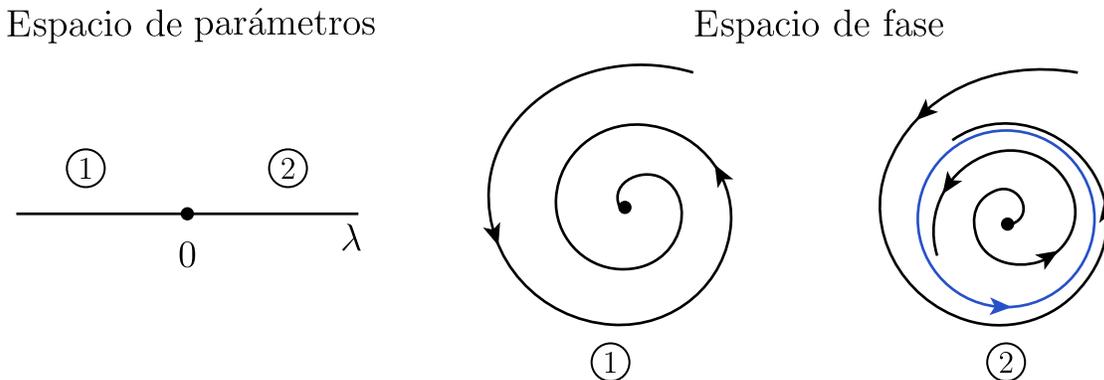


Figura 8.16: Diagrama de bifurcación de (8.21).

Por lo tanto, la bifurcación de Hopf se caracteriza por la aparición de una órbita periódica. La amplitud de la órbita periódica es 0 al momento de la bifurcación ($\lambda = 0$) y crece como $\sqrt{\lambda}$ cuando $\lambda > 0$. La frecuencia de la órbita periódica, al comienzo de la bifurcación, es igual a 1, el valor absoluto de la parte imaginaria de los valores propios del punto de equilibrio. El equilibrio existe a ambos lados de la bifurcación, pero cambia de estabilidad cuando $\lambda = 0$. Para el sistema en la forma (8.22) podemos dibujar el diagrama de fase/parámetro en el plano (λ, r) e ignorar ϕ obteniendo la figura 8.17. Si el espacio de fase fuera $r \in \mathbb{R}$, en vez de $(r, \phi) \in [0, +\infty) \times [-\pi, \pi)$, entonces tendría lugar una bifurcación pitchfork! Compare (8.22) con el ejemplo 24.

El diagrama de bifurcación en el espacio de parámetros vs espacio de fase completo $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^2$ para el sistema en la forma (8.20) o (8.21) es un cuadro tridimensional como en la figura 8.18. De hecho, podemos ver la figura 8.17 en el plano (λ, r) como una sección transversal del cuadro tridimensional de la figura 8.18 en el espacio (λ, x, y) cortando el plano (λ, x) o bien el plano (λ, y) . Los retratos de fase **1** y **2** en la figura 8.16 son secciones transversales cortando a través de planos $\lambda = \text{constante}$ en la figura 8.18, dependiendo del signo de λ . La órbita periódica que aparece en la bifurcación de Hopf se ubica en el paraboloides $x^2 + y^2 = \lambda$.

Teorema 16 (*Bifurcación de Hopf*) *Considere el sistema bidimensional*

$$\dot{x} = f(x; \lambda), \tag{8.23}$$

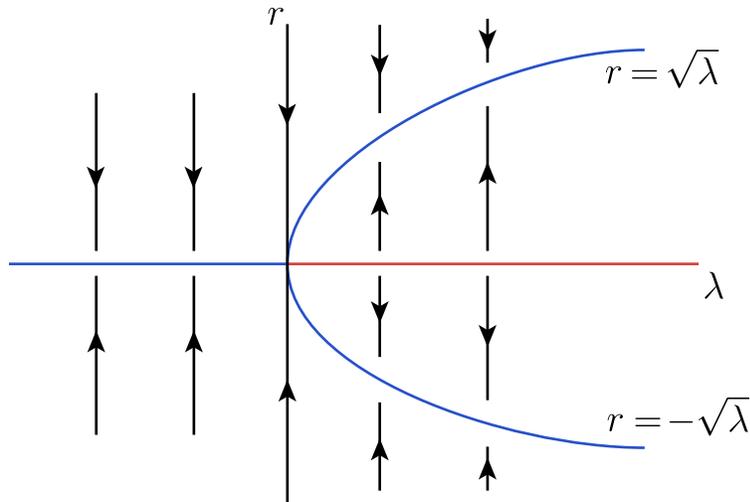


Figura 8.17: Diagrama de bifurcación de (8.22) en el espacio (λ, r) .

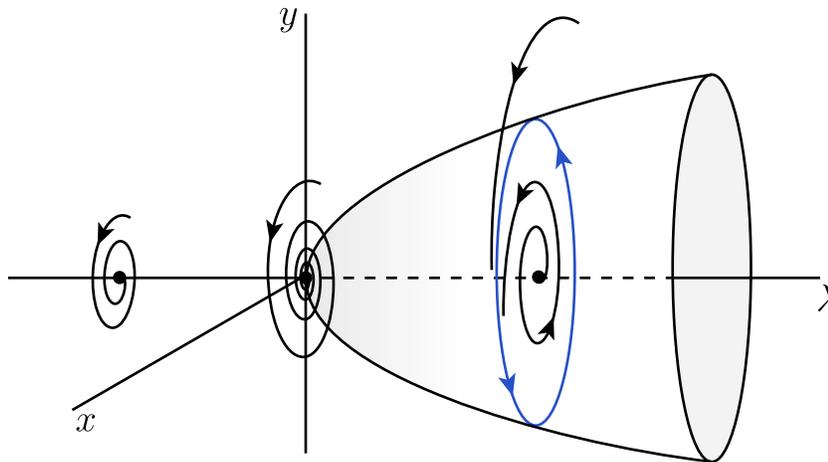


Figura 8.18: Retratos de fase de la forma normal de la bifurcación de Hopf si $l_1 < 0$.

donde $x \in \mathbb{R}^2$, y $\lambda \in \mathbb{R}$. Supongamos que para valores de λ cerca de λ^* el sistema (8.23) posee un punto de equilibrio $x(\lambda)$ cuya coordenada depende de λ ; en particular, sea $x_0 = x(\lambda^*)$ y expresemos los valores propios de la matriz Jacobiana $Df(x(\lambda), \lambda)$ en la forma

$$\xi_{1,2}(\lambda) = \alpha(\lambda) \pm i\beta(\lambda).$$

Las siguientes son condiciones necesarias para que (8.23) exhiba una bifurcación

de Hopf en (x_0, λ^*) :

1. $f(x_0, \lambda^*) = 0$;
2. $Df(x_0, \lambda^*)$ tiene un par de valores propios imaginarios puros $\pm i\omega$, ($\alpha(\lambda^*) = 0, \beta(\lambda^*) = \omega$);
3. $l_1(x_0, \lambda^*) \neq 0$ donde l_1 es especificado más abajo;
4. $\frac{\partial}{\partial \lambda} \alpha(\lambda^*) \neq 0$.

El coeficiente l_1 en el teorema anterior se conoce como **primera cantidad de Lyapunov**. Se puede computar explícitamente a partir de f en (8.23): Si para $\lambda = \lambda^*$ el sistema 2-dimensional toma la forma

$$\begin{cases} x' = -\omega y + P(x, y), \\ y' = \omega x + Q(x, y), \end{cases}$$

entonces la primera cantidad de Lyapunov $l_1(\lambda^*)$ se puede calcular como:

$$16l_1(\lambda^*) = P_{xxx} + P_{xyy} + Q_{xxy} + Q_{yyy} + \frac{1}{\omega} \left(P_{xy}(P_{xx} + P_{yy}) - Q_{xy}(Q_{xx} + Q_{yy}) - P_{xx}Q_{xx} + P_{yy}Q_{yy} \right), \quad (8.24)$$

donde todas las derivadas están evaluadas en $(0, 0)$.

El signo de la primera cantidad de Lyapunov determina las propiedades de estabilidad de la órbita periódica que aparece en la bifurcación obteniendo la visión general de la figura 8.19. En el caso de una bifurcación de Hopf supercrítica ($l_1 < 0$) siempre tenemos un atractor: a medida que el punto de equilibrio pierde su estabilidad en $\lambda = 0$, aparecen pequeñas oscilaciones estables. Sin embargo, para una bifurcación de Hopf subcrítica ($l_1 > 0$) no tenemos un atractor para $\lambda > 0$, mientras que el equilibrio solo atrae puntos localmente en una vecindad cuando $\lambda < 0$. Por lo tanto, en la práctica, es importante calcular el signo de l_1 !

Notemos que para $l_1 = 0$ el sistema (8.20) o (8.21) se vuelve la ecuación lineal del oscilador armónico, en donde el origen es un centro rodeado de una cantidad infinita (no-numerable) de órbitas periódicas si $\lambda = 0$; mientras que el origen es un foco atractor si $\lambda < 0$ y un repulsor si $\lambda > 0$. Sin embargo, no existen

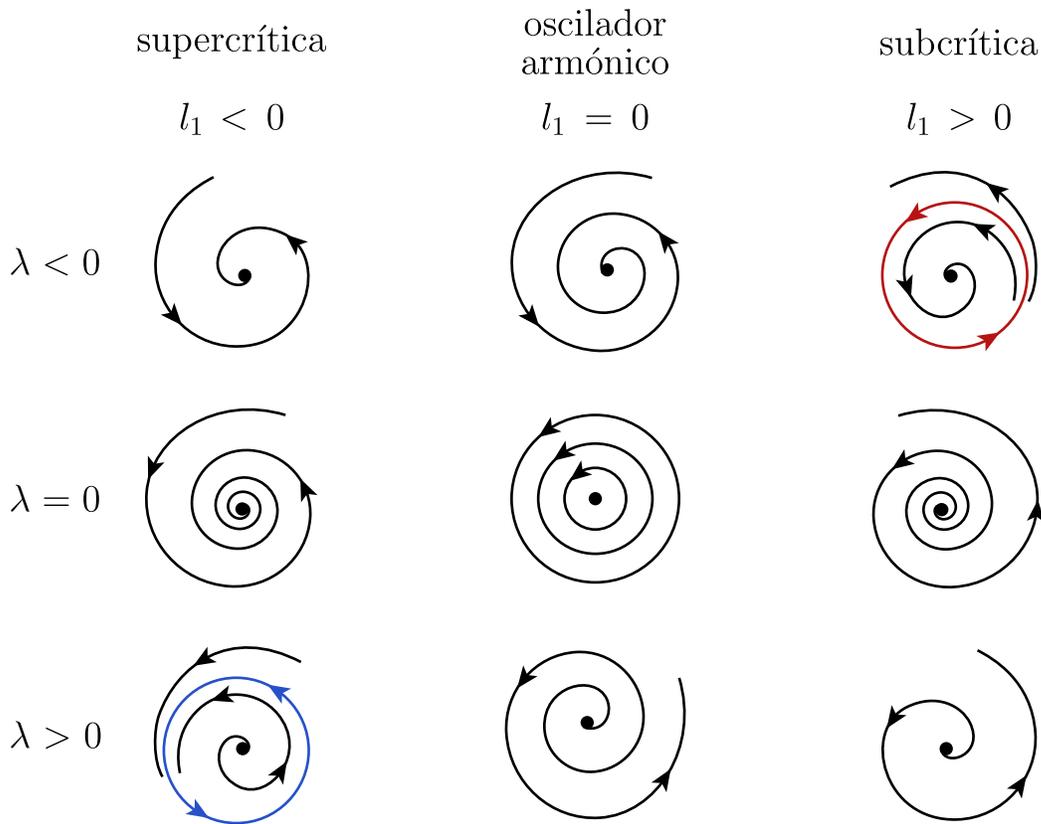


Figura 8.19: El signo de l_1 determina las propiedades de estabilidad del ciclo que aparece en la bifurcación de Hopf.

órbitas periódicas para $\lambda \neq 0$. No obstante, a partir del teorema anterior, ¡No es posible decir que el sistema genérico (8.23) es equivalente a la forma normal de la bifurcación de Hopf si $l_1 = 0$!

Bibliografía

- [1] A. D. Bazykin, *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*, World Scientific, 1998.
- [2] G. Birkhoff & G. C. Rota, *Ordinary Differential Equations*, 4th edition, Wiley, 1989.
- [3] F. Brauer & C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, 2nd edition, Springer, 2012.
- [4] N. F. Britton, *Essential Mathematical Biology*, 2nd edition, Springer, 2003.
- [5] A. H. Cohen, P. J. Holmes, & R. R. Rand, *The nature of coupling between segmental oscillators and the lamprey spinal generator for locomotion: a mathematical model*, J. Math. Biol., 13 (1982), 345–369, 1982.
- [6] M. Desroches, J. Guckenheimer, B. Krauskopf, C. Kuehn, H. M. Osinga & M. Wechselberger, *Mixed-mode oscillations with multiple time scales*, SIAM Review, 54 (2012), 211–288.
- [7] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek, and J. A. J. Metz, *On the definition and computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations*, J. Math. Biol., 28 (1990), 365–382.
- [8] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek, and M. G. Roberts, *The construction of next-generation matrices for compartmental epidemic models*, J. R. Soc. Interface, 7 (2010), 873–885.
- [9] L. Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*, SIAM, 2005.
- [10] R. H. Enns, *It's a Nonlinear World*, Springer, 2011.

- [11] J. Guckenheimer & P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer, 1986.
- [12] J. Hale & H. Kocak, *Dynamics and Bifurcations*, Springer-Verlag, 1991.
- [13] R. C. Hilborn, *Chaos and Nonlinear Dynamics*, 2nd ed., Oxford University Press, 2001.
- [14] E. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience. The Geometry of Excitability and Bursting*, MIT Press, 2007.
- [15] D. W. Jordan & P. Smith, *Nonlinear Ordinary Differential Equations*, 4th Edition, Oxford University Press, 2007.
- [16] C. Kuehn, *Multiple Time Scale Dynamics*, Springer, 2015.
- [17] R. M. May, *Simple mathematical models with very complicated dynamics*, Nature **261** (1976), p. 459.
- [18] J. D. Murray, *Mathematical Biology I. An Introduction*, 3rd. edition, Springer-Verlag, 2002.
- [19] J. D. Murray, *Mathematical Biology II. Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, 3rd. Edition, 2003.
- [20] Yu. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, 3ra edición, Springer, 2004.
- [21] J. Meiss, *Differential Dynamical Systems*, SIAM, Revised edition, 2017.
- [22] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer, 2001.
- [23] R. Smith?, *Modelling Disease Ecology with Mathematics*, AIMS, 2nd edition, 2017.
- [24] S. Strogatz, *Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications in Physics, Biology, Chemistry and Engineering*, CRC Press, 2014.
- [25] A. Turing, *The chemical basis of morphogenesis*, Philos. T. R. Soc. B, 237 (1952), 37–72.

- [26] A. T. Winfree, *The Geometry of Biological Time*, Springer-Verlag, 1980.