

00323

36



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"SOBRE LA INVARIANCIA DE ESCALA EN ECOSISTEMAS"

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
F I S I C O  
P R E S E N T A  
DANIEL HERNÁNDEZ STUMPFHAUSER

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JOSE-LEONEL TORRES HERNÁNDEZ



2003

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION MOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

A



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:  
"SOBRE LA INVARIANCIA DE ESCALA EN ECOSISTEMAS"

realizado por Hernández Stumpfhauser Daniel con número de cuenta 097583004  
quién cubrió los créditos de la carrera de Física.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Propietario Dr. José Leonel Torres Hernández

Propietario M. en C. Alicia Zarzosa Pérez

Suplente Dra. Clara Esquivel Huesca

Suplente Dr. Carlos Villarreal Lujan

Suplente Dra. Clara Garza Hume

*José Leonel Torres Hernández*  
*Alicia Zarzosa Pérez*  
*Clara Esquivel Huesca*  
*Carlos Villarreal Lujan*  
*Clara Garza Hume*

**Consejo Departamental de Física**

*Patricia Goldstein Menache*  
DRA. PATRICIA GOLDSTEIN MENACHE  
Coordinadora de Licenciatura

**Agradecimientos:**

Agradezco a mi mamá y a mi papá por su ejemplo, su comprensión y por el apoyo incondicional que siempre me han brindado.  
A mis hermanos Víctor y Manuel por ser la neta de hermanos.  
A Xóchitl, por su paciencia, apoyo y amor para conmigo.  
A mis sinodales, en especial al Dr. José-Leonel Torres.

## ÍNDICE

<b>Resumen</b>	2
<b>Introducción</b>	3
<b>Capítulo 1</b>	9
Preliminares.	9
Conexión entre alometrías y catástrofes.	11
<b>Capítulo 2</b>	18
Aplicación biológica.	18
2.1 El caso con dos alometrías simultáneas.	19
Construcción de la catástrofe biológica para un sistema de dos alometrías.	22
2.2 El caso con tres alometrías simultáneas.	26
Construcción de la catástrofe biológica para un sistema de tres alometrías.	32
<b>Conclusiones</b>	37
<b>Referencias</b>	39

## RESUMEN

El propósito de esta tesis es extender un trabajo previo [J-L Torres, Biological power laws and Darwin's principle, Journal of Theoretical Biology 209 (2001) pp. 223-232] sobre el comportamiento de ciertas variables en sistemas ecológicos, que en el estado estacionario satisfacen "alometrías" (del griego *alōs* (diferencia), *metros* (medida)), que son relaciones funcionales de la forma  $y = Ax^\alpha$ , comunes en física y en biología, en donde  $y$  y  $x$  son propiedades de un sistema dado y  $A, \alpha$  son constantes. Con base en una premisa biológica de máxima adaptabilidad, en el capítulo 1 se incluyen algunos teoremas sobre las formas matemáticas que describen sistemas gradientes o newtonianos en estados estacionarios, en la vecindad de puntos críticos degenerados de ciertas funciones canónicas, llamadas "catástrofes" por el matemático René Thom, su descubridor. En el capítulo 2 se hace una conexión entre dichas formas canónicas y las funciones que describen a un sistema particular con tres alometrías, observadas en mamíferos herbívoros.

## INTRODUCCIÓN

El contexto del presente trabajo es el de la aplicación de conceptos y técnicas matemáticas en biología. Su tema específico es la descripción de sistemas y procesos biológicos a través de propiedades topológicas de las funciones utilizadas para estudiarlos. En este sentido su antecedente filosófico y matemático más cercano es la obra clásica de D'Arcy Thompson (D'Arcy W. Thompson, *On Growth and Form*, Dover Publications, New York, 1992). Otro antecedente cercano lo constituye el libro de Rene Thom (R. Thom, *Structural Stability and Morphogenesis*, Perseus Publishing, 1989). Considerablemente menor es la conexión del trabajo con las otras dos grandes vertientes de las matemáticas biológicas (o biología matemática), representadas respectivamente por los métodos estadísticos inaugurados por R.A.Fisher (1890,1962) y Karl Pearson (1857,1936), y por los métodos dinámicos (basados en ecuaciones diferenciales) utilizados a partir del trabajo de Vito Volterra (1860,1940), y otros (cf. por ejemplo V. Volterra, *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically*. *Nature*, vol 118, pp.558-560, 1926).

Las "alometrías", relaciones funcionales de la forma  $y = Ax^\alpha$  (con  $y$  y  $x$  propiedades de un sistema dado y  $A, \alpha$  constantes), son conspicuas en la biología y constituyen un vehículo prometedor para sustanciar la esperanza de la macroecología [2], de identificar una escala o un contexto donde los sistemas ecológicos son descritos por un conjunto pequeño de atributos globales (diversidad y abundancia de especies, gradientes de diversidad, distribución del tamaño corporal, rango geográfico, etc.), a través de patrones estadísticos que

se mantienen a pesar del ruido debido a contingencias.

Entenderemos por sistema ecológico o ecosistema al sistema formado por dos elementos, uno biológico y otro físico. El elemento biológico corresponde a la comunidad, seres vivos que se encuentran en un espacio, y el elemento físico corresponde al hábitat donde se encuentran dichos seres vivos. En esta tesis se utilizarán ciertas alometrías que cumplen los mamíferos primarios (herbívoros). La primera de ellas es la relación que existe entre la media de la densidad de población  $n$  y la media de la masa individual adulta [3]:  $\log n \cong -0.75 \log m + 4.23$ , lo cual nos lleva a la siguiente alometría  $n = Am^{-0.75}$  donde  $A$  es una constante. De manera similar se encontró que la tasa de consumo de los recursos de los herbívoros se escala aproximadamente como la potencia  $\frac{3}{4}$  de la media de la masa individual adulta [4, 7]. Finalmente añadimos una alometría que relaciona al tiempo de vida con la masa, obteniendo el conjunto,

$$\begin{aligned}n &= Am^{\alpha_1} \\q &= Bm^{\alpha_2} \\r &= Cm^{\alpha_3}\end{aligned}\tag{1}$$

donde  $m$  es la media de la masa individual adulta,  $n$  es la media de la densidad de población,  $q$  es la tasa individual de consumo de recursos y  $r$  el tiempo promedio de vida; los valores experimentales de los exponentes  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\alpha_3$ , son aproximadamente  $-\frac{3}{4}$ ,  $\frac{3}{4}$ ,  $\frac{1}{4}$  respectivamente. Todas las cantidades son supuestas adimensionales.

Es nuestra intención construir, basados en un argumento biológico que describiremos más adelante [1], una función a partir de las alometrías anteriores, que suministre información sobre la susceptibilidad a perturbaciones del sistema bajo consideración, su tiempo de respuesta ante perturbaciones y ciclos de histéresis, y que permita la identificación de rangos de valores para  $n, q, r$  donde ocurran cambios repentinos, análogo a las transiciones de fase en sistemas físicos.

Esta información se obtiene de las propiedades topológicas de dicha función, la cual pertenece a una de las formas canónicas llamadas catástrofes por René Thom [10]. Originalmente, Thom usó estas formas canónicas para estudiar transiciones repentinas en embriogénesis y en el comportamiento animal [8].

Procederemos de las alometrías a las catástrofes por analogía con las transiciones de fase en la física, usando la adaptabilidad como un criterio de mérito Darwiniano en un ambiente rápidamente fluctuante [1]. La adaptabilidad la interpretaremos como el repertorio de respuestas de un sistema ante estímulos ambientales, y la mediremos en términos de la riqueza topológica de la catástrofe asociada al sistema, es decir, en términos de la cantidad de mínimos locales a los que el sistema puede caer después de ser perturbado. En la figura 1 se muestra un sistema que ocupa un mínimo local degenerado, el cual se despliega después de una perturbación, dándole la posibilidad al sistema de ocupar dos nuevos mínimos.

Como antecedente, mencionaremos que la interpretación de "alometrías" en la física en términos de invariancia de escala, resultó ser un ingrediente central en la teoría contemporánea de transiciones de fase y fenómenos críticos en equi-

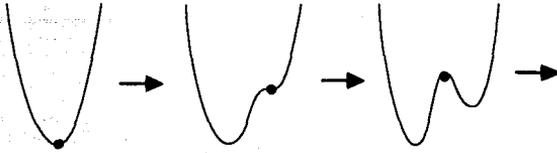


Figure 1: Una perturbación hace que el mínimo local degenerado se despliegue, dándole la posibilidad al sistema de ocupar dos nuevos mínimos locales. El punto negro indica un punto crítico degenerado.

librio. Las alometrías fueron obtenidas en física de una energía libre invariante de escala, que se calculó a su vez de una función de partición, cuya invariancia de escala se expresa formalmente a través del grupo de renormalización [9]. Un acercamiento macroscópico al mismo problema se basa en la teoría de Ginzburg-Landau de transiciones de fase de segundo orden, que permite el cálculo de discontinuidades de ciertas cantidades termodinámicas durante una transición de fase, a partir del estudio de la variedad crítica de la energía libre (la localización de sus máximos, mínimos y puntos silla). Un ejemplo de esto es la magnetización que aparece repentina y espontáneamente por debajo de la temperatura de Curie, obtenida de la energía libre de Ginzburg-Landau para un sistema que es paramagnético por arriba de esta temperatura [9]. Esta energía libre permite el cálculo del salto mencionado en la magnetización, a través de un mínimo degenerado que se transforma en dos nuevos mínimos para el sistema (y un máximo entre ellos), cuando la temperatura cae por debajo de la temperatura de Curie. También permite el cálculo de la susceptibilidad magnética, que diverge según una alometría cerca de esta temperatura. La energía libre de Ginzburg-Landau ( $V(x; a) = \frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}ax^2$ ) es un caso particular de la catástrofe

cúspide ( $V(x; a, b) = \frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}ax^2 + bx$ ) con  $b = 0$ , así que las leyes de potencia y las catástrofes juegan un papel complementario en el estudio de transiciones de fase. Las primeras se asocian con un tratamiento de mecánica estadística y las segundas con un estudio termodinámico del sistema.

Diversas alometrías en biología se han interpretado como condiciones de buen diseño en el sentido Darwiniano. Es por esto que a través de nuestro requerimiento de máxima adaptabilidad asociamos alometrías con catástrofes, que son polinomios dependientes de dos tipos de variables, las de primer tipo (variables de estado) y las de segundo tipo (parámetros de control), estos últimos asociados con variables que son afectadas directamente por perturbaciones ambientales.

Un procedimiento de "zoom" nos lleva de la variedad crítica de las catástrofes a un subconjunto llamado de bifurcación, que contiene curvas características cuyas ecuaciones son alometrías, las cuales suministran nuestra conexión con el ecosistema mediante un cambio suave de coordenadas. Una vez que el ecosistema tiene asociada una catástrofe particular, es posible hacer predicciones sobre el mismo, su susceptibilidad y otras propiedades, que corresponden a ciertas características topológicas de su forma canónica asociada.

Este modelo es propuesto en [1] e incluye un ejemplo aplicándolo a sistemas ecológicos que satisfacen la regla de autoclareo, o la alometría  $N_{\max} \sim M_{av, \max}^{-\gamma}$  donde  $N_{\max}$  es la densidad de plantas, y  $M_{av, \max}$  es la masa promedio, bajo condiciones de máxima productividad.

En esta tesis se aplicará el modelo a ecosistemas de mamíferos herbívoros en

donde se satisfacen tres alometrías.

## CAPÍTULO 1.

### PRELIMINARES

Aquí enunciamos algunos resultados importantes que usaremos más adelante.

Lema de Morse [11].

Sea  $p$  un punto crítico no degenerado (i.e.  $V_{i,j}(p)$  es no singular) de  $f$ . Entonces existe un sistema coordenado local  $(y^1, \dots, y^n)$  en una vecindad  $U$  de  $p$  con  $y^i(p) = 0$  para toda  $i$  tal que  $f = f(p) - (y^1)^2 - \dots - (y^\lambda)^2 + (y^{\lambda+1})^2 + \dots + (y^n)^2$  en  $U$ , donde  $\lambda$  es el índice de  $f$  en  $p$ .

Lema de Separación para familias de funciones [12].

Sea  $F : \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^r \rightarrow \mathbb{R}$  suave. Denotemos un punto en  $\mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^r$  dado por  $(x, c) = (x_1, \dots, x_N, c_1, \dots, c_r)$ . Suponga que el Hessiano  $H = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial x_i \partial x_j} \right]_{1 \leq i, j \leq N}$  tiene corrancho  $m$  en  $(x, c) = 0$ . Entonces  $F$  es equivalente a una familia de la forma  $F^*(y_1(x, c), \dots, y_m(x, c), c) \pm y_{m+1}^2 \pm \dots \pm y_N^2$ .

Teorema de Thom [12].

Una familia de funciones suaves de  $r$  parámetros  $\mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  para toda  $n$  y para toda  $r \leq 5$ , es estructuralmente estable, y es equivalente alrededor de un punto crítico degenerado a una de las siguientes formas:

(1) Cuspoid catástrofes

fold ( $A_2$ )

$$u_1^3 + t_1 u_1 + (M);$$

cuspid ( $A_3$ )

$$\pm(u_1^4 + t_2 u_1^2 + t_1 u_1) + (M);$$

swallowtail ( $A_4$ )

$$u_1^5 + t_3 u_1^3 + t_2 u_1^2 + t_1 u_1 + (M);$$

butterfly ( $A_5$ )

$$\pm(u_1^5 + t_4 u_1^4 + t_3 u_1^3 + t_2 u_1^2 + t_1 u_1) + (M);$$

wigwam ( $A_6$ )

$$u_1^7 + t_5 u_1^5 + t_4 u_1^4 + t_3 u_1^3 + t_2 u_1^2 + t_1 u_1 + (M);$$

(2) Umbilic catástrofes

elliptic umbilic ( $D_{-4}$ )

$$u_1^2 u_2 - u_2^3 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1 + (N);$$

hyperbolic umbilic ( $D_{+4}$ )

$$u_1^2 u_2 + u_2^3 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1 + (N);$$

parabolic umbilic ( $D_5$ )

$$\pm(u_1^2 u_2 + u_2^4 + t_4 u_2^2 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1) + (N);$$

second elliptic umbilic ( $D_{-6}$ )

$$u_1^2 u_2 - u_2^5 + t_5 u_2^3 + t_4 u_2^2 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1 + (N);$$

second hyperbolic umbilic ( $D_{+6}$ )

$$u_1^2 u_2 + u_2^5 + t_5 u_2^3 + t_4 u_2^2 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1 + (N);$$

symbolic umbilic ( $E_6$ )

$$\pm(u_1^3 + u_2^4 + t_5 u_1 u_2^2 + t_4 u_2^2 + t_3 u_1^2 + t_2 u_2 + t_1 u_1) + (N).$$

Donde  $(u_1, \dots, u_n) \in \mathfrak{R}^n$ ,  $(t_1, \dots, t_r) \in \mathfrak{R}^r$ ; el símbolo  $(M)$  se refiere a una función de Morse de la forma,  $u_2^2 + \dots + u_i^2 - u_{i+1}^2 - \dots - u_n^2$  con  $1 \leq i \leq n$ . El símbolo  $(N)$  se refiere también a una función de Morse de la forma,  $u_3^2 + \dots + u_i^2 - u_{i+1}^2 - \dots - u_n^2$  con  $2 \leq i \leq n$ .

## CONEXIÓN ENTRE ALOMETRÍAS Y CATÁSTROFES.

La idea es describir matemáticamente al ecosistema con un sistema gradiente o newtoniano en estado estacionario, es decir,

$$\frac{dx_i}{dt} + \frac{\partial V(x_i; C_\alpha)}{\partial x_i} = 0 \quad \text{con} \quad \frac{dx_i}{dt} = 0 \quad (\text{sistema gradiente})$$

$$\frac{d^2 x_i}{dt^2} + \frac{\partial V(x_i; C_\alpha)}{\partial x_i} = 0 \quad \text{con} \quad \frac{dx_i}{dt} = 0 \quad (\text{sistema newtoniano})$$

donde  $x_i$  son llamadas variables de estado y las  $C_\alpha$  son parámetros de control.

El equilibrio  $x_i(C_\alpha)$  de estos sistemas de ecuaciones está definido por la ecuación  $\frac{\partial V(x_i; C_\alpha)}{\partial x_i} = 0$ , es decir  $\nabla V(x_i; C_\alpha) = 0$ . Con esto estamos suponiendo que el sistema se encuentra en estado estacionario, es decir, un estado en el que sus propiedades se mantienen aproximadamente constantes a través del tiempo.

Las propiedades de estabilidad del equilibrio ( $\nabla V = 0$ ), pueden determinarse a partir de los eigenvalores del Hessiano o matriz de estabilidad  $V_{ij} = \frac{\partial^2 V}{\partial x_i \partial x_j}$ .

Si el  $\det. V_{ij} \neq 0$ , el lema de Morse [11] garantiza la existencia de un cambio suave de variables<sup>1</sup>, tal que el potencial  $V$  puede escribirse localmente como una forma cuadrática,

$$V \doteq \sum_{i=1}^n \lambda_i y_i^2 \quad (1.1)$$

Aquí  $\doteq$  denota igualdad después de un cambio suave de coordenadas y  $\lambda_i$  son los eigenvalores del Hessiano evaluados en el equilibrio.

Haciendo el cambio de variable  $y^* = |\lambda_i|^{1/2} y_i$ , la forma cuadrática (1.1) puede escribirse en la forma canónica de Morse

<sup>1</sup> Condición necesaria para que sea válido el teorema de la función inversa

$$V \doteq -y_1^{*2} - \dots - y_i^{*2} + y_{i+1}^{*2} + \dots + y_n^{*2} = M_1^T(y^*)$$

La función  $M_1^T(y^*)$  es llamada una  $i$ -silla de Morse. Sólo las 0-sillas de Morse tienen un mínimo local en el equilibrio, es decir, son localmente estables.

Si el potencial depende de uno o más parámetros de control  $C_1, \dots, C_k$ , la matriz de estabilidad  $V_{ij}$  y sus eigenvalores  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$  también dependerán de dichos parámetros de control. Por lo tanto uno o más de los eigenvalores  $\lambda_i(C)$  pueden ser cero para ciertos valores de los parámetros de control. Cuando esto ocurre,  $\det V_{ij} = 0$  y las condiciones requeridas para la validez de el teorema de Morse ya no se satisfacen; por lo tanto la forma canónica (1.1) para el potencial en equilibrio ya no es válida. Sin embargo, es posible encontrar una forma canónica para el potencial en un punto crítico degenerado (punto crítico  $p$  tal que  $V_{ij}(p)$  es singular  $\Rightarrow \det V_{ij}(p) = 0$ ). Si  $\ell$  eigenvalores se hacen cero en  $C = C_0$ , entonces el lema de separación de Thom [8] se usa para separar el potencial en una parte no Morsiana y en otra Morsiana,

$$V(x; c) \doteq f_{NM}(y_1(x; c), \dots, y_\ell(x; c); c) + \sum_{j=\ell+1}^n \lambda_j(c) (y_j(x))^2 \quad (1.2)$$

Las  $\ell$  coordenadas  $y_1(x; c), \dots, y_\ell(x; c)$  asociadas con los  $\ell$  eigenvalores que se hacen cero,  $\lambda_1(c), \dots, \lambda_\ell(c)$ , son funciones suaves de las  $n$  variables de estado y de los  $k$  parámetros de control. Las coordenadas  $y_{\ell+1}(x), \dots, y_n(x)$  asociadas con los eigenvalores distintos de cero,  $\lambda_{\ell+1}(c), \dots, \lambda_n(c)$ , son funciones suaves sólo de las variables de estado originales  $x$ .

Si  $k \leq 5$  ( $k$ , número de parámetros de control) y se tienen a lo más dos

variables de estado, un teorema de Thom [10] garantiza la existencia de un cambio suave de variables tal que el potencial puede escribirse en la forma canónica:

$$V \doteq CG(\ell) + \sum_{j=\ell+1}^n \lambda_j y_j^2 \quad (1.3)$$

La función  $CG(\ell)$  es llamada germen de la función  $V$ .

Las formas canónicas (1.2) y (1.3) no son análogas. La descomposición (1.2) es válida en una vecindad abierta de  $(x^0, c^0)$  en  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^k$ , donde  $x^0$  es un punto crítico degenerado para el valor  $c = c^0$  en los parámetros de control. En contraste, la forma canónica (1.3) es válida para  $V$  en una vecindad abierta de  $x^0$  en  $\mathbb{R}^n$  cuando  $c = c^0$ .

La forma canónica (1.3) implica formas específicas para  $CG(\ell)$ , mientras que la forma canónica (1.2) no provee formas específicas para  $f_{NM}$ . Otro resultado de Thom [8] preserva las ventajas de ambas formas canónicas ((1.2) y (1.3)) y las desventajas de ninguna de ellas. Si  $x^0$  es un punto crítico degenerado de  $V(x; c)$  para  $c = c^0$ , entonces en un abierto de  $(x^0, c^0)$  en  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^k$ ,

$$V \doteq Cat(\ell, k) + \sum_{j=\ell+1}^n \lambda_j(c) (y_j(x))^2 \quad (1.4)$$

La función  $Cat(\ell, k)$  es llamada función catástrofe. Aquí  $\ell$  es la dimensión del espacio nulo de  $V_{ij}$  en el punto crítico degenerado y  $k$  es el número de

parámetros de control. Por definición  $Cat(\ell, k) \equiv CG(\ell) + Pert(\ell, k)$ .

A continuación se enlistan las catástrofes elementales,

Nombre	$k$	Germen	Perturbación
$A_2$	1	$x^3$	$a_1x$
$A_{\pm 3}$	2	$\pm x^4$	$a_1x + a_2x^2$
$A_4$	3	$x^5$	$a_1x + a_2x^2 + a_3x^3$
$A_{\pm 5}$	4	$\pm x^6$	$a_1x + a_2x^2 + a_3x^3 + a_4x^4$
$A_6$	5	$x^7$	$a_1x + a_2x^2 + a_3x^3 + a_4x^4 + a_5x^5$
$D_{\pm 4}$	3	$x^2y \pm y^3$	$a_1x + a_2y + a_3y^2$
$D_5$	4	$x^2y + y^4$	$a_1x + a_2y + a_3x^2 + a_4y^2$
$D_{\pm 6}$	5	$x^2y \pm y^5$	$a_1x + a_2y + a_3x^2 + a_4y^2 + a_5y^3$
$E_{\pm 6}$	5	$x^3 \pm y^4$	$a_1x + a_2y + a_3xy + a_4y^2 + a_5xy^2$

La catástrofe  $Cat(\ell, k)$  se reduce al germen  $CG(\ell)$  cuando los parámetros de control físicos  $C_\alpha$  igualan a  $C_\alpha^0$  en  $\mathbb{R}^k$ , o los parámetros de control matemáticos  $a_\alpha = 0$  en  $\mathbb{R}^k$ .

Como parte de nuestro argumento, proponemos que en general los parámetros de control matemáticos  $a_1, \dots, a_k$  están relacionados con los parámetros de control físicos  $c_1, \dots, c_k$ , a través de una transformación suave con jacobiano no singular.<sup>2</sup>

Es importante identificar la presencia de catástrofes, pues éstas ocurren en situaciones reales [10]. Para esto, existen ciertas características que nos indican su presencia, algunas de las cuales se describen a continuación:

#### 1.- Modalidad

Esto quiere decir que el sistema físico tiene que elegir entre dos o más estados físicos distintos posibles. Es decir, para algunos de los valores de los parámetros de control, el potencial que describe al sistema tiene uno o más mínimos locales que pueden ocurrir, como sucede en el diagrama  $P - T$  del agua, que puede

<sup>2</sup> Una matriz es no singular si tiene inversa  $\Rightarrow \det \frac{\partial a_\alpha(c)}{\partial c_\beta} |_{c^0} \neq 0$

estar en estado sólido, líquido o gaseoso en la vecindad de su punto triple

## 2.-Inaccesibilidad

A lo que se refiere esto es que el sistema tiene un estado de equilibrio que es inestable, una *i* – silla de Morse con  $i > 0$ . Tales equilibrios son inestables porque existen perturbaciones infinitesimales que hacen decrecer el valor del potencial. Cuando el potencial tiene más de un mínimo local, debe al menos tener una *i* – silla de Morse con  $i > 0$ , o sea, un punto de equilibrio inestable.

## 3.-Saltos repentinos

Ocurren cuando un cambio pequeño en el valor de los parámetros de control produce un cambio grande en el valor de las variables de estado, mientras el sistema salta de un mínimo local a otro.

## 4.-Divergencia

En general, una pequeña perturbación en los valores iniciales de los parámetros de control producirá un pequeño cambio en las variables de estado iniciales y finales. Sin embargo en la vecindad de un punto crítico degenerado, pequeños cambios en los valores iniciales de los parámetros de control pueden llevar a cambios grandes en los valores finales de las variables de estado.

## 5.-Histéresis

La histéresis ocurre cuando un proceso físico no es estrictamente reversible. Esto quiere decir que cuando se tiene un proceso cíclico, el valor de la función en un punto del dominio depende de la dirección en la que nos acerquemos a dicho punto. Esto nos lleva a pensar que solamente se está observando una curva de nivel de alguna función, que depende de más variables. Esto ocurre por ejemplo

con la relación  $B = B(H)$  para un material ferromagnético donde  $B$  (el campo magnético), no es una función univaluada de  $H$ , con  $H = B - 4\pi M$ , donde  $M$  es la polarización magnética.

#### 6.- Divergencia de la respuesta lineal.

Para observar la respuesta de las variables de estado ( $x^0 \rightarrow x^0 + \delta x^0$ ) a un cambio de los parámetros de control ( $c \rightarrow c^0 + \delta c^0$ ), expandemos en series de Taylor a  $V(x; c)$ , en potencias de  $(x - x^0)$ ,  $(c - c^0)$  y despreciamos todos los términos excepto los lineales de la ecuación  $\nabla V = 0$ . Entonces la respuesta lineal está dada por:

$$\delta x_j^0 = - (V^{-1})^{jk} V_{k\alpha} \delta c_\alpha^0 = \chi_{j\alpha} (x^0, c^0) \delta c_\alpha^0 \quad (1.5)$$

La respuesta lineal de  $\delta x_j^0$  debido a  $\delta c_\alpha^0$  está dada a través del tensor de susceptibilidad  $\chi_{j\alpha}$ , que se expresa en términos de las segundas derivadas del potencial en un estado de equilibrio. Cuando el estado de equilibrio del sistema se acerca a un punto crítico degenerado, es decir  $\det V_{ij} \rightarrow 0$ , algunos elementos de la matriz inversa  $V^{-1}$  se hacen muy grandes. Es por esto que la función de respuesta lineal  $\chi_{j\alpha}$  diverge a medida que el sistema se acerca a un punto crítico degenerado.

El análisis de la respuesta en el tiempo de un sistema gradiente debido a una perturbación en los parámetros de control, nos lleva al siguiente argumento. Las ecuaciones que gobiernan los sistemas dinámicos gradientes son

$$\frac{dx_i}{dt} = - \frac{\partial V}{\partial x_i}$$

Si  $(x^0, c^0)$  es un punto de equilibrio, entonces

$$V(x; c) = cte + \frac{1}{2} \delta x_i \delta x_j V_{ij} + O(3)$$

Por lo tanto, las ecuaciones de movimiento en la vecindad del punto de equilibrio son

$$\frac{dx_i}{dt} = -V_{ij} \delta x_j + O(2)$$

Despreciando los términos de segundo orden y superiores, las ecuaciones dinámicas se reducen a un sistema de ecuaciones lineales. Como ya habíamos aclarado anteriormente, el estado de equilibrio en  $x^0$  es estable si y sólo si todos los eigenvalores de la matriz de estabilidad  $V_{ij}(x^0; c^0)$  son positivos. Los modos normales tienen dependencia en el tiempo de la forma  $\exp(-\lambda_i t)$ , donde  $\lambda_i$  son los eigenvalores de  $V_{ij}$ , así que  $\frac{1}{\lambda_i}$  es el tiempo de relajación característico del  $i$ -ésimo eigenmodo. Mientras el sistema se acerca al conjunto de bifurcación en donde  $\det V_{ij} \rightarrow 0$ , alguno o algunos de los tiempos de relajación divergirá.

## CAPÍTULO 2.

### APLICACIÓN BIOLÓGICA.

Volviendo a nuestro sistema original (1), tomaremos a la masa  $m$  como la variable de estado y a  $n, q, r, s$  como parámetros de control. Esta elección no es única, puesto que podemos acoplar las cuatro alometrías con cualquiera de las cinco variables. Pero siguiendo el camino que se tomó en [1], consideramos que estas últimas tres variables son afectadas más directamente por perturbaciones ambientales. El estado de nuestro sistema se encuentra en una vecindad de la región donde se cumple el sistema de alometrías, y corresponde a estados estacionarios de alguna función  $V(m; c)$ , i.e., el estado  $(m; c)$  pertenece al manifold crítico de  $V(m; c)$  donde  $c = (n, q, r, \dots)$

De acuerdo con el criterio de mérito elegido, un ambiente rápidamente fluctuante seleccionará individuos con máxima capacidad de adaptación. Debido a que la adaptabilidad la medimos en términos de la riqueza topológica del potencial asociado al sistema, supondremos que éste se encuentra en una vecindad de un punto crítico degenerado, pues es en dicha región donde hay más diversidad de puntos críticos accesibles. Es por esto que el potencial  $V$  que describe al sistema puede expresarse después de un cambio suave de coordenadas, como  $V = Cat(\ell, k) + \sum_{j=\ell+1}^n \lambda_j(c) (y_j(x))^2$ . La parte morsiana la despreciaremos, debido a que corresponde a la forma canónica para las variables de estado cuyo eigenvalor asociado es distinto de cero.

Del manifold crítico de  $Cat(\ell, k)$  obtendremos curvas características en el espacio de los parámetros de control, que representan curvas de puntos críti-

cos degenerados. Estas curvas características serán nuestra conexión con las alometrías biológicas.

Una vez construida nuestra catástrofe biológica, podremos calcular cantidades específicas como la susceptibilidad ante perturbaciones, tiempo de respuesta e histéresis.

## 2.1 El caso con dos alometrías simultáneas [1]

Consideremos como ejemplo ilustrativo únicamente las dos primeras alometrías de (1),  $n = Am^{\alpha_1}$  y  $q = Bm^{\alpha_2}$ . De nuestra tabla de catástrofes elementales observamos que es posible elegir cualquiera de las catástrofes  $A_{\pm 3}$  como el potencial que describe el sistema. Es decir, debido a que suponemos que el sistema se encuentra en una vecindad de un punto crítico degenerado, el potencial  $V$  que describe al sistema puede escribirse después de un cambio suave de coordenadas como  $V \doteq A_{\pm 3} = \pm \frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}ax^2 + bx$ . Considerando  $V \doteq A_3$ , encontramos entonces que los puntos críticos simples están determinados por la ecuación:

$$\frac{\partial A_3}{\partial x} = x^3 + ax + b = 0 ; \quad (1.6)$$

los puntos críticos de multiplicidad dos están cumplen  $\frac{\partial A_3}{\partial x} = \frac{\partial^2 A_3}{\partial x^2} = 0$ , y los de multiplicidad tres satisfacen  $\frac{\partial A_3}{\partial x} = \frac{\partial^2 A_3}{\partial x^2} = \frac{\partial^3 A_3}{\partial x^3} = 0$ . O sea,

$$\frac{\partial^2 A_3}{\partial x^2} = 3x^2 + a = 0 \quad (1.7)$$

$$\frac{\partial^3 A_3}{\partial x^3} = 6x = 0 \quad (1.8)$$

De las ecuaciones (1.8), (1.7) y (1.6), vemos que el punto crítico de multipli-

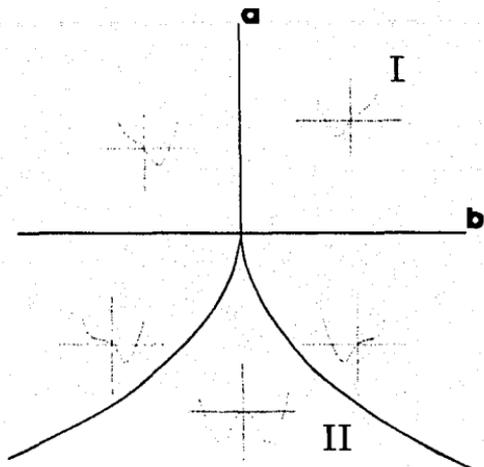


Figure 2: Las curvas características en el espacio de los parámetros de control dividen al espacio en dos regiones abiertas, I y II; cada una de ellas corresponde a funciones cualitativamente distintas.

La curva característica de multiplicidad tres corresponde al origen  $x = a = b = 0$ . Los puntos críticos de multiplicidad dos corresponden a curvas características en el espacio de los parámetros de control. Dichas curvas corresponden a las soluciones de las ecuaciones (1.7) y (1.6).

$$(1.7) \implies a = -3x^2 \stackrel{(1.6)}{\implies} b = 2x^3 \quad (1.9)$$

$$\implies \left(\frac{a}{3}\right)^3 + \left(\frac{b}{2}\right)^2 = 0 \implies a < 0 \quad (1.10)$$

En la figura 2 se grafican las curvas características (1.10) en el espacio de los parámetros de control.

Para conocer las propiedades cualitativas de funciones en cada una de las

regiones abiertas, es suficiente evaluar la ecuación (1.6) en puntos convenientes. Escogemos un punto sencillo  $(a, b) = (1, 0)$ . Entonces (1.6) tiene una sola solución real en  $x = 0$ , que corresponde a un mínimo. Esto implica que todas las funciones parametrizadas por los parámetros de control en la región I tienen un solo mínimo. Las propiedades cualitativas de funciones en la región II se determinan similarmente. Para esto tomamos un punto conveniente  $(a, b) = (-1, 0)$ . En este punto la ecuación (1.6) tiene tres soluciones reales, un máximo local en  $x = 0$  y dos mínimos locales en  $x = 1$  y  $x = -1$ . Esto implica que todas las funciones parametrizadas por parámetros de control en la región II deben tener dos mínimos y un máximo local. Para encontrar las propiedades cualitativas de las funciones cuyos parámetros de control se encuentran sobre las curvas características, observamos primeramente que  $a$  y  $b$  son negativos en el punto 2, lo que implica (de (1.9)), que el punto crítico de multiplicidad dos es también negativo. Escribiendo (1.6) en la forma  $\frac{\partial A_1}{\partial x} = (x + \eta)^2 (x + \theta) = x^3 + x^2(2\eta + \theta) + x(\eta^2 + 2\eta\theta) + \eta\theta$ , y observando que la suma de las tres raíces es cero (debido a que el coeficiente del término cuadrático es cero), concluimos que la tercera raíz debe ser positiva. Por lo tanto, a lo largo de la curva característica en la izquierda, el mínimo y el máximo local se degeneran. Procediendo de la misma manera para funciones cuyos parámetros se encuentran sobre la curva característica de la derecha logramos determinar las propiedades cualitativas de las funciones pertenecientes a las regiones I y II (fig 2).

*Construcción de la catástrofe biológica para un sistema de dos alometrias.*

Antes de construir explícitamente una catástrofe biológica para nuestro sistema mamífero, es conveniente entender primero lo que significa que dos funciones sean cualitativamente similares.

Dos procesos físicos  $V, V'$  tienen en general formas funcionales distintas en un mismo sistema coordinado:  $f(x) \neq f'(x)$ . Pero los dos procesos son cualitativamente similares si podemos encontrar un cambio suave de coordenadas con jacobiano no singular, tal que la forma funcional para  $V'$ , expresada en términos de las nuevas coordenadas es igual a la forma funcional  $V$  en el sistema coordinado original,

$$f'(x') = f(x) \text{ es decir } f'[x'(x)] = f(x) \text{ y } f'(x') = f[x(x')]$$

Si  $f$  y  $f'$  son cualitativamente similares entonces todas las propiedades cualitativas de uno son las mismas que las del otro.

Debido a esto, la construcción del potencial en términos de las variables biológicas se realizará mediante un cambio suave de coordenadas entre las variables matemáticas  $(x; a, b)$  y las biológicas  $(m; n, q)$ , mediante las siguientes transformaciones sencillas  $x = \beta(m - m_0)$ ,  $a = w_1(w_2n^{\zeta_1} - w_3)^{\zeta_2}$  y  $b = w_4(w_5q^{\zeta_3} - w_6)^{\zeta_4}$ , con  $\beta$ ,  $m_0$ ,  $w_i$ ,  $\zeta_i$  constantes. Por las razones que ya habíamos explicado anteriormente, suponemos que el sistema se encuentra en una vecindad de las curvas características, generándose así las siguientes relaciones,

$$a = -3\beta^2 \left( \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} - m_0 \right)^2, b = 2\beta^3 \left( \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}} - m_0 \right)^3 \quad (1.11)$$

$$V(m; n, q) = \frac{\beta^4}{4} M^4 - \frac{3\beta^4}{2} \left( \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} - m_0 \right)^2 M^2 + 2\beta^4 \left( \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}} - m_0 \right)^3 M \quad (1.12)$$

donde  $M = (m - m_0)$ , y  $A, B$ , son las constantes en (1).

a) Región de estabilidad biológica.

Primeramente mostraremos que las curvas características para  $V(m; n, q)$  corresponden a las alometrías  $m = \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} = \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}}$ . Para esto encontraremos las soluciones a la ecuación  $\frac{\partial V}{\partial m} = 0 = M^3 - 3 \left( \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} - m_0 \right)^2 M + 2 \left( \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}} - m_0 \right)^3$ , en la región donde tengamos puntos críticos de multiplicidad dos. En dicha región encontramos raíces dobles, es decir, el discriminante  $\Delta$  de la ecuación cúbica es igual a cero. Por lo tanto  $\Delta = \left( \frac{-3 \left( \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} - m_0 \right)^2}{3} \right)^3 + \left( \frac{2 \left( \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}} - m_0 \right)^3}{2} \right)^2 = 0$ ,  $\Rightarrow \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} = \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}}$ . En esta región las soluciones a la ecuación cúbica  $\frac{\partial V}{\partial m} = 0$  son,  $m_1 = -2 \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} + 3m_0$ ,  $m_2 = \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ . Por lo que hemos mostrado que las curvas características (1.10) en términos de las variables biológicas corresponden a las alometrías  $m = \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} = \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}}$ . Esto era de esperarse, puesto que la construcción de la catástrofe en términos de las variables biológicas se hizo con la restricción de que esto se cumpliera.

Ahora veamos el papel que juega  $m_0$  en el sistema. Si  $m_0 < \frac{2}{3} \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ ,  $m_1 < 0$  y el sistema no puede ocupar este estado correspondiente a un mínimo. Si  $\frac{2}{3} \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} < m_0 < \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ , entonces  $m_1 > 0$ ,  $(m_1 - m_0) < 0$ ,  $(m_2 - m_0) > 0$ , y si  $m_0 > \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ , entonces  $m_1 > 0$ ,  $(m_1 - m_0) > 0$ ,  $(m_2 - m_0) < 0$ . Debido a que

no tenemos información independiente sobre el valor de  $m_0$ , tomaremos  $m_0 = 0$ , y puesto que  $\beta$  no influye en los valores de los puntos críticos, tomaremos  $\beta = 1$ . Con estos valores para  $m_0$  y  $\beta$ , las ecuaciones (1.11) y (1.12) toman la siguiente forma:

$$a = -3 \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{2}{\alpha_1}}, b = 2 \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{3}{\alpha_2}} \quad (1.13)$$

$$\Rightarrow V(m; n, q) = \frac{1}{4} m^4 - \frac{3}{2} \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{2}{\alpha_1}} m^2 + 2 \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{3}{\alpha_2}} m \quad (1.14)$$

A continuación analizaremos los posibles estados que puede ocupar el ecosistema en las vecindades de las dos curvas características en el espacio de los parámetros de control. El ecosistema no puede encontrarse en una vecindad en el espacio de los parámetros de control de la curva característica del lado izquierdo en la figura 2, debido a que  $b(q) > 0$  para todo valor de  $q$ , además de que en esta región el punto crítico degenerado corresponde a  $m_c < 0$ . Por lo tanto el ecosistema se encuentra en una vecindad en el espacio de los parámetros de control de la curva característica del lado derecho en la figura 2. Esta curva característica en el espacio de los parámetros de control biológicos (fig. 3), toma la forma  $nq = q_{tot}$ , en donde  $q_{tot}$  es una constante.

Entonces, tomamos como restricción biológica la siguiente desigualdad  $nq \leq q_{tot}$ . En esta región el sistema ocupa un mínimo, el cual se degenera con el máximo local a su izquierda sobre la curva característica.

Si en lugar de  $A_3$  hubiéramos escogido la catástrofe  $A_{-3} = -\frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}x^2 + bx$ , obtendríamos resultados similares a los anteriores, con la diferencia de que en

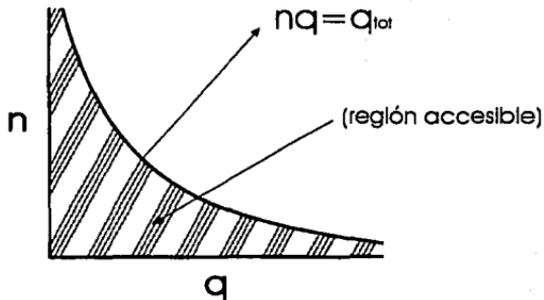


Figure 3: Curva característica en el espacio de los parámetros de control biológicos,  $nq = q_{tot}$ .

la región I de la figura 2, tendríamos máximos en lugar de mínimos y en la región II tendríamos dos máximos y un mínimo. Como sabemos los máximos son inestables por lo que descartaremos esta posibilidad.

#### b) Susceptibilidad a las perturbaciones.

Si nos interesa estudiar la sensibilidad del sistema debido a cambios en los parámetros de control, necesitamos hacer uso de la ecuación (1.5),  $\delta m = \chi_{mn} \delta n + \chi_{mq} \delta q$ , donde  $\chi_{xy} = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right]^{-1} \frac{\partial^2 F}{\partial y \partial x}$  son las componentes del tensor de susceptibilidad. Al calcular  $\chi_{mn}$  y  $\chi_{mq}$  observamos que  $\frac{\partial^2 V}{\partial n \partial m} = \frac{-6}{\alpha_1 A} \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{2-n-1}{\alpha_1}} (m)$ ,  $\frac{\partial^2 V}{\partial q \partial m} = \frac{6}{B \alpha_2} \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{3-n-2}{\alpha_2}}$  son distintos de cero para toda  $n, q \neq 0$ . Sin embargo,  $\frac{\partial^2 V}{\partial m^2} = 3(m)^2 - 3 \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{2}{\alpha_1}} \rightarrow 0$  cuando nos acercamos a las curvas características,  $m = \left( \frac{n}{A} \right)^{\frac{1}{\alpha_1}} = \left( \frac{q}{B} \right)^{\frac{1}{\alpha_2}}$ , ( $nq = q_{tot}$  en el espacio de los parámetros de control), por lo que el sistema se vuelve extremadamente sensible en esta región.

c) Tiempo de relajación.

Suponiendo que  $F$  es el potencial en un sistema dinámico,  $\frac{dm}{dt} = -\frac{\partial F}{\partial m}$ , y expandiendo  $F$  en la vecindad del mínimo ocupado por el sistema, tenemos el tiempo de relajación  $\tau = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial m^2} \right]^{-1}$ , y éste, de acuerdo con el inciso (b), diverge cuando cada una de las alometrías es satisfecha.

## 2.2 El caso con tres alometrías simultáneas.

Esta sección contiene la parte medular de la contribución de esta tesis. Si añadimos la alometría  $r = Cm^{a_3}$  a nuestro sistema anterior,  $n = Am^{a_1}$ ,  $q = Bm^{a_2}$ , de nuestra tabla de catástrofes elementales observamos que la única que depende de cuatro propiedades es  $A_4$ . En este caso no hay una  $A_{-4}$ , puesto que esta es cualitativamente equivalente a  $A_4 = F(x; a, b, c) = \frac{1}{5}x^5 + \frac{1}{3}ax^3 + \frac{1}{2}bx^2 + cx$ , cuyos puntos críticos cumplen con la ecuación:

$$\frac{\partial F}{\partial x} = x^4 + ax^2 + bx + c = 0 \quad (2.1)$$

Los puntos críticos de segundo orden cumplen con la ecuación anterior y la siguiente condición:

$$\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} = 4x^3 + 2ax + b = 0 \quad (2.2)$$

similarmente, los puntos críticos de tercer orden cumplen con las ecuaciones (2.1), (2.2) y la siguiente ecuación:

$$\frac{\partial^3 F}{\partial x^3} = 12x^2 + 2a = 0. \quad (2.3)$$

Los puntos críticos de cuarto orden son solución a las ecuaciones (2.1), (2.2), (2.3) y la siguiente ecuación:

$$\frac{\partial^4 F}{\partial x^4} = 24x = 0 \quad (2.4)$$

De esta última ecuación vemos que el punto crítico de cuarto orden es en  $x = 0$ ; sustituyendo este valor en la ecuación (2.3), obtenemos que  $a = 0$ . Si sustituimos estos últimos dos valores en (2.2),  $b = 0$ , y de (2.1), tenemos que  $c = 0$ . Por lo tanto el punto crítico de cuarto orden es el origen  $x = a = b = c = 0$

Ahora los puntos críticos de tercer orden serán los puntos que cumplan con (2.3), (2.2) y (2.1). De (2.3),  $a = -6x^2$ ; usando esta expresión en (2.2), tenemos que  $b = 8x^3$ , e introduciendo estas dos en (2.1),  $c = -3x^2$ .

Entonces, los puntos críticos de tercer orden cumplen con las ecuaciones:

$$\begin{aligned} a &= -6x^2 \\ b &= 8x^3 \\ c &= -3x^4 \end{aligned} \quad (2.5)$$

Ahora los puntos críticos de segundo orden cumplirán con (2.2) y (2.1). De (2.2) tenemos que  $b = -4x^3 - 2ax$ , sustituyendo este último en (2.1),

$$\begin{aligned}
 b &= -4x^3 - 2ax \\
 c &= 3x^4 + ax^2
 \end{aligned}
 \tag{2.6}$$

Para graficar dicha superficie en el espacio de los parámetros de control haremos tres cortes con los planos  $a = -1$ ,  $a = 0$ ,  $a = 1$ :

Para  $a = 0$  tenemos que  $b = -4x^3$  y  $c = 3x^4$

$$\Rightarrow \sqrt[3]{\frac{-b}{4}} = \sqrt{\frac{c}{3}} \Rightarrow c = 3 \left(\frac{-b}{4}\right)^{\frac{4}{3}}$$

Para  $a = 1$ , de (2.2) tenemos que  $b = x(-4x^2 - 2)$

y de (2.1),  $c = x^2(3x^2 + 1)$ .

Por lo tanto,  $b = c = 0$  en  $x = 0$  y  $c > 0$  para toda  $x$ .

Para  $a = -1$ , de (2.2) tenemos que  $b = x(-4x^2 + 2)$

y de (2.1),  $c = x^2(3x^2 - 1)$ .

En este caso vemos que

$$c = 0 \text{ para } x = 0, \sqrt{\frac{1}{3}}, -\sqrt{\frac{1}{3}}$$

$$b = 0 \text{ para } x = 0, \sqrt{\frac{1}{3}}, -\sqrt{\frac{1}{3}}$$

Además,  $c < 0$  para  $x \in \left(-\sqrt{\frac{1}{3}}, \sqrt{\frac{1}{3}}\right)$ , es decir para  $b \in \left(-\frac{2}{3}\sqrt{\frac{1}{3}}, \frac{2}{3}\sqrt{\frac{1}{3}}\right)$

Cabe enfatizar que la gráfica  $b - c$  es simétrica con respecto al eje  $c$  para toda  $b$ , debido a que  $-b(x) = b(-x)$  y  $c(x) = c(-x)$ .

En la figura 4 se grafican las curvas en el espacio  $b - c$  para los tres casos ( $a = 0, a = 1, a = -1$ ).

Para estudiar la superficie generada al variar el parámetro  $a$ , hacemos la siguiente observación. Si escalamos  $x$  por un factor  $\lambda$  y  $a$  por un factor  $\lambda^2$ ,

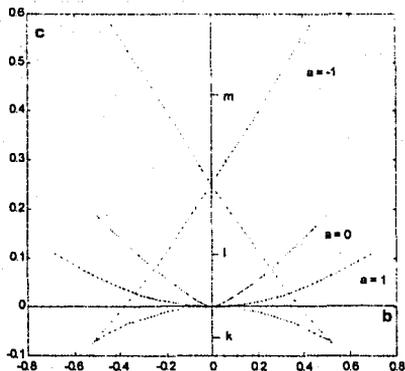


Figure 4: Curvas de nivel de la separatriz de  $A_4 = \frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}ax^2 + bx$ , con  $a = 1, a = 0$  y  $a = -1$ .

entonces  $b$  se comporta como  $\lambda^3$  y  $c$  como  $\lambda^4$ :

$$\text{Si } x \rightarrow \lambda x \text{ y } a \rightarrow \lambda^2 a, \quad \text{entonces } b \rightarrow \lambda^3 b \text{ y } c \rightarrow \lambda^4 c \quad (2.7)$$

Por eso es que determinamos anteriormente las secciones  $b - c$  en los tres planos  $a = 0, a = 1, a = -1$ . Luego podemos escalar estas secciones usando (2.7) para obtener toda la superficie (figura 5).

Las curvas P-C y P-B corresponden a puntos críticos de tercer orden (cf. ecuación (2.5)). Esta superficie divide  $\mathbb{R}^3$  en tres regiones abiertas. Las propiedades cualitativas de funciones parametrizadas por puntos en alguna de estas regiones son iguales. Estas propiedades cambian cuando pasamos a través de esta superfi-

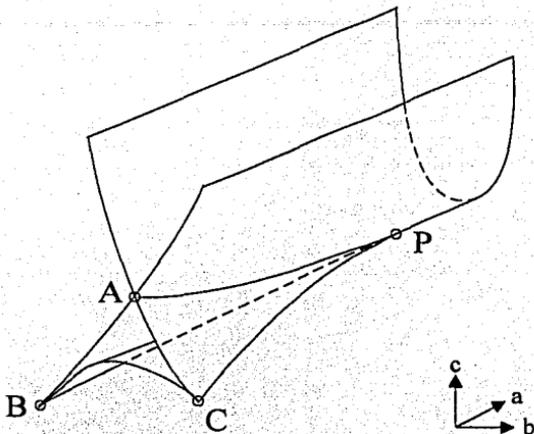


Figure 5: Las tres curvas de nivel mostradas en la figura 4 son acopladas mediante la relación 2.7, dándonos como resultado la separatriz en  $\mathbb{R}^3$ .

cie. Para determinar las propiedades cualitativas de cada región, es conveniente enfocar nuestra atención sobre ciertos puntos relevantes. Tales puntos se muestran en la figura 4 como k,l,m. La ecuación  $(x^2)^2 + ax^2 + c = 0$ , que es la ecuación (2.1) con  $b = 0$ , tiene como soluciones

$$x = \pm \left[ -\frac{a}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{a}{2}\right)^2 - c} \right]^{\frac{1}{2}}$$

Para  $a > 0$ , no hay soluciones reales con  $c > 0$ , y hay dos soluciones reales con  $c < 0$ . Evaluando estas dos soluciones en  $\frac{\partial^2 F}{\partial x^2}$ , obtenemos que  $F$  tiene un mínimo a la derecha del cero y un máximo a la izquierda.

Cuando  $a < 0$ , no hay soluciones reales con  $c > \left(\frac{a}{2}\right)^2$ , y hay dos soluciones para  $c < 0$ ,  $(x = \pm \left[ \frac{|a|}{2} + \sqrt{\left(\frac{a}{2}\right)^2 - c} \right]^{\frac{1}{2}})$ . Evaluando estas dos soluciones en la segunda derivada, obtenemos que  $F$  tiene un mínimo a la derecha del cero y

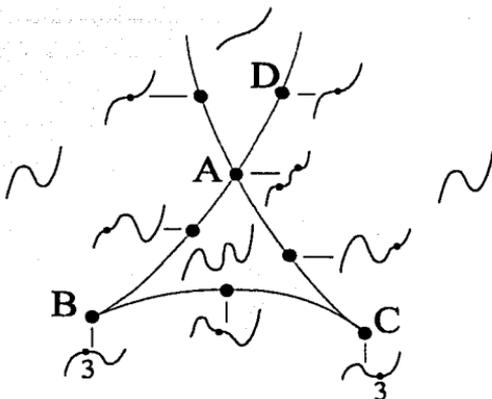


Figure 6: Cada punto de la separatriz mostrada en la figura 5 representa una función que no es de Morse. En las tres regiones abiertas tenemos funciones de Morse. Aquí se muestran algunas funciones no Morsianas y otras Morsianas.

un máximo a la izquierda. Para  $a < 0$  y  $0 < c < (a/2)^2$ , hay cuatro soluciones reales ( $x = \pm \left[ \frac{|a|}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{a}{2}\right)^2 - c} \right]^{\frac{1}{2}}$ ). La solución  $x_1 = + \left[ \frac{|a|}{2} + \sqrt{\left(\frac{a}{2}\right)^2 - c} \right]^{\frac{1}{2}}$  es mayor que las otras tres soluciones. Evaluando esta solución en  $\frac{\partial^2 F}{\partial x^2}$ , descubrimos que corresponde a un mínimo. Como no hay puntos críticos degenerados en esta región, el siguiente punto crítico hacia la izquierda corresponde a un máximo, el siguiente a un mínimo y el último a un máximo. En base a esto es posible predecir el comportamiento del potencial en las regiones donde hay puntos críticos de multiplicidad dos y tres.

En la figura 6 se bosqueja el comportamiento del potencial en cada una de las regiones para  $a < 0$ .

Todas las funciones pertenecientes a una misma región poseen las mismas

propiedades cualitativas.

*Construcción de la catástrofe biológica para el sistema de tres alometrías.*

Volviendo ahora a las alometrías biológicas, tomamos nuestras curvas características (2.5) e identificamos a la masa  $m$  como variable de estado y a  $n, q, r$  como parámetros de control, o sea,  $x(m)$  y  $a = a(n, q, r)$ ,  $b = b(n, q, r)$ ,  $c = c(n, q, r)$ . Utilizaremos cambios de coordenadas similares a los usados para el caso de dos alometrías,  $x = (m)$ ,  $a = w_1 n^{\zeta_1}$ ,  $b = w_2 q^{\zeta_2}$ , y  $c = w_3 r^{\zeta_3}$ , con  $w_i$ ,  $\zeta_i$  constantes distintas de las del caso con dos alometrías.

$$a = -6 \left(\frac{n}{A}\right)^{\frac{2}{\alpha_1}}, \quad b = 8 \left(\frac{q}{B}\right)^{\frac{3}{\alpha_2}}, \quad c = -3 \left(\frac{r}{C}\right)^{\frac{4}{\alpha_3}} \quad (2.8)$$

$$\Rightarrow F(m; n, q, r) = \frac{1}{5} m^5 - 2 \left(\frac{n}{A}\right)^{\frac{2}{\alpha_1}} m^3 + 4 \left(\frac{q}{B}\right)^{\frac{3}{\alpha_2}} m^2 - 3 \left(\frac{r}{C}\right)^{\frac{4}{\alpha_3}} \quad (2.9)$$

Queda claro que las posibles catástrofes biológicas para este mismo sistema son una infinidad. Aunque si tomáramos transformaciones de la forma  $x = \gamma(m - m_0)$ , nos topáramos con el problema de interpretar el valor de  $m_0$ , del cual no tenemos información alguna.

Ahora exploraremos la región de estabilidad biológica, la susceptibilidad del sistema, tiempo de relajación e histéresis.

(a) Región de estabilidad biológica.

Debido a que  $m, n, q, r$  son cantidades positivas, los parámetros matemáticos  $a, c < 0$  y  $b > 0$ ; si además tomamos como condición biológica  $nq \leq q_{tot}$ , esto nos lleva a suponer que el sistema se encuentra en la región I en el espacio de los parámetros de control matemáticos de la figura 7, puesto que en la región

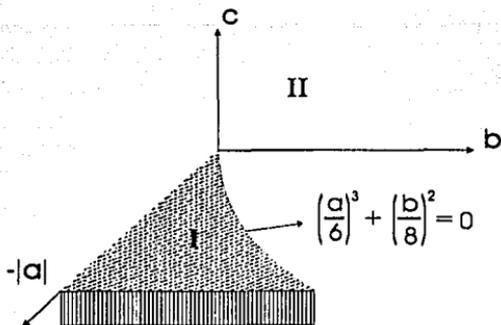


Figure 7: Región biológicamente accesible en el espacio de los parámetros de control para un sistema de tres alometrías. En la región I  $nq \leq q_{tot}$ , en la región II  $nq \geq q_{tot}$ .

II,  $nq > q_{tot}$ . En esta región el potencial  $F(m; n, q, r)$  muestra gran variedad de funciones cualitativamente distintas (fig 6).

Si suponemos que  $\frac{dF}{dm}$  tiene tres raíces en  $m = \lambda$  y una cuarta  $m = \alpha$ , entonces  $F(m; n, q, r) = \frac{1}{5}m^5 - 2\left(\frac{n}{\lambda}\right)^{\frac{2}{\alpha_1}} m^3 + 4\left(\frac{q}{B}\right)^{\frac{3}{\alpha_2}} m^2 - 3\left(\frac{r}{C}\right)^{\frac{4}{\alpha_3}} m = \frac{1}{5}(m - \lambda)^4 (m - \alpha) + cte$ .

En la vecindad de  $m = \lambda$  la función se comporta como  $F = F|_{\lambda} + \frac{\partial F}{\partial m}|_{\lambda}(m - \lambda) + \frac{\partial^2 F}{\partial m^2}|_{\lambda} \frac{(m - \lambda)^2}{2} + \frac{\partial^3 F}{\partial m^3}|_{\lambda} \frac{(m - \lambda)^3}{3!} + \dots = cte + \frac{1}{5}(m - \lambda)^4 + \frac{1}{25}(m - \lambda)^5$

Entonces tenemos  $F \approx \frac{1}{5}(m - \lambda)^4$ , que es el germen de la catástrofe  $A_3$ , y al perturbarlo éste se desdobra obteniéndose la catástrofe cúspide, reproduciéndose de esta manera localmente los resultados del potencial  $V(m; n, q)$  del sistema anterior con dos alometrías.

(b) Susceptibilidad ante perturbaciones. Exploramos la variación de la masa  $\delta m = \chi_{mn} \delta n + \chi_{mq} \delta q + \chi_{mr} \delta r$  asociada con cambios en los parámetros  $\delta n, \delta q, \delta r$ ,

donde  $\chi_{xy} = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right]^{-1} \frac{\partial^2 F}{\partial y \partial x}$  son las componentes del tensor de susceptibilidad. De acuerdo con nuestro argumento, el sistema se mantiene cerca de una de las curvas características de la catástrofe  $F$ .

Tenemos entonces que  $\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} = 4m^3 - 12 \left( \frac{A}{\lambda} \right)^{\frac{2}{3}} m + 8 \left( \frac{A}{B} \right)^{\frac{3}{2}}$ , que por construcción tenderá a cero cuando el sistema se acerque a alguna de las curvas características, constituidas por puntos críticos degenerados de segundo orden, es decir puntos para los cuales  $\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} = 0$ .

Escribamos  $m^* = \left( \frac{A}{\lambda} \right)^{\frac{1}{3}} + t\psi = \left( \frac{A}{B} \right)^{\frac{1}{2}} + t\varphi = \left( \frac{r}{C} \right)^{\frac{1}{3}} + t\omega$  donde  $\psi, \varphi, \omega \in \Re$  y  $t$  cercano a cero. Ahora evaluemos  $m^*$  en la segunda derivada,

$$\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} |_{m^*} = \left( \frac{A}{\lambda} \right)^{\frac{2}{3}} [24(t\psi - t\varphi)] + \left( \frac{A}{\lambda} \right)^{\frac{1}{3}} [12(t\psi)^2 + 24(t\psi - t\varphi)^2] + (t\psi)^3 + (t\psi - t\varphi)^3$$

De aquí que, si  $\psi = \varphi$ ,  $\exists \rho > 0$  tal que si  $|t| < \rho$ ,  $\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} > 0$

Si  $t\psi > t\varphi$ ,  $\exists \rho^* > 0$  tal que si  $|t| < \rho^*$ ,  $\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} > 0$

Y si  $t\psi < t\varphi$ ,  $\exists \rho^{**} > 0$  tal que si  $|t| < \rho^{**}$ ,  $\frac{\partial^2 F}{\partial m^2} < 0$  lo que implica que las componentes del tensor susceptibilidad divergen hacia  $+\infty$  o  $-\infty$  dependiendo de cómo nos acerquemos a las curvas características.

(c) Tiempo de respuesta ante perturbaciones. Escribiendo  $\frac{dm}{dt} = -\frac{\partial F}{\partial m}$  y expandiendo  $F$  en la vecindad del mínimo ocupado por el sistema, tenemos el tiempo de relajación  $\tau = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial m^2} \right]^{-1}$ , y éste, por las mismas razones que en el inciso (a), diverge cuando se satisface cada una de las alometrías. Esto lo interpretamos diciendo que el sistema se recuperará cada vez más lentamente de una perturbación, a medida que el sistema se encuentre más cerca del régimen donde se satisfacen las alometrías. El mismo resultado se obtiene considerando

una ecuación de tipo newtoniana,  $\frac{d^2 m}{dt^2} = -\frac{\partial F}{\partial m}$ . En este caso el sistema oscila alrededor de su estado inicial con frecuencia  $\omega = \left[ \frac{\partial^2 F}{\partial m^2} \right]^{\frac{1}{2}}$ , y aparece un modo cero cuando nos acercamos a las curvas características.

(d) Histéresis. Siempre esperaremos un efecto de histéresis cuando un camino cerrado en el espacio de los parámetros de control atraviese el conjunto de bifurcación.

Como ya habíamos visto anteriormente, en una vecindad de las curvas características,  $F(m; n, q, r)$  se convierte en el germen de la función que se encuentra por debajo de  $F(m; n, q, r)$  en la jerarquía de catástrofes. Es decir, cerca de tales curvas características  $F(m; n, q, r) = G(y) = \Lambda y^4$ , con  $\Lambda$  una constante,  $y = m - \lambda$ ,  $\lambda = \left(\frac{n}{\lambda}\right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ ,  $\left(\frac{q}{\beta}\right)^{\frac{1}{\alpha_2}}$  ó  $\left(\frac{r}{\gamma}\right)^{\frac{1}{\alpha_3}}$ . Al alejarnos de estas curvas, el germen  $G(y)$  se desdobra como la catástrofe cúspide,  $G(y; a_1, b_1) = \frac{1}{4}y^4 + \frac{1}{2}a_1y^2 + b_1y$ , donde hemos ignorado el factor topológicamente irrelevante  $\Lambda$ . El conjunto crítico de  $G(y; a_1, b_1)$  es  $\frac{\partial G}{\partial y} = y^3 + a_1y + b_1 = 0$ , con discriminante  $\Delta = \left[\left(\frac{a_1}{3}\right)^3 + \left(\frac{b_1}{2}\right)^2\right]$ . Para  $\Delta = 0$ , es decir  $\left(\frac{a_1}{3}\right)^3 + \left(\frac{b_1}{2}\right)^2 = 0$ , hay dos soluciones reales distintas,  $y_1, y_2$ , donde  $y_2$  corresponde a un punto de inflexión de  $F(m; n, q, r)$ . Tomando  $y = m - \left(\frac{n}{\lambda}\right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$ , es posible obtener un salto en la masa de  $m_2 = y_2 + \left(\frac{n}{\lambda}\right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$  a  $m_1 = y_1 + \left(\frac{n}{\lambda}\right)^{\frac{1}{\alpha_1}}$  cuando un camino en el espacio de los parámetros de control atraviesa la curva de bifurcación, y esto nos lleva a un efecto de histéresis (figura 8). Para ver esto, tomemos un camino como el mostrado en la figura 8-B. En la región 1 hay un máximo y un mínimo; este último es el que ocupa el sistema. Al pasar a la región 2, aparecen dos puntos críticos (un mínimo y un máximo) entre el máximo y el mínimo de la región

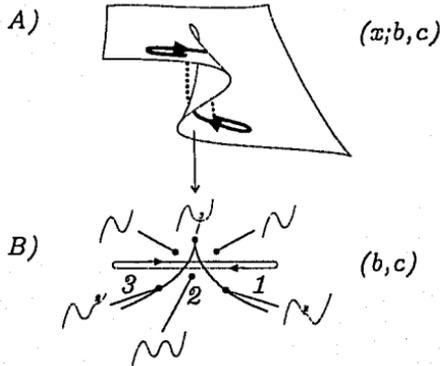


Figure 8: A) Efecto de histéresis en el espacio  $(x; b, c)$ , debido a B), un camino cerrado que cruza la separatriz para  $a < 0$  en el espacio de los parámetros de control matemáticos  $(b, c)$ .

1, aunque el sistema sigue ocupando el mismo mínimo. Al seguir el camino hacia la región 3, el mínimo que ocupa el sistema se degenera con el máximo a su izquierda, formando un punto de inflexión, el cual desaparece al entrar a la región 3, forzando al sistema a ocupar el otro mínimo local a su izquierda, que es el salto en la masa al que nos referíamos. En el camino de regreso el salto en la masa es al pasar de la región 2 a la región 1.

En la figura 8-B se tomó  $a = ct\varepsilon$  para poder graficar  $(x; b, c)$  (fig. 8-A), pero es claro que un camino cerrado que atraviese la separatriz en el espacio de los parámetros de control producirá un efecto de histéresis similar al mostrado en la figura 8.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONCLUSIONES

De las alometrías empíricas del ecosistema con mamíferos herbívoros construimos mediante un requerimiento de máxima adaptabilidad una función canónica, que nos permite hacer predicciones del comportamiento del sistema cuando los parámetros de control varían debido a perturbaciones. Bifurcaciones matemáticas en el espacio de los parámetros de control implican cambios discontinuos en las variables de estado, que corresponden a transiciones de fase en el contexto biológico. En el ecosistema escogido (los herbívoros), estas transiciones de fase implican cambios discontinuos en la masa promedio individual en el ecosistema. El sector herbívoro del ecosistema puede involucrar a una o varias especies debido a que las alometrías biológicas (ecuación 1) se satisfacen en ambos casos [3]. A diferencia de la regla de autoaclareo, donde la variable de estado es la masa promedio de plantas en un ecosistema, la variable de estado para el ecosistema de los herbívoros es la masa promedio individual adulta.

Las alometrías las relacionamos con el principio de Darwin por medio de un requerimiento de máxima adaptabilidad [1], permitiéndonos describir al ecosistema en un estado estacionario a partir de un conjunto pequeño de variables, a pesar de sus fluctuaciones microscópicas.

Es importante notar que los resultados obtenidos para el sistema de dos alometrías son reproducidos localmente por el potencial construido a partir de la catástrofe  $A_4$ . A su vez los resultados obtenidos del potencial que describe al sistema con tres alometrías serán reproducidos en una localidad del potencial construido para un sistema de cuatro alometrías, y así consecutivamente, debido

a que las catástrofes están relacionadas de una manera jerárquica [10, cap.7].

En general la elección de la catástrofe que describe a un sistema en particular no es única, debido a que no hay una relación unívoca entre las catástrofes y el número de variables involucradas. Como ejemplo, para un sistema de cuatro alometrfas en principio es posible escoger a las catástrofes  $A_{\pm 5}$  y  $D_{\pm 4}$ , debido a que las cuatro catástrofes involucran cinco variables. Es por esto que la elección hasta este momento sólo se puede tomar mediante prueba y error, apoyada en la comparación con datos experimentales. De la tabla de catástrofes elementales observamos que tenemos a lo más dos variables de estado y cinco parámetros de control. En el caso de un conjunto de alometrfas que involucre más de siete cantidades biológicas, existen otras formas canónicas, estudiadas por Arnold (1985; Callahan, 1977), cuyas predicciones son similares. Un problema para aplicar este método de trabajo es la dificultad y el costo de hacer experimentos ecológicos.

El argumento que le sirve de base a este modelo no es únicamente aplicable a ecosistemas, sino que también podría ser aplicable a otros sistemas donde existan leyes de potencia y un concepto similar al de máxima adaptabilidad ante perturbaciones.

## REFERENCIAS

- [1] J-L Torres, Biological power laws and Darwin's principle, *Journal of Theoretical Biology* 209 (2001) pp. 223-232
- [2] Brown, J.H. *Macroecology*. Chicago: Univ. of Chicago Press (1995).
- [3] J. Damuth, Population density and body size in animals, *Nature* 290 (1981) pp. 699-700
- [4] Schimdt-Nielsen, K., *Scaling: Why is animal size so important?* (Cambridge Univ. Press, 1984).
- [5] Mc Mahon, T.A. & Bonner, J.T., *On size and life (Scientific American Library, New York, 1983).*
- [6] J.H. Brown, *Macroecology* (Univ. Chicago Press 1995).
- [7] West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122-126 (1997).
- [8] R. Thom, *Structural Stability and Morphogenesis* (Benjamin, Reading 1975).
- [9] Reichl, L.E. *A Modern Course in Statistical Physics*. Austin: University of Texas Press (1980).
- [10] R. Gilmore, *Catastrophe Theory for Scientists and Engineers* (Wiley, New York 1981).
- [11] J. Milnor, *Morse Theory* (Princeton University Press, New Jersey 1973).
- [12] Tim Poston, Ian Stewart, *Catastrophe theory and its applications*. Pitman Publishing Limited (1978).