



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPERSIÓN DE PLANTAS: UN MODELO
MATEMÁTICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
M A T E M Á T I C O
P R E S E N T A:
CARMEN ALICIA MARTÍNEZ TRIGO

DIRECTOR DE TESIS:
MANUEL JESÚS FALCONI MAGAÑA



2000



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

RECEIVED
BIBLIOTECA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR
MAY 14 1980



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Dispersión de plantas: Un modelo matemático

realizado por **Carmen Alicia Martínez Trigo**

Con número de cuenta **9550463-0**, pasante de la carrera de **Matemáticas**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario **DR. MANUEL JESUS FALCONI MAGAÑA**

Propietario **DR. FAUSTINO SANCHEZ GARDUÑO**

Propietario **DRA. MARIA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**

Suplente **M. EN C. JOSE ANTONIO GOMEZ ORTEGA**

Suplente **ACT. ALBERTO MOLINA ESCOBAR**

M. J. Falconi Magaña
F. Sanchez Garduño
M. de Lourdes Esteva Peralta
J. A. Gomez Ortega
Alberto Molina Escobar

Consejo Departamental de **MATEMATICAS**

MAT. JULIO CESAR GUEVARA BRAVO

**Dispersión de plantas: Un modelo
matemático**

Carmen Alicia Martínez Trigo

Agradecimientos

A mis padres: Ma, gracias por Todo; Pa, gracias por tener confianza en mí y apoyarme en todo. A mis abuelitas: Meche y Carmen, y a Raúl, por todo su cariño. A mis tíos Paco y Emilio, por el ejemplo que han sido para mí. Y especialmente a Chucho, gracias por aguantarme siempre.

A Adriana, Adriana, Lorenza y Ceci por otra etapa más que estamos viviendo juntas.

A Manuel, Faustino, Lourdes, Toño y Alberto por su apoyo y por todo lo que me han enseñado.

A Dios, por haberme concedido el llegar hasta aquí.

CAPÍTULO 1

Modelos de difusión

1. Introducción

En este capítulo se hará la deducción de las ecuaciones de difusión de dos formas alternativas: la de caminatas aleatorias que utiliza herramienta de probabilidad y la de medios continuos que se basa en las leyes de la Física aplicando la ecuación de continuidad y la ley de Fick. En el siguiente capítulo se estudiarán dos aplicaciones que se le han dado a éstas ecuaciones en el área de biología.

2. Deducción de las ecuaciones de difusión

2.1. Caminatas aleatorias. Un modelo discreto de la difusión es el de caminatas aleatorias. Consideremos un espacio unidimensional homogéneo donde cada individuo se mueve una distancia corta λ a la derecha o a la izquierda en cada intervalo de tiempo τ . Llamemos

N = probabilidad de que no haya movimiento,

R = probabilidad de moverse a la derecha.

L = probabilidad de moverse a la izquierda.

Como el conjunto $\{N, R, L\}$ es un conjunto completo de sucesos, se cumple que $N + R + L = 1$. Por lo que la probabilidad $p(x, t)$ de estar en un sitio x al tiempo t está dada por

$$p(x, t) = p(x, t - \tau)N + p(x - \lambda, t - \tau)R + p(x + \lambda, t - \tau)L$$

donde N , R y L pueden depender inclusive de p y x .

Desde el punto de vista de la modelación el hecho de que N , R y L pudieran depender explícitamente de x permite poder incorporar en la deducción características espaciales así como factores denso-dependientes.

Si se hace el desarrollo de Taylor de $p(x, t)$ alrededor de (x, t) se tiene que

$$p(x, t - \tau) = p(x, t) - \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}$$

$$p(x - \lambda, t - \tau) = p(x, t) - \lambda \frac{\partial p}{\partial x} - \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}$$

$$p(x + \lambda, t + \tau) = p(x, t) + \lambda \frac{\partial p}{\partial x} + \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}$$

Por lo tanto

$$p(x, t) = p(x, t) + \lambda \frac{\partial p}{\partial x} (L - R) - \tau \frac{\partial p}{\partial t} (L + R + N) \\ + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} (R + L) + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} (N + R + L),$$

con lo cual se obtiene

$$(1.1) \quad \frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\lambda}{\tau} \frac{\partial p}{\partial x} (L - R) + \frac{\lambda^2}{2\tau} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} (R + L) + \frac{\tau}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}.$$

En el caso en que este movimiento se tome totalmente aleatorio, la probabilidad de ir a la derecha ó a la izquierda es la misma, es decir que $R = \frac{1}{2} = L$, con lo cual (1.1) se simplifica a

$$(1.2) \quad \frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\lambda^2}{2\tau} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\tau}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2}.$$

Si se toma el límite cuando $\lambda, \tau \rightarrow 0$, y se supone que

$$(1.3) \quad \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau} \rightarrow D,$$

entonces se llega a la ecuación de difusión

$$(1.4) \quad \frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}.$$

Desde el punto de vista interpretativo esto significa que el espacio en el que se efectúa el movimiento es homogéneo. Si tomamos el movimiento de un conjunto de partículas, buscaríamos saber la forma

de la distribución espacial después de que han pasado n unidades de tiempo, es decir, un tiempo total $n\tau$. Las partículas podrán localizarse en cualquiera de los puntos $-n, -n+1, \dots, 0, \dots, n-1, n$.

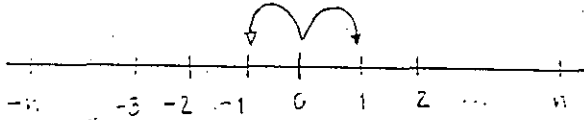


Figura 1

Se busca conocer la probabilidad de que un individuo llegue a un punto situado m lugares a la derecha del origen. Para que esto suceda, supongamos que ha dado a saltos a la derecha y b a la izquierda. De aquí se tiene que $a-b = m$ y $a+b = n$, y por lo tanto $a = \frac{m+n}{2}$ y $b = \frac{n-m}{2}$ si $n+m$ es par. Como consecuencia, el número de posibles caminos por los cuales el individuo puede llegar a m depende de los saltos a la derecha que se han dado y se puede poner como las combinaciones de n saltos en donde se den a saltos a la derecha.

$$(1.5) \quad C_a^n = \frac{n!}{a!(n-a)!} = \frac{n!}{a!b!} = \frac{n!}{((n+m)/2)!((n-m)/2)!}$$

Ahora, el número de posibles caminos de n saltos es 2^n y la probabilidad de que una partícula llegue al punto m después de n saltos (calculada como casos favorables / total de casos) es

$$(1.6) \quad p(m, n) = (1/2)^n \frac{n!}{((n+m)/2)!((n-m)/2)!}$$

que es una distribución binomial. Para valores de n suficientemente grandes y utilizando la fórmula de Stirling, esta distribución binomial se aproxima a una Gaussiana o normal. Esto es,

$$(1.7) \quad p(m, n) \approx \left(\frac{2}{\pi n}\right)^{1/2} \exp\left(\frac{-m^2}{2n}\right).$$

Consideremos las variables continuas (x, t) definidas como $x = m\lambda$, $t = n\tau$. Si se toman los siguientes límites: $m \rightarrow \infty$, $n \rightarrow \infty$, $\lambda \rightarrow 0$ y $\tau \rightarrow 0$ de tal forma que x y t sean finitas, entonces tiene más sentido tomar como variable a

$$u = \frac{P}{2\Delta x}$$

donde $u2\Delta x$ es la probabilidad de que una partícula esté en el intervalo $(x, x + \Delta x)$ al tiempo t . Si en (1.7) se sustituyen m y n dadas como $\frac{x}{\lambda}$ y $\frac{t}{\tau}$, respectivamente, entonces

$$\begin{aligned} \frac{p\left(\frac{x}{\lambda}, \frac{t}{\tau}\right)}{2\lambda} &= \frac{\left(\frac{2\tau}{\pi t}\right)^{1/2} \exp\left(-\frac{x^2\tau}{2\lambda^2 t}\right)}{2\lambda} \\ &= \left(\frac{\tau}{2\pi t\lambda^2}\right)^{1/2} \exp\left(\frac{-x^2\tau}{2\lambda^2 t}\right). \end{aligned}$$

Si además existe $D \neq 0$ de tal forma que

$$(1.8) \quad \lim_{\tau, \lambda \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau} = D.$$

entonces, en el límite, es posible concluir que

$$(1.9) \quad u(x, t) = \left(\frac{1}{4\pi Dt}\right)^{1/2} \exp\left(\frac{-x^2}{4Dt}\right).$$

A la constante D se le acostumbra llamar coeficiente de difusión y coincide con la (1.3). El hecho de que se cumpla la ecuación (1.8) es una condición muy fuerte que se impone al modelo. Además de que la forma en que se alcanza el límite puede influir en el comportamiento de las partículas. Esta función $u(x, t)$ cumple con la D obtenida en (1.4).

Cabe mencionar también que éste es un caso muy simple de difusión ya que se supuso que el medio era homogéneo. En el caso en que el medio sea inhomogéneo, la probabilidad con la que se mueve una partícula puede depender del lugar en donde se encuentre, y también de la densidad que hay en el punto. Los cálculos resultan ser más complicados si se toma en cuenta lo anterior, pero los modelos que se obtienen a cambio pueden acercarse más a lo que sucede en la realidad.

2.2. Modelos Continuos. Otra forma de estudiar la difusión, desde un punto de vista de las leyes de la Física es utilizando una ley de conservación de materia. Para ilustrarlo, tomemos el caso de un flujo en una dimensión. De acuerdo a la Ley de Fick, el flujo J_x , es decir, la cantidad de materia transportada en la dirección x a través de una unidad normal de área en una unidad de tiempo, es proporcional al gradiente de concentración de materia. Por tanto,

$$(1.10) \quad J_x = -D \frac{\partial c}{\partial x}$$

donde c es la concentración de materia, D es la difusividad y el signo negativo indica que el flujo ocurre de altas a bajas concentraciones. Usando esta ley puede obtenerse la ecuación de Fick para la difusión. Por un principio de conservación, el cambio en la concentración de materia en una región depende del flujo en la frontera y de lo que se está creando. Si no se crea materia, entonces la concentración cambiará de acuerdo a la diferencia entre lo que entra y lo que sale. Por lo tanto, en una región unidimensional determinada por $x_0 < x < x_1$ la razón de cambio de la concentración está dada por la ecuación

$$(1.11) \quad \frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_1} c(x, t) dx = J(x_0, t) - J(x_1, t).$$

Suponiendo que c es continua en x y aplicando el *Teorema del Valor Medio para Integrales*, se tiene que

$$\int_{x_0}^{x_1} c(x, t) dx = (x_1 - x_0)c(\xi) \quad \text{para } \xi \in (x_0, x_1).$$

Si se considera que $x_1 = x_0 + \Delta x$ y se toma el límite $\lim \Delta x \rightarrow 0$, se obtiene la ecuación

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x},$$

y por la forma de J mencionada en (1.10), tenemos que para D constante,

$$(1.12) \quad \frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}.$$

La ecuación (1.12) es la llamada *Ecuación de Difusión de Fick* que tiene la misma forma que la ecuación de Fourier. Es fácil probar que (1.9) es solución de esta ecuación bajo el supuesto de que inicialmente son liberadas de un punto un cierto número de partículas. De hecho, aunada a la ecuación (1.12) uno debe agregar tanto condiciones iniciales como condiciones de frontera a fin de completar el problema matemático a estudiar. Este hecho relaciona el modelo de las caminatas aleatorias con la ecuación de difusión. La ecuación de difusión pertenece a la familia de ecuaciones diferenciales lineales parabólicas y sus soluciones han sido estudiadas para un gran número de problemas.

Se presentaron dos enfoques para la modelación de la difusión, uno con caminatas aleatorias que usa de la herramienta probabilística y otro con la ecuación de continuidad basado en las leyes de la Física. La ventaja de uno sobre el otro dependerá del contexto en el que se quiera estudiar la difusión. Por ejemplo, si se busca estudiar la difusión de seres vivos, el medio influye de manera importante en el comportamiento de éstos. En el modelo de caminatas aleatorias es posible incorporar esta influencia como se mencionó anteriormente. En cambio, el modelo solo es aplicable a partículas por lo que no es posible incorporar cuestiones de comportamiento de éstas. El paso siguiente consistirá en estudiar dos modelos de principios de siglo considerados como clásicos en el estudio de la difusión.

CAPÍTULO 2

Algunos modelos clásicos

Se estudiarán el modelo de Fisher-Kolmogorov, Petrovsky, Piskounov que estudian la propagación de una mutación genética en el gen y el modelo de Skellam que busca explicar la dispersión de ciertas especies en Europa. Cabe mencionar que el primero que aplicó un modelo de difusión en otro contexto fue R. Luther [2] quien a principios de este siglo buscaba estudiar la propagación de un impulso nervioso.

Como antes se mencionó, la presencia de ondas es lo que da origen a patrones en la distribución de partículas. Se pondrá particular atención a un tipo de ondas que son las ondas viajeras.

Se dice que una solución $u(x, t)$ de una ecuación diferencial de tipo parabólico es de tipo *onda viajera* si puede ser escrita de la forma

$$(2.1) \quad u(x, t) = u(x - ct) = U(z) \quad \text{con } z = x - ct$$

donde c es la velocidad de la onda que es constante en todo tiempo. Si $c > 0$, la onda viaja a la derecha, mientras que si $c < 0$, lo hace a la izquierda.

Para definir un frente de onda es necesario mencionar que un *estado estacionario* de una ecuación diferencial parcial

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f\left(u, \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}\right),$$

con f un operador diferencial autónomo es una solución u^* que cumple

$$f\left(u^*, \frac{\partial u^*}{\partial x}, \frac{\partial^2 u^*}{\partial x^2}\right) = 0.$$

En la siguiente sección se obtendrá una solución como onda viajera para una ecuación que modela la dispersión de una mutación a nivel genético.

1. La ecuación de Fisher-Kolmogorov, Petrovsky, Piskounov

En 1937, R.A. Fisher publicó su trabajo *The wave of advance of advantageous genes* [8] en donde su objetivo era el estudio de la propagación en las células de un gen ventajoso. Se sabe que muy frecuentemente ocurren mutaciones a nivel de genes en los seres vivos. Si alguna resulta ser benéfica, ésta dará ventajas al individuo con respecto al resto de la población. Un aspecto importante sería conocer que tan significativa es esa mutación para las futuras generaciones por lo cual el objetivo de Fisher fue analizar que tan rápido se propagaba un gen que sufre una mutación benéfica para el organismo. Para llevar a cabo este estudio hizo una analogía con la difusión física, donde, en este caso, el lugar de las partículas fue ocupado por las células. La ecuación propuesta para la propagación de una mutación es

$$(2.2) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = k \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + mu(1-u).$$

Esta es una ecuación no lineal donde k y m son parámetros positivos, u es la frecuencia del gen mutante, $1-u$ es la frecuencia del 'padre' alelomorfo, es decir, la frecuencia del gen que se encuentra en el mismo sitio pero que no ha mutado, m representa la intensidad de selección a favor del gen mutante que se encuentra en la posición x en el hábitat lineal y k representa el coeficiente de difusión. Las condiciones que se tienen están simplificadas: el hábitat es lineal y la distribución de la población es uniforme. En el caso de ausencia de difusión, el primer término se anula y el crecimiento de la población es de forma logística. Se analizará con detalle la ecuación (2.2) para hacer evidente la presencia de soluciones de tipo onda viajera.

Haciendo el cambio de escala,

$$\begin{aligned} t^* &= mt \\ x^* &= x \left(\frac{k}{m} \right)^{1/2} \end{aligned}$$

y omitiendo los asteriscos, la ecuación original toma la forma

$$(2.3) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1-u)$$

La ecuación (2.3) tiene dos estados estacionarios y homogéneos que son

1. LA ECUACIÓN DE FISHER-KOLMOGOROV, PETROVSKY, PISKOUNOV 13

$$u = 0 \quad \text{y} \quad u = 1.$$

El primero de éstos resulta ser inestable mientras que el segundo es estable. Esto sugiere buscar soluciones como frentes de onda para los cuales $0 \leq u \leq 1$ ya que el caso $u < 0$ no tiene sentido en el contexto que se está considerando. Para buscar soluciones de onda viajera, buscaremos soluciones $U(z)$ que cumplan con la condición (2.1). Si existen dos estados estacionarios, en una solución U como *frente de onda* se tiene que la solución tiende a cada uno de éstos conforme z crece o decrece infinitamente. Por lo tanto, en este caso, se buscarán los valores de c para los cuales

$$\begin{aligned} \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) &= 1 \\ \lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) &= 0 \end{aligned}$$

bajo las condiciones $U'(z) < 0 \quad \forall z \in (-\infty, \infty)$ y $0 \leq U(z) \leq 1 \quad \forall z$.

Imponiendo a c la condición de ser no negativa y sustituyendo la solución de onda viajera (2.1) en la ecuación (2.3), resulta que $U(z)$ debe cumplir la ecuación

$$(2.4) \quad U'' + cU' + U(U - 1) = 0$$

siendo la derivación con respecto a z .

Estudiaremos la ecuación (2.4) en el plano (U, V) donde $U' = V$. Se tiene el sistema

$$(2.5) \quad \begin{aligned} U' &= V \\ V' &= -cV - U(1 - U). \end{aligned}$$

con las siguientes condiciones: $0 \leq U(z) \leq 1$, $U(-\infty) = 1$, $V(-\infty) = 0$, $U(+\infty) = 0$, $V(+\infty) = 0$ y $V'(z) \leq 0 \quad \forall z$

De aquí se obtienen trayectorias en el plano fase como soluciones de la ecuación

$$(2.6) \quad \frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1 - U)}{V}$$

El sistema (2.5) tiene dos estados estacionarios, también llamados puntos singulares: $P_1(0,0)$ y $P_2(1,0)$. Se hará un análisis local de la estabilidad de éstos puntos analizando los valores propios. Al hacer el análisis de estabilidad se tiene que los valores propios del sistema (2.5). Los valores propios resultan ser de la forma

$$(2.7) \quad \lambda = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4(1 - 2U)} \right).$$

Evaluando en $P_1(0,0)$

$$(2.8) \quad \lambda = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4} \right).$$

En este caso, si $c^2 \geq 4$, se tienen dos valores propios reales negativos por lo que el punto es un nodo estable. Por otro lado, si $c^2 < 4$, los valores propios son complejos con parte real negativa y el punto es una espiral estable, este caso no tiene sentido en el contexto que se está considerando pues se tendría que $U < 0$.

Para $P_2(1,0)$:

$$(2.9) \quad \lambda = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 + 4} \right)$$

y se tienen 2 valores propios distintos, reales y positivos, por lo que resulta ser un punto silla independientemente del valor de c . El retrato fase quedaría como en la Figura 2.

Para hacer un análisis global, se busca encontrar trayectorias heteroclínicas para asegurar la existencia de una trayectoria que una los dos estados estacionarios. Vamos primeramente a ver que no hay trayectorias cerradas. Esto se hace utilizando el *criterio de Bendixon*. En este caso

$$\operatorname{div}(U, V) = -c < 0.$$

Como esta condición se da en todo el plano podemos asegurar que no hay trayectorias cerradas en todo el plano.

Ahora se construirá un conjunto positivamente invariante D del flujo asociado al sistema (2.5). Se propone que este conjunto sea aquel delimitado por las rectas $V = 0$, $U = 1$, y $V = -mU$. Veremos que sobre cada recta, el campo vectorial apunta hacia el interior de esta región, y con esto no hay posibilidad de que salga ninguna trayectoria.

1. LA ECUACIÓN DE FISHER-KOLMOGOROV, PETROVSKY, PISKOUNOV 15

Sobre la recta $V = 0$, el sistema queda de la forma

$$\begin{aligned}U' &= 0 \\V' &= -U(1-U).\end{aligned}$$

En este caso las trayectorias solo tienen dirección en V , y como en la región D , $0 < U < 1$, entonces podemos asegurar $V' < 0$ por lo tanto los vectores apuntan hacia el interior de la región D .

Sobre la recta $U = 1$, el sistema tiene la forma

$$\begin{aligned}U' &= V \\V' &= -cV.\end{aligned}$$

Como sabemos que $0 < V$ en la región D , entonces aquí también es posible asegurar que las trayectorias apuntan hacia el interior de la región D .

Por último, sobre la recta $V = -mU$ el vector normal interior es $n = (m, 1)$. El sistema tiene la forma

$$\begin{aligned}U' &= -mU \\V' &= cmU - U(1-U).\end{aligned}$$

Para asegurar que las trayectorias tienen dirección hacia el interior de D es necesario que

$$n \cdot (U, V) > 0,$$

esto es equivalente a la condición

$$(2.10) \quad m^2 - cm + (1 - U) < 0.$$

Como $0 < 1 - U < 1$ tenemos que

$$m^2 - cm + (1 - U) < m^2 - cm + 1.$$

Será suficiente con probar que $f(m) = m^2 - cm + 1 < 0$. Con la herramienta básica del cálculo real se puede probar que $f(m)$ tiene un mínimo en $m^* = c/2$. Evaluando en este punto tenemos que $f(m^*) < 0$ si y solo si $c^2 > 4$ por lo cual se cumple (2.10).

Con esto se probó que la región D es positivamente invariante por lo que ninguna trayectoria sale de aquí. Como además ya se vio que

no hay trayectorias cerradas, entonces tiene que existir una que sale de $P_1(1, 0)$ y termina en $P_2(0, 0)$ contenida en D para toda $c \geq c_{min} = 2$. (Véase Figura 3)

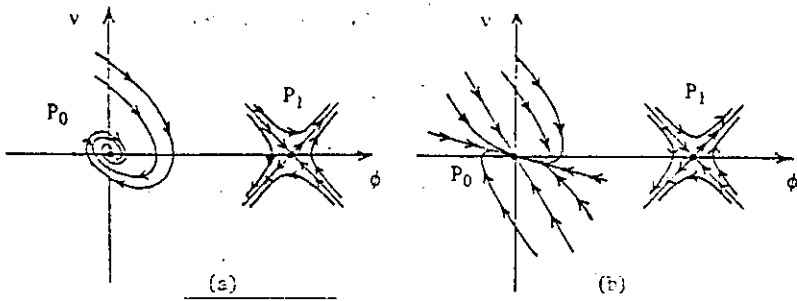


Figura 2

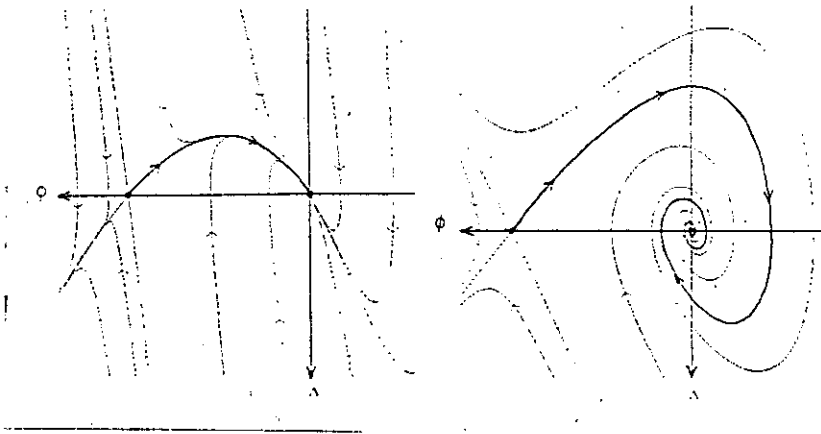


Figura 3

1. LA ECUACIÓN DE FISHER-KOLMOGOROV, PETROVSKY, PISKOUNOV 17

En términos de la ecuación (2.2), se concluye que la velocidad debe satisfacer

$$(2.11) \quad c \geq c_{\min} = 2(km)^{1/2}.$$

Fisher fue uno de los primeros en plantear una ecuación de reacción-difusión, antes de que se le denominara con este nombre. Esta ecuación es un caso particular del conjunto de ecuaciones que estudian Kolmogorov, Petrovsky y Piskounov con el objetivo de caracterizar la presencia de soluciones en forma de onda viajera. El trabajo de Fisher dejó bases y resultados importantes para una teoría que ha seguido siendo muy utilizada hasta nuestros tiempos.

Otro punto importante es conocer bajo que condiciones iniciales es posible tener este tipo de soluciones de onda viajera. Kolmogorov, Petrovsky y Piskounov en su trabajo *Etude de l'equation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique* [9] publicado en 1937, además, demuestran que si $u(x, 0) = u_0(x) \geq 0$ y

$$(2.12) \quad u_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x \leq x_1, \\ 0 & \text{si } x \geq x_2. \end{cases}$$

para $x_1, x_2 \in \mathbb{R}$, $x_1 < x_2$ y $u_0(x)$ es continua en $x_1 < x < x_2$, entonces la solución $u(x, t)$ de la ecuación de Fisher resulta ser una solución de frente de onda viajera $u(z)$ con $z = x - ct$, es decir, una solución de onda con velocidad mínima $c_{\min} = 2$. Para otras condiciones iniciales la solución, y más específicamente la velocidad c , dependerá del comportamiento de $u(x, 0)$ conforme x tienda a $\pm\infty$. Para ver la dependencia de la velocidad de la onda a las condiciones iniciales, consideremos el extremo en donde u se acerca a 0. Aquí es posible ignorar el término u^2 . La ecuación linealizada toma la forma

$$(2.13) \quad \frac{\partial u}{\partial t} = u + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

Consideremos que para $a > 0$ y $A > 0$ con A arbitraria,

$$(2.14) \quad u(x, 0) \sim Ae^{-ax} \text{ cuando } x \rightarrow \infty.$$

Busquemos soluciones de onda viajera, de la forma

$$u(x, t) = Ae^{-a(x-ct)}$$

Si suponemos que el extremo que guía a la onda tiene ésta forma para la solución de frente de onda de la ecuación no lineal, al sustituir esto en la ecuación linealizada se tiene una relación entre c y a :

$$ca = 1 + a^2,$$

de lo cual se obtiene

$$c = \frac{1}{a} + a.$$

Al ver a c como función de a , vemos que el valor mínimo de c es $c_{\min} = 2$ y ocurre cuando $a = 1$. Para el resto de las a positivas, $c > 2$.

Si $a < 1$, la velocidad c estará dada por $c = a + \frac{1}{a}$, y si $a > 1$ como $e^{-ax} < e^{-x}$, la velocidad asintótica será $c = 2$.

2. Skellam

En 1951, Skellam publicó su trabajo *Random dispersal in theoretical populations* [16] donde utiliza el enfoque de caminatas aleatorias para poblaciones. Entre otros casos que llaman su atención está la dispersión de los sauces al norte de Gran Bretaña en la era postglacial, un problema que Reid había deseado explicar tiempo atrás. En su trabajo deduce la ecuación de difusión en dos dimensiones y toma como ejemplo al ratón almisclero *Ondata zibethica* en Europa central que fue introducido en Europa en 1905 y cuyos datos de dispersión para años posteriores son conocidos.

Siguiendo el mismo argumento de las caminatas aleatorias mencionado en la sección anterior, deduce la ecuación de difusión en dos dimensiones. La solución a la ecuación de difusión será nuevamente una distribución normal que, en este caso, se llamará conjunta, cuya densidad es

$$\phi(x, y, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp\left(-\frac{(x^2 + y^2)}{4Dt}\right),$$

donde la varianza cumple que $\text{var}(x) = \text{var}(y) = 2Dt$, como en el modelo en una dimensión.

Para deducir esto se denotará $\phi(x, y, t)$ a la densidad de probabilidad y se considerará una partícula que se mueve en el plano euclidiano una distancia ϵ cada unidad de tiempo. Entonces, para cualquier tiempo $t + \Delta t$, la partícula debe estar en un círculo de radio ϵ centrado en la posición que ocupaba en el tiempo t . Por tanto, la densidad de probabilidad al tiempo $t + \Delta t$ en la posición (x, y) es la media de $\phi(\xi, \eta, t + \Delta t)$ sobre todos los puntos (ξ, η) en un círculo de radio ϵ con centro (x, y) :

$$(2.15) \quad \phi(x, y, t + \Delta t) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(\xi, \eta, t) d\xi d\eta.$$

Si $\xi = x + \epsilon \cos \theta$ y $\eta = y + \epsilon \sin \theta$, entonces

$$(2.16) \quad \phi(\xi, \eta, t + \Delta t) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(x + \epsilon \cos \theta, y + \epsilon \sin \theta, t) d\theta.$$

Si se supone que ϕ es continua y tiene derivadas continuas hasta de tercer orden, es posible desarrollar el lado izquierdo en serie de Taylor alrededor de (x, y, t)

$$\phi(\xi, \eta, t + \Delta t) = \phi(x, y, t) + \frac{\partial \phi}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots$$

Haciendo lo mismo para el lado derecho en (2.16) se tiene que

$$\begin{aligned} \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(x + \epsilon \cos \theta, y + \epsilon \sin \theta, t) d\theta &= \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(x, y, t) \\ &+ \epsilon \left(\cos \theta \frac{\partial \phi}{\partial x} + \sin \theta \frac{\partial \phi}{\partial y} \right) + \frac{\epsilon^2}{2!} \cos^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \\ &+ \frac{\epsilon^2}{2!} \left(2 \cos \theta \sin \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x \partial y} + \sin^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} + \dots \right) d\theta. \end{aligned}$$

Usando que

$$(2.17) \quad \int_0^{2\pi} \cos \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin \theta \cos \theta d\theta = 0.$$

y

$$(2.18) \quad \int_0^{2\pi} \cos^2 \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin^2 \theta d\theta = \pi,$$

se tiene al sustituir en (2.16)

$$\phi(x, y, t) + \frac{\partial \phi}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots = \phi(x, y, t) + \frac{\epsilon^2}{2} \frac{1}{2\pi} \left(\pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + \dots$$

la que, al dividir entre Δt , se transforma en

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} \Delta t + \dots = \frac{\epsilon^2}{4\Delta t} \left(\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + o\left(\frac{\epsilon^3}{\Delta t}\right).$$

donde $o(\cdot)$ significan términos de orden mayor o igual a $\epsilon^2/\Delta t$, es decir que

$$\lim_{\Delta t, \epsilon \rightarrow \infty} \frac{\epsilon^3}{\Delta t} = 0.$$

Aquí ϵ es la distancia en el plano que cubre un salto infinitesimal de una partícula, de tal forma que $\epsilon^2 = (\Delta x)^2 + (\Delta y)^2$.

Si ahora suponemos

$$\lim_{\Delta x, \Delta t \rightarrow \infty} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = 2D,$$

entonces, por la simetría con la que aparecen las variables espaciales x , y se tiene

$$\text{var}(x) = \text{var}(y) = 2Dt$$

y al calcular el límite se obtiene que

$$\lim_{\Delta t \rightarrow \infty} \frac{\epsilon^2}{\Delta t} = 4D.$$

La ecuación de difusión en dos dimensiones queda como

$$(2.19) \quad \frac{\partial \phi}{\partial t} = D \nabla^2 \phi,$$

donde,

$$\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2},$$

es el operador laplaciano en dos dimensiones. Nótese que la distribución escrita al inicio de esta sección es solución de la ecuación (2.19).

Tomemos ahora el caso de una población que inicialmente (en $t = 0$) tiene una masa puntual concentrada en el origen, entonces $\phi(x, y, t) dx dy$ denota a la fracción de la población que está en este elemento de área al tiempo t . Un aspecto importante sería analizar el cambio de la densidad con respecto a la distancia del centro de difusión. Si se hace un cambio a coordenadas polares:

$$x = r \cos \theta, \quad y = r \sin \theta \quad \Rightarrow \quad dx dy = r dr d\theta,$$

por lo que

$$(2.20) \quad \phi(r, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{4\pi Dt} \exp\left(\frac{-r^2}{4Dt}\right) dr d\theta.$$

Sea $a^2 = 4D$, donde a^2 es la media cuadrática del desplazamiento en una unidad de tiempo, entonces

$$(2.21) \quad \phi(r, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{\pi a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr d\theta.$$

Integrando con respecto a θ de ambos lados de esta igualdad se tiene $\phi(r, \theta, t) dr$, que es la fracción esperada de partículas cuya distancia del origen está en un rango de $r \pm \frac{1}{2} dr$.

Se quiere encontrar el índice de dispersión de la población. En caso de que no haya deriva, los contornos de iguales densidades se moverán como círculos expandiéndose constantemente. Para encontrar el tamaño esperado del círculo que contiene a toda la población en el tiempo t se evalúa la fracción de la población que al tiempo t está fuera de una distancia R_t , del centro de difusión. A esta fracción se le denotará por p_t , que resulta ser

$$(2.22) \quad p_t = \int_{R_t}^{\infty} \frac{2r}{a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr = \exp\left(-\frac{R_t^2}{a^2 t}\right).$$

Si el número de partículas de la población es N y hacemos $p_t = \frac{1}{N}$, esto nos da un valor para p_t y para R_t de tal forma que sólo un miembro de la población esté fuera del círculo de radio R_t .

$$\frac{1}{N} = \exp\left(\frac{-R_t^2}{a^2 t}\right) \quad R_t^2 = a^2 t \ln N.$$

Por lo tanto, el área del círculo que contiene a la población en expansión es proporcional al tiempo transcurrido desde el inicio de la difusión.

Si se supone que N permanece constante, la densidad deberá disminuir progresivamente con el tiempo. Ahora, si se agrega la condición de que N es una población en reproducción con una población inicial N_0 y que va incrementando exponencialmente como resultado de nacimientos y muertes, entonces se tendrá que al tiempo t la población está dada por $N_t = N_0 e^{ct}$ donde c es el índice de reproducción y $\ln N_t = ct + k$ y para N_0 pequeño, $k \approx 0$.

En este caso, como $\ln N_t = ct + ctc.$, para N_0 muy pequeña es posible ignorar el valor de la constante. El radio del círculo que contiene a toda la población está dado, igual que en el caso anterior, por

$$R_t^2 = a^2 t \ln N = a^2 t^2 c.$$

De aquí es posible concluir que el radio del círculo es proporcional al tiempo.

Skellam estudió este índice de dispersión en los ratones almiscleros que fueron introducidos en Europa Central en 1905. Esto fue posible ya que se tenían varios mapas de la distribución hasta 1928 (véase Figura 4). A pesar de que los contornos no eran circulares, fue posible aproximar el área en la que se encontraban los ratones por una circunferencia de radio πR_t^2 . Es muy razonable pensar que los ratones almiscleros tengan un crecimiento exponencial ya que, en ese momento, eran una especie inmigrante que se expandía sin la presencia de competidores. Skellam verificó que esto, en efecto, sucedió pues la raíz cuadrada del área resultó tener una relación lineal con el tiempo.

En el caso de los sauces en Gran Bretaña, también estudió el índice de dispersión posterior a la era glacial del Pleistoceno tardío. Suponiendo que los sauces avanzaban 600 millas en 20,000 años, relacionó este índice con el del incremento numérico de la población y la distancia a la cual los sauces padres diseminan sus semillas. Concluyó que había dos únicas razones para la presencia de los sauces en Gran Bretaña. La primera, y muy poco probable, era que hubieran sobrevivido en algunos lugares con hielo. La segunda era que la reinvasión forzosamente tuvo que haber sido consecuencia del transporte de semillas por animales. Esto lo justificó con el hecho de que la velocidad era demasiado grande para pensar que la dispersión sólo se debió a semillas que caen a los alrededores de donde se encuentran sus padres.

Un aspecto importante en el trabajo de Skellam es que relaciona los problemas ecológicos con los físicos, lo que facilita las cosas pues los problemas físicos ya han sido muy estudiados. En el caso de organismos

vivos, estos interactúan con otros, lo que le da un carácter nuevo a las ecuaciones ya conocidas. En este caso, la difusión va de regiones con condiciones favorables a regiones con condiciones menos favorables.

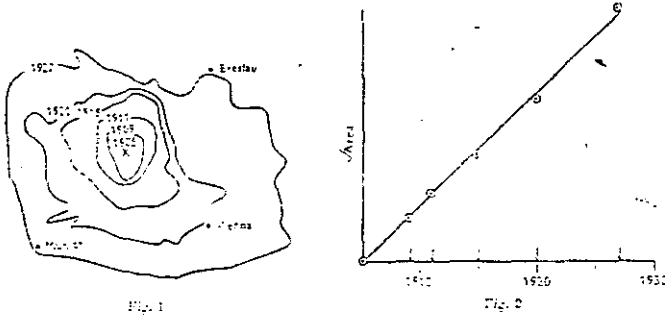


Figura 4

Desarrollando más la idea de estudiar poblaciones con reproducción, hizo un análisis unidimensional para poblaciones con crecimiento de tipo exponencial o Malthusiano y logístico:

$$(2.23) \quad \frac{\partial \phi}{\partial t} = \frac{1}{2} a^2 \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + c\phi$$

y

$$(2.24) \quad \frac{\partial \phi}{\partial t} = \frac{1}{2} a^2 \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \gamma^2 \phi (1 - \phi),$$

respectivamente. Esta última ecuación es igual a la que propuso Fisher. También extendió estos modelos a dos dimensiones llegó a resultados muy parecidos, complementándolos con simulaciones numéricas de éstos mismos. Planeó la situación de plantas con reproducción discreta como lo son las anuales y la posibilidad de aplicar los resultados para el estudio de la dispersión de insectos. Inclusive llegó a proponer modelos de competencia entre dos especies. Advierte que la dispersión aleatoria se cumple para una gran cantidad de plantas y animales terrestres, pero que los patrones de conducta de ciertos animales los

guían a condiciones más favorables. Sin embargo, en la mayoría de los casos las consideraciones que se han hecho para este modelo son suficientes pues la percepción de un animal resulta ser mínima comparada con la capacidad de dispersarse.

CAPÍTULO 3

Modelos a tiempo discreto de fenómenos de dispersión

En este capítulo se da una breve explicación de las ecuaciones en diferencias y mencionamos algunos ejemplos que han sido muy estudiados en esta teoría. Este tipo de ecuaciones resultan ser de gran utilidad en la modelación de poblaciones cuya reproducción es discreta, es decir, donde las generaciones no se traslapan. Si se agrega una componente espacial, se obtienen ecuaciones integrales en diferencias. Se estudiará un ejemplo simple de una ecuación en diferencia con una componente espacial tratando de dar posibles interpretaciones en un contexto biológico. Este capítulo servirá de introducción para los conceptos que se tratarán en el siguiente capítulo donde se estudiará un modelo de dispersión de plantas.

1. Ecuaciones en diferencias

Los modelos continuos, como los mencionados anteriormente, determinan una área muy importante de estudio. Sin embargo, no son los únicos. En la naturaleza también hay individuos que se reproducen en tiempos discretos donde las generaciones no se traslapan. Para este tipo de situaciones los modelos con ecuaciones en diferencias resultan adecuarse mejor a la realidad. Como ejemplos de especies con este tipo de reproducción están algunos insectos y peces que se reproducen en ciertas temporadas, así como las plantas anuales y perennes.

El crecimiento de este tipo de poblaciones mientras permanezcan sedentarias se modela con ecuaciones de la forma

$$(3.1) \quad N_{t+1} = f(N_t),$$

donde $f(N_t)$ es una función no lineal de N_t . Un caso que ha sido profundamente estudiado es el modelo logístico en el que la ecuación (3.1) toma la forma

$$(3.2) \quad N_{t+1} = (1+r)N_t - \frac{r}{K}N_t^2.$$

Otro modelo discreto común en la literatura es el de Ricker

$$(3.3) \quad N_{t+1} = N_t \exp\left(r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right),$$

donde r es la tasa de crecimiento y N_t la población al tiempo t . Nótese en ambos casos que para $N_t > K$, la población decrece pues $N_{t+1} < N_t$, por lo que a K se le conoce como capacidad de carga de la población. N_t también puede representar, en un contexto de epidemiología, a la fracción de la población infectada en el tiempo t ; o en genética el cambio en la frecuencia de un gen en el tiempo.

Estos modelos, a pesar de su apariencia simple, describen una amplia diversidad de comportamientos dinámicos. Es posible tener equilibrio, ciclos y hasta caos al hacer variar los parámetros en una ecuación de este tipo. Para estudiar esto es necesario encontrar los puntos de equilibrio o estados estacionarios que, en el caso de modelos discretos, son puntos n^* que para ecuaciones de la forma (3.1) satisfacen la condición

$$n^* = f(n^*).$$

es decir, los estados de equilibrio de ecuaciones como (3.1) son puntos fijos de f . A continuación hacemos una sucinta revisión de la dinámica a la que da lugar el modelo logístico descrito. Para esto reescribamos (3.2) como

$$(3.4) \quad N_{t+1} = N_t(a - bN_t).$$

Nótese que N_t no puede tomar valores mayores que $\frac{a}{b}$ ya que N_t no debe ser negativo. Si hacemos un cambio de variable $X_t = \frac{bN_t}{a}$, es posible llevarla a la forma canónica

$$(3.5) \quad X_{t+1} = aX_t(1 - X_t).$$

con $X \in [0, 1]$ y el parámetro queda restringido al intervalo $(0, 4]$.

Los estados estacionarios de (3.5) son

$$(3.6) \quad X^* = 0 \quad \text{y} \quad X^{**} = 1 - \frac{1}{a}.$$

Si calculamos la pendiente de $f(x) = ax(1-x)$ en los estados de equilibrio, tenemos que

$$f'(x) = a - 2ax.$$

Por lo tanto en $X_1 = \frac{1}{2}$ hay un máximo que vale $\frac{a}{4}$.

Un estado estacionario X^* se define como atractor si para toda X_t en cierto conjunto

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f(X_t) = f(X^*) = X^*$$

Una condición necesaria y suficiente para que X^* sea *atractor* es que

$$(3.7) \quad |f'(X^*)| < 1.$$

En caso contrario, a ese punto se le llama repulsor.

Para $X^* = 0$ se tiene que $f'(X^*) = a$, y podemos concluir que será atractor en el caso que $a < 1$. Para $X^{**} = 1 - \frac{1}{a}$, se tiene que $f'(X^{**}) = 2 - a$, por lo que éste será estable (o atractor) para $1 < a < 3$. Sólo queda ver lo que sucede para $a \geq 3$. Si $a > 4$, la población crecerá infinitamente con excepción de poblaciones cuyos valores iniciales sean X^* y X^{**} . Para estudiar el comportamiento cuando $3 \leq a \leq 4$ es necesario buscar órbitas de periodo 2, es decir, puntos X^{*2} no triviales tales que

$$(3.8) \quad f(f(X^{*2})) = X^{*2}$$

y analizar su estabilidad. Resolviendo la ecuación (3.8) en el modelo que se está estudiando se obtienen 3 soluciones no triviales, siendo una de éstas X^{**} que se sabe es inestable. Los otros dos tienen la forma

$$X^{*2} = \frac{a+1 \pm \sqrt{(a+1)(a-3)}}{2a}$$

Para que sean reales positivos debe cumplirse que $a \geq 3$. Si se busca que se cumpla (3.7) para f^2 , se tiene que esta órbita será atractora para $3 < a < a_2$ donde $a_2 \approx 3.3$. En el caso que $a > a_2$ aparecerá una

órbita de periodo 4, que será atractora hasta cierto valor a_3 , y así irán apareciendo órbitas de periodo 2^n . Si se pasa del valor $a \approx 3.8284\dots$, se tiene un comportamiento caótico en donde hay ciclos de cualquier periodo entero, y un número no numerable de trayectorias aperiódicas.

Para el modelo de Ricker, el análisis de estabilidad puede hacerse buscando puntos de equilibrio de periodo 1 y 2. $N^* = K$ es de periodo 1, y por una *Función de Lyapunov* de la forma

$$(3.9) \quad V(N_t) = (N_t - K)^2.$$

Para comprobar que, en efecto, (3.9) es una función de Lyapunov tomemos $N_t > 0$ y $0 < r < 2$. Tenemos que,

$$V_t = (N_t - K)^2 \geq 0$$

y, además

$$\begin{aligned} \Delta V_t &= V_{t+1} - V_t \\ &= N_t \left(e^{r(1-\frac{N_t}{K})} - 1 \right) \left(N_t \left(e^{(1-\frac{N_t}{K})} + 1 \right) - 2K \right) \end{aligned}$$

El primer y segundo factor de este producto son positivos. Para probar que $\Delta V_t \leq 0$ es suficiente probar que el tercer factor es negativo, lo cual se sigue fácilmente de que $N_t \leq K$ para todo t y la siguiente desigualdad

$$\left(N_t \left(e^{(1-\frac{N_t}{K})} + 1 \right) - 2K \right) = N_{t+1} + N_t - 2K \leq 0$$

En conclusión tenemos que $V(N_t)$ es una función de Lyapunov para (3.2) con lo cual, usando el *Teorema de estabilidad de Lyapunov para ecuaciones en diferencias* se puede asegurar la estabilidad global para el equilibrio $X^* = K$.

Ahora, para puntos de periodo 2, $N^* = K$ es también un equilibrio que resulta ser estable si $r < 2$, pero en el caso $r \geq 2$ se hace inestable, y bifurca a una órbita de periodo 2 estable para $2 < r < 2.526$. Esto va bifurcándose más conforme $r > 2$ y el orden de los ciclos va cambiando de 2^n a 2^{n+1} , y para $r \geq 2.526$ se tiene caos.

Como puede verse, las ecuaciones en diferencias poseen una gran variedad de comportamientos dinámicos a pesar de que, hasta este punto, sólo se han considerado poblaciones en las que no hay movimiento de los individuos. En la siguiente sección se tratará este aspecto que añadirá una mayor dificultad al estudio de estos modelos.

2. Modelos a tiempo discreto con espacio discreto

Para tomar en cuenta la dispersión en una población con reproducción discreta se supondrá que existen dos etapas en el ciclo de vida del organismo: una sedentaria y otra de dispersión. En la sedentaria ocurre tanto el crecimiento del individuo como el de la población, y, como su nombre lo indica, en la de dispersión ocurre el movimiento. Primero consideraremos un ejemplo muy sencillo que consta de un hábitat compuesto de dos parches únicamente. Solo pueden ocurrir dos cosas, los individuos permanecen en su parche o se mueven al otro. Sea p la probabilidad de moverse al parche vecino, con lo cual $1 - p$ debe ser la probabilidad de permanecer en el mismo parche. Se tiene entonces que la dinámica de la población está dada por un sistema de dos ecuaciones en diferencias de primer orden:

$$(3.10) \quad \begin{aligned} N_{t+1}(x_1) &= (1-p)f(x_1, N_t) + pf(x_2, N_t) \\ N_{t+1}(x_2) &= pf(x_1, N_t) + (1-p)f(x_2, N_t). \end{aligned}$$

El siguiente caso de complejidad es un hábitat compuesto de dos parches en el que los parches no son iguales. La probabilidad de moverse o de quedarse en el mismo va a depender del parche en el que se encuentre el 'individuo'. En estas condiciones, sean p y s la probabilidad de que, estando en el parche x_1 , se mueva al parche x_2 y la probabilidad de que, estando en el parche x_2 , se mueva al parche x_1 , respectivamente. Entonces $1 - p$ y $1 - s$ serán las respectivas probabilidades de que, estando en x_1 y x_2 , el individuo permanezca en el mismo parche. Además, para simplificar, es posible suponer que el crecimiento de la población no se ve influenciado por el medio, de hecho es del tipo logístico. Entonces el modelo es de la forma

$$(3.11) \quad \begin{aligned} y_{t+1} &= (1-p)r_1y_t(1-y_t) + sr_2z_t(1-z_t) \\ z_{t+1} &= pr_1y_t(1-y_t) + (1-s)r_2z_t(1-z_t), \end{aligned}$$

donde, para facilitar la notación, y_{t+1} y z_{t+1} sustituyen a los valores $N_{t+1}(x_1)$ y $N_{t+1}(x_2)$ respectivamente.

A fin de obtener la dinámica a la que da lugar el sistema (3.11), se procede de manera similar al caso en el que se tienen sistemas de ecuaciones diferenciales. Se busca estudiar el comportamiento a largo plazo encontrando, si es posible, los estados de equilibrio de ambas ecuaciones al igual que los de periodos mayores. Sin embargo, como hay

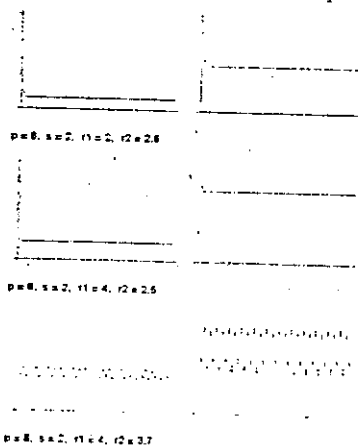
30 3. MODELOS A TIEMPO DISCRETO DE FENÓMENOS DE DISPERSIÓN

variables aleatorias involucradas, el análisis se hace más complicado. En este caso sólo se verán algunos ejemplos muy particulares en donde estas variables aleatorias tienen un valor fijo constante. Situándose en un contexto ecológico se harán algunas posibles interpretaciones de los resultados obtenidos.

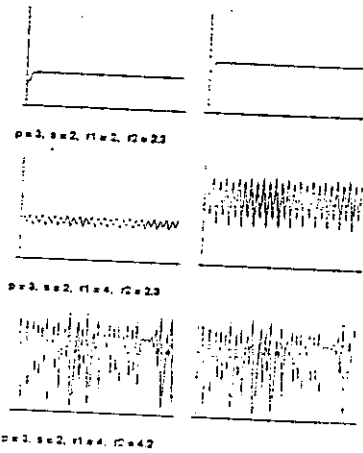
Dado que las variables p y s son probabilidades, deben tomar valores entre 0 y 1. Un valor cercano a 0 significaría que pocos individuos abandonan su parche correspondiente, mientras que un valor cercano a 1 indicaría que en esa población la mayoría de sus habitantes se mueven de parche. Los parámetros r_1 y r_2 , en cambio, pueden tomar valores mayores que 1 ya que son índices de reproducción. Por ejemplo, para el sistema (3.11), los valores se pueden tomar de acuerdo a los descritos para la ecuación (3.2). Recordemos que si el índice es un número entre 1 y 3, se tiene un equilibrio estable mientras que para valores mayores que 3.57 hay caos.

Para nuestro estudio se fijaron valores para las variables tratando de abarcar los casos más generales y, utilizando el programa Mathematica, se obtuvieron hasta 500 iteraciones de estas ecuaciones partiendo de una condición inicial. Los casos que se consideraron en cuanto a la movilidad fueron tres: mucha movilidad en ambos parches, poca movilidad en ambos parches y el caso en que un parche tiene mucha movilidad mientras que en el otro ocurre lo contrario. Dentro de estos casos se fijaron los índices de reproducción abarcando los rangos en que hay estabilidad y caos haciendo las posibles combinaciones de éstos en las dos poblaciones.

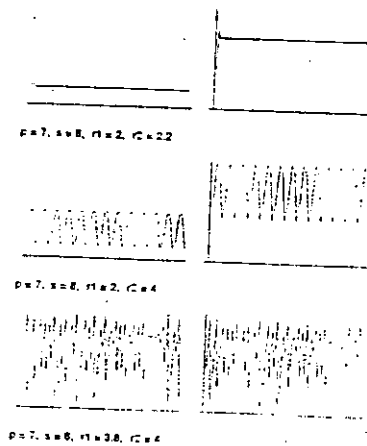
El primer caso que se estudió fue el de mucha movilidad contra poca movilidad. Dentro de este se analizaron tres subcasos. El primero corresponde a valores para los parámetros de ambos parches por debajo del valor de caos: aquí se obtuvieron equilibrios estables para ambos parches. Al cambiar uno parámetro por caótico y el otro correspondiente a equilibrio, se obtuvieron también equilibrios. Finalmente al poner ambos son caóticos, se obtuvieron órbitas periódicas o caos.



El segundo caso consistió en poca movilidad para ambos parches. Aquí también se tomaron los tres subcasos mencionados anteriormente. Los resultados fueron equilibrio para cuando ambos parámetros corresponden a equilibrios y órbitas periódicas o caos para las otras dos posibilidades.



El último caso fue aquel en donde ambos parches presentan mucha movilidad. Dentro de los tres mismos subcasos que se tomaron, los resultados fueron órbitas periódicas o equilibrio para parámetros de equilibrio, órbitas periódicas para parámetros de equilibrio y caótico y caos para ambos parámetros caóticos.



Algunos resultados que consideramos importantes son, entre otros, que si la tasa reproductiva de ambos parches está por debajo de la caótica, la movilidad no altera el comportamiento de equilibrio, solamente provoca que el equilibrio mejore para la especie que presenta una movilidad menor. También se vio que si uno de los parches tiene un índice reproductivo caótico y el otro está por debajo de ese valor crítico, entonces la movilidad produce órbitas periódicas o caos para ambos parches. En conclusión se puede decir que la movilidad provoca que ambos parches presenten un comportamiento similar aun en el caso en que el comportamiento en los parches aislados sea opuesto.

Si en vez de tener crecimiento de acuerdo a un modelo logístico se tiene uno que sigue el modelo de Ricker, entonces damos lugar al sistema de la siguiente forma

$$(3.12) \quad \begin{aligned} y_{t+1} &= (1-p)y_t \exp\{r_1(1-y_t)\} + sz_t \exp\{r_2(1-z_t)\} \\ z_{t+1} &= py_t \exp\{r_1(1-y_t)\} + (1-s)z_t \exp\{r_2(1-z_t)\}. \end{aligned}$$

Se llevó a cabo un análisis similar al de parches con crecimiento logístico. Un resultado importante al hacer un análisis similar al descrito para el caso logístico fue que para índices de reproducción que dan origen a equilibrios estables, la movilidad no afecta el comportamiento de equilibrio, sólo cambia el valor de éste para cada especie. También, en el caso en que uno de los índices sea menor que el que produce caos y el otro sea caótico, se presentan tanto equilibrio como órbitas periódicas. Para valores de ambos parámetros mayores a 2.56, que corresponden a caóticos, el comportamiento varía desde equilibrio y órbitas periódicas en el caso en que ambos parches tengan gran movilidad, hasta comportamiento caótico para poblaciones con poco movimiento pasando también por órbitas periódicas.

Un análisis más detallado de estos casos puede llevarnos a ver qué tipo de estrategias aportan un mayor beneficio a la especie en general. También es posible analizar el efecto que tiene la movilidad en cada parche visto individualmente. Este modelo tiene muchas simplificaciones que lo hacen poco realista. Sin embargo, siguiendo esta misma idea y considerando que el medio también influye en la reproducción de la población, es decir, variando las tasas de crecimiento, se podrían obtener resultados importantes con la ayuda de más herramienta matemática para el análisis.

Después de haber analizado el caso de un hábitat con dos parches, consideremos ahora un hábitat bidimensional compuesto por n parches (discretos), donde cada uno de estos parches se denotará como x_i ,

$i = 1, 2, \dots, n$. Sea $N_t(x_i)$ la población en un parche x_i al inicio de la etapa sedentaria t . Durante ésta, el tamaño de la población al tiempo $t + 1$ va a crecer de acuerdo a la función $f(x, N_t(x))$. La función f depende tanto de la densidad de la población como de la posición x . En algunos casos, para facilitar el problema, es posible suponer que la reproductividad de la especie no depende de la posición y ; por tanto, está dado por $f(N_t(x))$. En la etapa de dispersión los $f(x_i, N_t)$ organismos se mueven de tal forma que para el inicio del siguiente ciclo el tamaño de la población está dado por

$$(3.13) \quad N_{t+1}(x_i) = \sum_{j=1}^n k(x_i, x_j) f(x_j, N_t),$$

siendo $k(x_i, x_j)$ la probabilidad de que un individuo se mueva, durante la etapa dispersoria, del parche j al parche i . El paso siguiente es analizar esta misma situación en un hábitat continuo.

3. Modelos a tiempo discreto con espacio continuo

Cuando la población está distribuida continuamente, x es una variable espacial continua en algún intervalo ya sea finito o infinito. En este caso, la suma en (3.13) se convierte en una integral, y la ecuación que resulta es una ecuación integral y en diferencias dada por

$$(3.14) \quad N_{t+1}(x) = \int_a^b k(x, y) f(N_t(y)) dy$$

Aquí $k(x, y) dy$ es la probabilidad de que un individuo se mueva del intervalo $(y, y + dy)$ al punto x . Por ser una *función de densidad*,

$$(3.15) \quad \int_R k(x, y) dy = 1.$$

Además, en ausencia de dispersión, la población en un punto x sólo cambia de acuerdo a $f(N_t(x))$.

Si el ambiente es isotrópico, es decir, que las condiciones son iguales en cualquier punto, las densidades $k(x_i, y_i)$ son simétricas en x y y . Por lo tanto $k(x, y) = k(y, x)$, y sólo dependen de la distancia entre el recurso y su destino.

34 3. MODELOS A TIEMPO DISCRETO DE FENÓMENOS DE DISPERSIÓN

Encontrar una función de densidad que describa lo que sucede en la realidad en el caso de organismos cuya distribución es continua puede resultar una tarea bastante difícil. Como ejemplo, tomemos como hábitat un intervalo cerrado $[-\frac{L}{2}, \frac{L}{2}]$ de longitud L y como densidad la función

$$(3.16) \quad k(x, y) = \frac{1}{2} \alpha \exp(-\alpha |x - y|) f(N_t(y)) dy.$$

La ecuación que se obtiene es

$$(3.17) \quad N_{t+1}(x) = \frac{1}{2} \alpha \int_{-\frac{L}{2}}^{\frac{L}{2}} \exp(-\alpha |x - y|) f(N_t(y)) dy.$$

Kot y Sheaffer [10] han estudiado este tipo de modelos y han probado la existencia de soluciones en forma de onda viajera con herramientas desarrolladas por Weinberger [19] para las ecuaciones integrales y en diferencias. En Capítulo 4 trataremos dos modelos en los que utilizan la ecuación (3.14) con algunas modificaciones para modelar la dispersión de plantas.

CAPÍTULO 4

Otro enfoque al problema de dispersión. Un ejemplo.

En este capítulo se estudiará un modelo desarrollado por L. Allen, E. Allen y X. Gilliam en su trabajo titulado "*Dispersal and competition models for plants*" [1] para la dispersión de plantas con reproducción discreta, donde las generaciones no se traslapan. Se construirá el modelo y se hará el análisis de éste.

La dispersión en plantas se da por medio de las semillas. Estas pueden germinar o mantenerse latentes por varias etapas de germinación. Si no hay bancos de semillas, el crecimiento y dispersión de este tipo de poblaciones puede modelarse con una ecuación integral y en diferencias como las mencionadas en el Capítulo 3.

$$(4.1) \quad n_{t+1}(x) = \int_R k(x, y) g(n_t(z)) dz.$$

Para estos modelos se ha probado la existencia de soluciones del tipo onda viajera [19]. Sin embargo, fenómeno importante y muy común que este tipo de modelos no toman en consideración es la latencia en las semillas. Esta consiste en un periodo donde el metabolismo de la semilla se desacelera esperando a que haya condiciones favorables en el medio para iniciar su germinación. Hay muchas más semillas en el banco en comparación a las que germinan. Por esta razón, a pesar de que el banco está sujeto a muchos peligros incluyendo la depredación de los animales, resulta ser un mecanismo de sobrevivencia de la especie. La latencia en las plantas anuales resulta ser un lazo crucial entre generaciones. L. Allen, E. Allen y X. Gilliam [1] proponen un modelo en donde sí se toma en consideración la latencia de las semillas y para el cual demuestran la presencia de soluciones de tipo ondas viajeras calculando las velocidades de éstas.

1. Modelo para plantas anuales

Para el caso de una planta anual, ésta tiene un ciclo de vida que comienza con la germinación de las semillas que han sobrevivido el ciclo anterior. De éstas, sólo una fracción germina al inicio del ciclo y el resto pasa a formar parte del banco de semillas que podrá germinar el siguiente año. Sólo una porción de las semillas germinadas se convertirá en plantas, y de éstas, sólo una fracción llegará a la etapa adulta. Las adultas son las que tienen la capacidad de producir semillas, las cuales se dispersan con cierta distribución de probabilidad. Con esto se termina el ciclo que vuelve a empezar con las nuevas semillas.

Definiremos varias variables que se utilizarán en el modelo:

P_I = probabilidad de sobrevivir al ciclo anterior

P_G = probabilidad de germinación

P_E = probabilidad de establecerse como planta

P_A = probabilidad de llegar a adulto

d = número de semillas producidas por adulto

$n_t(x)$ = densidad de plantas adultas al tiempo t en la posición x

$r_t(x)$ = densidad de las semillas del banco al tiempo t en x

$y_t(x)$ = densidad de semillas nuevas al tiempo t en x

$f(x, z)$ = función de densidad de probabilidad.

En este caso, la probabilidad de que alguna semilla que se encuentra entre y y $y + \Delta y$ pase a la posición x está dado por

$$\int_y^{y+\Delta y} f(x, z) dz.$$

Se considerará que $f(x, z)$ cumple con las siguientes condiciones:

1. $f \in C(\mathbb{R}^2)$; f es no negativa, diferenciable por pedazos en \mathbb{R}^2 y $\left| \frac{\partial f}{\partial z} \right|$ está acotada por una función integrable en \mathbb{R}^2 .

2. $f(x, z) \equiv f(u)$, donde $u = |x - z|$

$$\int_{\mathbb{R}^2} f(u) du = 1,$$

y existe un intervalo $(0, \xi]$, con $\xi > 0$, en donde $f(u) > 0$ para $u \in (0, \xi]$.

3. $\lim_{x \rightarrow \infty} \int_a^\infty f(x, z) dz = 1 \quad \forall a \geq 0$ y

4. Existen constantes $s_1, s_2, s_3, s_4 > 0$ tales que

$$\int_{-\infty}^0 f(x, z) dz \leq s_1 \exp(-s_2 x)$$

y

$$\int_0^\infty f(x, z) \exp(-s_2 z) dz \leq s_3 \exp(s_2 (s_4 s_2 - x)).$$

Ejemplos importantes de funciones de densidad que satisfacen estas condiciones son :

- la distribución normal con D como coeficiente de difusión:

$$(4.2) \quad f(x, z) = \frac{\exp(-(x-z)^2 / 2D^2)}{\sqrt{2D^2\pi}}.$$

En este caso las constantes que cumplen son $s_1 = 0.5 \exp(\frac{0.25}{D})$, $s_2 = \frac{1}{D}$, $s_3 = 1$ y $s_4 = 0.25D$.

- distribución Weibull 1:

$$(4.3) \quad f(x, z) = \frac{1}{2b_1} \exp\left(-\frac{|z-x|}{b_1}\right) \quad b_1 > 0$$

y

- distribución Weibull 2:

$$(4.4) \quad f(x, z) = \frac{|z-x| \exp(i(z-x)^2 / b_2^2)}{b_2^2} \quad b_2 > 0$$

Para la Weibull 1, las constantes s_1, s_2, s_3, s_4 están dadas por $0.5, \frac{0.5}{b_1}, \frac{4}{3}$ y 0 respectivamente. Para la Weibull 2, s_1, s_2, s_3, s_4 tienen valores $0.5 \exp(\frac{0.25}{b_2^2}), \frac{1}{b_2^2}, 1.5$ y $0.25b_2^2$ respectivamente.

Se supondrá que la densidad de las plantas tiene un máximo que en este caso llamaremos M con $M > 0$. Como la densidad de las semillas no puede exceder de M , a este término se le conoce como capacidad de carga.

Puesto que el caso que se está viendo es el de plantas anuales, el tiempo t se mide en años. De acuerdo a las condiciones antes mencionadas, las densidades de plantas adultas, semillas nuevas y semillas residuales pueden ser modeladas por las siguientes ecuaciones:

$$(4.5) \quad n_{t+1}(x) = P_A P_E P_G P_I (y_t(x) + r_t(x))$$

$$(4.6) \quad r_t(x) = (1 - P_G) P_I (y_{t-1}(x) + r_{t-1}(x))$$

$$(4.7) \quad y_t(x) = \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\}.$$

Si se sustituyen (4.6) y (4.7) en (4.5) se tiene una sola ecuación:

$$\begin{aligned} n_{t+1}(x) &= a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\} + ab (y_{t-1}(x) + r_{t-1}(x)) \\ &= a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\} + bn_t(x). \end{aligned}$$

Por lo tanto,

$$(4.8) \quad n_{t+1}(x) = a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\} + bn_t(x),$$

donde $a = P_A P_E P_G P_I$ y $b = P_I (1 - P_G)$.

Si no existe el banco de semillas, la ecuación que se obtiene es una similar a la (4.1) ya que $P_G = 1$ y el segundo término se anula.

De la ecuación (4.5) puede verse que el modelo no es densodependiente ya que la densidad de las plantas al tiempo $t + 1$ no depende de la que se tiene al tiempo t .

Los estados estacionarios de (4.8) se obtienen resolviendo la ecuación

$$(4.9) \quad n_t(x) = a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\} + b n_t(x),$$

y son dos

$$\begin{aligned} n^{**} &= 0, \\ n^* &= \frac{aM}{1-b}. \end{aligned}$$

El segundo existe mientras se tenga la condición

$$M < d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \quad \text{equivalente a} \quad ad > 1 - b.$$

Esto se traduce en que $dn^* > M$, lo cual significa que el número de semillas producidas por las planta en condiciones de reproducirse debe ser mayor que la capacidad de carga de las semillas, ya que $b < 1$ y $n^* > 0$. Si esto sucede, entonces la población puede sobrevivir. Estudiaremos, ahora la estabilidad del equilibrio no trivial haciendo algunas suposiciones sobre las condiciones iniciales: $n_0(x)$ es no negativo y continuo por pedazos en \mathbb{R} y estrictamente positiva en algún intervalo $[\alpha, \beta]$. De la ecuación (4.8) y la condición (2) para $f(x, z)$ se sigue que $n_t(x)$ es continua por pedazos y positiva en un intervalo de la forma $[\alpha - t\xi, \beta + t\xi]$ con $t = 1, 2, \dots$

Proposición 4.1. Si $ad > 2$, entonces la solución $n_t(x)$ de la ecuación (4.8) converge uniformemente en compactos de \mathbb{R} a $n^* = \frac{aM}{(1-b)}$ cuando $t \rightarrow \infty$.

DEMOSTRACIÓN: Sea C un subconjunto compacto en \mathbb{R} . Entonces existe $x_0 > 0$ tal que $C \subset [-x_0, x_0]$. Se tomará $\epsilon > 0$ y $x_1 > x_0$ de tal forma que para toda x que cumple $|x| \leq x_1$, se satisfacen las desigualdades

$$ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) > 1$$

y

$$\int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) du > \frac{1}{2} - \epsilon.$$

Ahora se escoge $t_0 \geq 0$ tal que $n_{t_0}(x) > 0$ en $[-x_1, x_1]$. Esta t_0 existe gracias a las condiciones que cumple $n_t(x)$ mencionadas antes de la

proposición. Si llamamos $\bar{n} = \inf_{|x| \leq x_1} \{n_{t_0}(x)\}$, se puede garantizar que \bar{n} es estrictamente positiva por los siguientes argumentos: en $t = 0$

$$\int_{a-\xi}^{\beta+\xi} f(x, z) n_0(z) dz$$

es positiva y continua en $x \in [a - x_i, b - x_i]$ por lo que tiene un ínfimo estrictamente positivo. Entonces

$$\min \left\{ M, d \int_{a-\xi}^{\beta+\xi} f(x, z) n_0(z) dz \right\}$$

es continuo y estrictamente positivo en $[a - x_i, b + x_i]$ y, por tanto, tiene un ínfimo estrictamente positivo. Como en el intervalo $[a - \xi, \beta + \xi]$,

$$n_1(x) \geq a \min \{ M, d a - \xi^{\beta+\xi} f(x, z) n_1(z) dz \},$$

entonces $n_1(x)$ tiene un ínfimo estrictamente positivo en $[a - x_i, b + x_i]$, y extendiendo este argumento a $n_t(x)$,

$$\int_{a-t\xi}^{\beta+t\xi} f(x, z) n_{t-1}(z) dz$$

es continua y positiva para x en $[a - t\xi, \beta + t\xi]$.

Como

$$n_t(x) \geq a \min \left\{ M, d \int_{a-t\xi}^{\beta+t\xi} f(x, z) n_{t-1}(z) dz \right\},$$

$n_t(x)$ tiene un ínfimo estrictamente positivo en el intervalo $[a - x_i, b + x_i]$, y para $u \in (0, x_i]$, $f(u) > 0$. Ahora si es posible garantizar que para $t_0 \geq 0$

$$\bar{n} = \inf_{|x| \leq x_1} \{n_{t_0}(x)\} > 0.$$

Para continuar con la demostración, se considerarán dos casos:

Caso 1: $\bar{n} \geq aM$

Para $|x| \leq x_1$ se tiene que

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_{t_0}(z) dz &\geq \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) n_{t_0}(z) du \\ &\geq \bar{n} \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) du > \bar{n} \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) \\ &> \frac{\bar{n}}{ad} \geq \frac{aM}{ad} = \frac{M}{d}. \end{aligned}$$

Tomando en cuenta que $M < d \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) n_{t_0}(x) du$ para $|x| \leq x_1$, se tiene que

$$\begin{aligned} n_{t_0+1}(x) &= aM + bn_{t_0}(x) \\ &> aM, \\ n_{t_0+2}(x) &= aM + bn_{t_0+1}(x) \\ &= aM + b(aM + bn_{t_0}(x)) \\ &= aM + baM + b^2n_{t_0}(x), \\ n_{t_0+3}(x) &= aM + bn_{t_0+2}(x) \\ &= aM + b(aM + baM + b^2n_{t_0}(x)) \\ &= aM + baM + b^2aM + b^3n_{t_0}(x), \end{aligned}$$

y, en general,

$$\begin{aligned} n_{t_0+t}(x) &= aM + baM + b^2aM + \dots + b^{t-1}aM + b^t n_{t_0}(x) \\ &= \sum_{i=0}^{t-1} aM b^i + b^t n_{t_0}(x). \end{aligned}$$

Ahora,

$$\begin{aligned} |n_{t_0+t}(x) - n^*| &= \left| \sum_{i=0}^{t-1} aM b^i + b^t n_{t_0}(x) - \frac{aM}{1-b} \right| \\ &\leq \left| \sum_{i=0}^{t-1} aM b^i - \frac{aM}{1-b} \right| + |b^t n_{t_0}(x)| \\ &\leq aM \left| \sum_{i=0}^{t-1} b^i - \frac{1}{1-b} \right| + b^t B \\ &= aM b^t \left| \frac{1}{1-b} \right| + b^t B \\ &= aM \sum_{i=t}^{\infty} b^i + b^t B. \end{aligned}$$

Por lo tanto, en el intervalo $[-x_1, x_1]$ y en el compacto C , $n_t(x)$ converge uniformemente a n^* ya que $b < 1$ y la cota no depende de x . Para esto se hizo la suposición de que existe un límite máximo B al que la población puede llegar al tiempo t_0 , lo cual tiene mucho sentido.

Caso 2: $\bar{n} < aM$

Se demostrará que para algún t^* que cumple $t^* > t_0$, se tiene que $n_{t^*}(x) \geq aM$ para $|x| \leq x_1$. Con esta condición es posible aplicar el

caso 1 y se tiene el resultado que se quiere. Esta demostración se hará por contradicción.

Supongamos que para todo $t > t_0$ y para alguna x^* con $|x^*| \leq x_1$, $n_t(x^*) < aM$. Por la ecuación (4.8), se tiene que

$$\begin{aligned} n_{t_0+1}(x^*) &= a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz \right\} + b n_{t_0}(x^*) \\ &= ad \int_{\bar{x}} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz + b n_{t_0}(x^*) \\ &\geq ad \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz + b n_{t_0}(x^*) \\ &\geq ad\bar{n} \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) dz + b n_{t_0}(x^*) \\ &> ad\bar{n} \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b n_{t_0}(x^*) \\ &\geq \bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right). \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} n_{t_0+2}(x) &= a \min \left\{ M, d \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0+1}(z) dz \right\} + b n_{t_0+1}(x^*) \\ &= ad \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0+1}(z) dz + b n_{t_0+1}(x^*) \\ &\geq ad \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) n_{t_0+1}(z) dz + b n_{t_0+1}(x^*) \\ &\geq ad\bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right) \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) dz + b n_{t_0+1}(x^*) \\ &> ad\bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right) \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) \\ &\quad + b\bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right) \\ &= \bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right)^2. \end{aligned}$$

Ahora supongamos que vale para $t_0 + k$, es decir, que

$$n_{t_0+k}(x^*) \geq \bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right)^k.$$

entonces

$$\begin{aligned}
 n_{t_0+k+1}(x) &= ad \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0+k}(z) dz + bn_{t_0+k}(x^*) \\
 &\geq ad \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) n_{t_0+k}(z) dz + bn_{t_0+k}(x^*) \\
 &\geq ad\bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right)^k \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) dz \\
 &\quad + b\bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right)^k \\
 &\geq \bar{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + b \right)^{k+1}
 \end{aligned}$$

Dado que $ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) > 1$ se concluye que $n_t(x^*) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$, lo cual contradice el hecho de que $n_t(x^*) < aM$. Por lo tanto existe un $t^* > t_0$, tal que

$$\inf_{x \leq x_1} n_{t^*}(x) = \bar{n} \geq aM$$

y es posible aplicar el caso 1 a $n_{t^*}(x)$. ■

Con este resultado, podemos concluir que bajo ciertas condiciones para las constantes, la población va a tender al punto de equilibrio con lo cual se tendrá que es asintóticamente estable. Posteriormente se probará la existencia de soluciones del tipo onda viajera para éste modelo.

2. Modelo para plantas perennes

Con algunas modificaciones del modelo anterior, es posible obtener un modelo para la dispersión de plantas perennes. En este caso, una parte de las plantas adultas sobrevive a la siguiente etapa por lo que la densidad de las plantas adultas sí resulta de importancia. No se va a considerar la densidad de las semillas explícitamente sino sólo la de las plantas adultas para simplificar el modelo. Se suponen algunas cosas: una fracción $P_S n$ de las plantas adultas sobrevive año con año. No hay banco residual de semillas, es decir, que sólo las producidas en esa

44 4. OTRO ENFOQUE AL PROBLEMA DE DISPERSIÓN. UN EJEMPLO.

etapa germinan, en términos del modelo anterior, esto quiere decir que $r_t(x) = 0$ y no afecta al modelo ya que los sobrevivientes adultos son los que determinan en gran parte a las siguientes generaciones. Por último se supone que existe una densidad máxima K para las plantas adultas en lugar de para las semillas pues en este caso las plantas adultas no mueren después de un año sino que sobreviven, y la densidad de éstas será la que limitará la germinación de nuevas semillas.

Si se utilizan las mismas variables definidas en el modelo anterior, sólo hay que introducir dos nuevas:

K = densidad máxima de plantas adultas

P_s = probabilidad de sobrevivencia de las plantas adultas a la siguiente temporada.

De aquí se obtiene una ecuación para la densidad de la población adulta de plantas:

$$\begin{aligned} n_{t+1}(x) &= \min \left\{ K, P_s n_t(x) + P_1 P_A P_E P_G d \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\} \\ &= \min \left\{ K, P_s n_t(x) + ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\}, \end{aligned}$$

con $a = P_1 P_A P_E P_G$.

Los equilibrios de esta ecuación son

$$(4.10) \quad n^* = 0$$

$$(4.11) \quad n^* = K \quad \text{si } ad > 1 - P_s.$$

La estabilidad de n^* se puede demostrar bajo la condición $ad > 2$. Se supondrá que $n_0(x)$ es no negativa y continua por tramos en \mathbb{R} , y estrictamente positiva en un intervalo $[\alpha, \beta]$.

Proposición 4.2. Si $ad > 2$ entonces conforme $t \rightarrow \infty$, la solución $n_t(x)$ converge uniformemente en compactos en \mathbb{R} al estado estacionario $n^* = K$.

DEMOSTRACIÓN: Sea C un subconjunto compacto en \mathbb{R} . Entonces existe $x_0 > 0$ tal que $C \subset [-x_0, x_0]$. Escogamos $\epsilon > 0$ y $x_1 > x_0$ de tal forma que para $|x| \leq x_1$ se cumplan las condiciones

$$ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) > 1 \quad \text{y} \quad \int_{-x_1}^{x_1} f(u) du > \frac{1}{2} - \epsilon.$$

Escogemos $t_0 \geq 0$ tal que $n_{t_0}(x) > 0$ en $[-x_1, x_1]$ y sea $\tilde{n} = \inf_{|x| \leq x_1} n_{t_0}(x)$

Por un razonamiento muy similar al utilizado en la proposición (4.1), $\tilde{n} > 0$. La demostración también se hará por casos:

Caso 1: $\tilde{n} \geq aK$

Para $|x| \leq x_1$ se tiene que

$$n_{t_0+1}(x) = \min\left\{K, \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_{t_0}(z) dz + P_S n_{t_0}(x)\right\}.$$

Ahora, para encontrar el mínimo entre estas dos cantidad tenemos que

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_{t_0}(z) dz &\geq \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(x, z) n_{t_0}(z) dz \\ &\geq \tilde{n} \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(x, z) dz \\ &= \tilde{n} \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) du \\ &> \tilde{n} \left(\frac{1}{2} - \epsilon\right) \\ &> \frac{\tilde{n}}{ad} \\ &\geq \frac{K}{ad}. \end{aligned}$$

Por lo tanto

$$n_{t_0+1}(x) = K.$$

De la igualdad anterior se sigue que

$$n_{t_0+2}(x) = \min\left\{K, ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) K dz + P_S K\right\}.$$

Por otra parte,

$$\begin{aligned} \int_R adf(x, z) K dz &> ad \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(x, z) K dz \\ &= adK \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) du \\ &> adK \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) \\ &> K. \end{aligned}$$

Por lo tanto, el mínimo otra vez es K y tenemos que

$$n_{t_0+2}(x) = K.$$

Ahora supongamos que vale para t , es decir, que

$$n_{t_0+t}(x) = K,$$

entonces para $t+1$ se tiene que

$$n_{t_0+t+1}(x) = \min \left\{ K, ad \int_R f(x, z) K dz + P_S K(x) \right\}.$$

En este caso también se tiene que

$$\begin{aligned} ad \int_R f(x, z) K(z) dz &\geq ad \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(x, z) K dz \\ &= adK \int_{x-x_1}^{x+x_1} f(u) du \\ &> adK \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) \\ &> K, \end{aligned}$$

concluyendo que

$$n_{t_0+t}(x) = K \quad \forall t \geq 0 \text{ y } |x| \leq x_1.$$

Caso 2: $\bar{n} < K$

Se demostrará que existe $t^* > t_0$, tal que $n_t(x) = K$ para $|x| \leq x_1$. Como consecuencia es posible aplicar el caso 1, lo cual prueba el resultado. Supongamos que ocurre lo contrario, es decir, que $n_t(x^*) < K$ para algún x^* con $|x^*| \leq x_1$ y para todo $t > t_0$. Entonces para $t = t_0$

$$\begin{aligned}
n_{t_0+1}(x^*) &= \min \left\{ K, ad \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz + P_S n(t, x^*) \right\} \\
&= ad \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz + P_S n_{t_0}(x^*) \\
&\geq ad \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) n_{t_0}(z) dz + P_S n_{t_0}(x^*) \\
&\geq ad \hat{n} \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) dz + P_S n_{t_0}(x^*) \\
&> ad \hat{n} \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \hat{n} \\
&= \hat{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right).
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
n_{t_0+2}(x^*) &= ad \int_{\mathbb{R}} f(x^*, z) n_{t_0+1}(z) dz + P_S n_{t_0+1}(x^*) \\
&\geq ad \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) n_{t_0+1}(z) dz + P_S n_{t_0+1}(x^*) \\
&\geq ad \hat{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right) \int_{x^*-x_1}^{x^*+x_1} f(x^*, z) dz \\
&\quad + P_S n_{t_0+1}(x^*) \\
&> \hat{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right) \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right) \\
&= \hat{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right)^2,
\end{aligned}$$

y por inducción.

$$n_{t_0+t}(x^*) \geq \hat{n} \left(ad \left(\frac{1}{2} - \epsilon \right) + P_S \right)^t.$$

Como $(ad(\frac{1}{2} - \epsilon) + P_S) > 1$, se tiene que $n_t(x^*) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ lo cual es una contradicción con el hecho de que $n_t(x^*) < K$. Por lo tanto se puede aplicar el caso 1 a $n_t(x)$ siendo $|x| \leq x_1$. ■

Con esto se vio que los equilibrios no triviales en ambos modelos resultan ser estables y atractores, es decir que para ciertas condiciones en los parámetros la población sobrevive y de hecho se estabiliza. En el capítulo 1 se mencionaron varios ejemplos en donde las soluciones en forma de ondas viajeras eran las que provocaban la formación de patrones. En este caso, estos modelos resultan ser los análogos pero para tiempos discretos. Veremos que si se toman intervalos de tiempo infinitamente pequeños, el modelo resulta ser una ecuación de reacción-difusión.

Tomemos, el modelo para plantas perennes. Si se hace el desarrollo de Taylor de $n_t(z)$ alrededor de x , éste es de la forma

$$n_t(z) \approx n_t(x) + \frac{\partial n_t(x)}{\partial x} (z - x) + \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \frac{(z - x)^2}{2}.$$

Si se sustituye esta expresión en la ecuación (4.10) se tiene

$$n_{t+1}(x) = \min \left\{ K, P_S n_t(x) + ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(z) dz \right\}.$$

Supongamos que $f(x, z)$ es una densidad normal y que $K > n_t(x)$, entonces, al tomar el desarrollo de Taylor de n_{t+1} tenemos que

$$\begin{aligned} n_{t+1}(x) &\approx P_S n_t(x) + ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) \left(n_t(x) + \frac{\partial n_t(x)}{\partial x} (z - x) \right. \\ &\quad \left. + \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \frac{(z - x)^2}{2} \right) dz \\ &= P_S n_t(x) + ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) n_t(x) dz \\ &\quad + ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) \left(\frac{\partial n_t(x)}{\partial x} (z - x) + \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \frac{(z - x)^2}{2} \right) dz \\ &= P_S n_t(x) + ad n_t(x) + \frac{ad}{2} \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \frac{D}{2}. \end{aligned}$$

La forma de llegar a esta última expresión se debe a que si $f(x, z)$ es una distribución normal, el término cuadrado queda como

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} f(x, z) \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \frac{(z-x)^2}{2} dz &= \int_{\mathbb{R}} \frac{(-(x-z)^2/D)}{\sqrt{D\pi}} (z-x)^2 dz \\ &= \int_{\mathbb{R}} \frac{-\frac{u^2}{D}}{\sqrt{D\pi}} u^2 du \\ &= \frac{D}{2}, \end{aligned}$$

esta integral representa la varianza de la distribución normal.
Por otro lado, el término de primer orden se anula ya que

$$\int_{\mathbb{R}} f(x, z) (z-x) dz = 0.$$

pues en la distribución normal, el momento de primer orden es 0.
Considérese la diferencia

$$n_{t+1}(x) - n_t(x) = (ad - 1 + P_S)n_t(x) + \left(\frac{adD}{4}\right) \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2}$$

para el caso $n_{t+1}(x) \leq K$. Si en lugar de intervalos de una unidad, se toman intervalos con longitud Δt , entonces se tiene lo siguiente:

$$n_{t+\Delta t}(x) - n_t(x) = (ad - 1 + P_S)\Delta n_t(x) + \left(\frac{adD}{4}\right) \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2}.$$

Dividiendo entre Δt tomando el límite cuando $\Delta t \rightarrow 0$ se obtiene, para el caso en que $n_{t+1}(x) < K$ la ecuación

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{(ad - 1 + P - S)n_t(x)}{\Delta t} + \frac{adD}{4\Delta t} \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \\ &= r'n_t(x) + D' \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2}, \end{aligned}$$

donde

$$(4.12) \quad r' = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{(ad - 1 + P - S)}{\Delta t} \quad \text{y} \quad D' = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{adD}{4\Delta t}.$$

En el caso en el que $n_t(x) = K$

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \min \left\{ 0, r' n_t(x) + D' \frac{\partial^2 n_t(x)}{\partial x^2} \right\}.$$

Se buscan soluciones como ondas viajeras para ambos modelos, por lo que, siguiendo la definición que se hizo en un principio, se busca

$$n_t(x) = n(x - ct),$$

donde c es la velocidad de la onda. Además es necesario que

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} n(z) = n^* \quad \lim_{z \rightarrow \infty} n(z) = 0$$

Donde n^* tiene el valor $\frac{aM}{1-b}$ en el modelo para plantas anuales (4.8), y K para el de las plantas perennes (4.10). Weinberger [19] desarrolló una teoría muy importante para probar la existencia de soluciones como ondas viajeras. Sin embargo, en este caso no es posible aplicar sus resultados ya que ninguna de las ecuaciones (4.8) y (4.10) cumplen las condiciones necesarias.

A continuación se dará la prueba para la existencia de soluciones del tipo onda viajera para la ecuación (4.8).

Teorema 4.3. Sean

$$q_1 = \int_0^\infty f(0, z) dz$$

y

$$q_2 = \int_0^\infty \int_0^\infty f(0, z) f(z, y) dy dz.$$

Si

$$ad \geq \frac{\left(-(1 + P_S)(1 - q_1) + \sqrt{(1 + P_S)^2(1 - q_1)^2 + 4(q_1 - q_2)} \right)}{2(q_1 - q_2)},$$

entonces existen $c \geq 0$ y $v \in C[0, \infty)$ tales que $0 \leq v(x) \leq 1$ y $x \geq 0$ de tal forma que

$$(4.13) \quad n_t(x) = \begin{cases} K & \text{si } x - ct \leq 0, \\ Kv(x - ct) & \text{si } x - ct \geq 0 \end{cases}$$

y n satisface la ecuación (4.10) para el modelo de las plantas perennes.

La prueba de este teorema se divide en varios lemas y teoremas que se prueban a continuación.

Lema 4.4. Sea $w(x) = 1 - \int_0^\infty f(x, z)(1 - u(z)) dz$. Si para $x \geq 0$ $\lim_{x \rightarrow \infty} u(x) = 0$ y $0 \leq u(x) \leq 1$, entonces $\lim_{x \rightarrow \infty} w(x) = 0$ y $0 \leq w(x) \leq 1$ para $x \geq 0$. Más aún si $u'(x) \leq 0$ para $x \geq 0$ entonces $w'(x) \leq 0$ para $x \geq 0$.

DEMOSTRACIÓN: Se tiene que

$$0 \leq w(x) = 1 - \int_0^\infty f(x, z)(1 - u(z)) dz \leq 1,$$

por el hecho de que $0 \leq u(x) \leq 1$ y $0 \leq 1 - u(x) \leq 1$. Ahora, para toda $N \geq 0$ tenemos que

$$w(x) = 1 - \int_0^N f(x, z)(1 - u(z)) dz - \int_N^\infty f(x, z)(1 - u(z)) dz.$$

Al tomar límite se tiene que

$$(4.14) \quad \begin{aligned} \lim_{x \rightarrow \infty} w(x) &= 1 - \lim_{x \rightarrow \infty} \int_0^N f(x, z)(1 - u(z)) dz \\ &\quad - \lim_{x \rightarrow \infty} \int_N^\infty f(x, z)(1 - u(z)) dz, \end{aligned}$$

usando la propiedad 3 para $f(x, z)$ que dice que para $a \geq 0$

$$(4.15) \quad \lim_{x \rightarrow \infty} \int_0^a f(x, z) dz = 1,$$

tenemos que

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \int_0^N f(x, z)(1 - u(z)) dz = 0.$$

con lo cual, utilizando nuevamente la condición (4.15) para $f(x, z)$ se obtiene que

$$(4.16) \quad \begin{aligned} \lim_{x \rightarrow \infty} w(x) &= 1 - \lim_{x \rightarrow \infty} \int_N^\infty f(x, z)(1 - u(z)) dz \\ &= 0. \end{aligned}$$

Ahora supongamos que $u'(x) \leq 0$, al tomar $w'(x)$ para $x \geq 0$ se obtiene que

$$\begin{aligned}
 w'(x) &= - \int_0^{\infty} \frac{\partial f(x, z)}{\partial x} (1 - u(z)) dz \\
 &= \int_0^{\infty} \frac{\partial f(x, z)}{\partial z} (1 - u(z)) dz \\
 (4.17) \quad &= f(x, z)(1 - u(z)) \Big|_0^{\infty} + \int_0^{\infty} f(x, z) u'(z) dz \\
 &= -f(x, 0)(1 - u(0)) + \int_0^{\infty} f(x, z) u'(z) dz \\
 &\leq 0.
 \end{aligned}$$

La primera igualdad se obtiene derivando con respecto a x , en la segunda se utiliza el hecho de que $f(x, z) = f(u)$ donde $u = |x - z|$, es decir que la función de densidad es simétrica. A continuación se hace integración por partes y finalmente se llega a que $w'(x)$ es la suma de dos cosas negativas por la condición de que $u'(x) \leq 0$. ■

Teorema 4.5. Si

$$ad \geq \frac{-(1 + P_S)(1 - q_1) + \sqrt{(1 + P_S)^2(1 - q_1)^2 + 4(q_1 - q_2)}}{2(q_1 - q_2)}$$

entonces existen $c \geq 0$ y $v \in C[0, \infty)$ tales que $v(0) = 1$, donde

$$\begin{aligned}
 v(x) &= P_S v(x + c) + adw(x + c) \\
 w(x) &= 1 - \int_0^{\infty} f(x, z)(1 - v(z)) dz
 \end{aligned}$$

y además para toda $x \geq 0$ $0 \leq v(x) \leq 1$.

Para la demostración de este teorema se usarán dos lemas que se probarán antes.

Lema 4.6. Si se define una sucesión (v_n, c_n) recursivamente de la siguiente forma $v_0(x) = 0$ $c_0 = 0$ y

$$(4.18) \quad v_n = P_S v_{n-1}(x + c) + adv_{n-1}(x + c)$$

para $x \geq 0$ y $c \geq c_{n-1}$

$$(4.19) \quad S_n = \{c \in [c_{n-1}, \infty) : v_n(0) = 1\}$$

$$(4.20) \quad c_n = \sup S_n$$

$$(4.21) \quad w_n = 1 - \int_0^\infty f(x, z)(1 - v_n(z)) dz$$

excepto en el caso que $n = 1$ y $ad < \frac{1}{1-q_1}$ para el cual se define el valor $c_1 = 0$, entonces $\{v_n\}$ es una sucesión de funciones continuas en $[0, \infty)$ que cumplen $v_n \geq v_{n-1}$ para $c \geq c_{n-1}$.

DEMOSTRACIÓN: De acuerdo a como se definieron,

$$\begin{aligned} w_0(x) &= 1 - \int_0^\infty f(x, z) dz \\ v_1(x) &= ad w_0(x+c) \\ &= ad \left(1 - \int_0^\infty f(x+c, z) dz \right) \\ v_1(0) &= ad \left(1 - \int_0^\infty f(c, z) dz \right). \end{aligned}$$

Para analizar al conjunto S_1 , es necesario ver bajo que condiciones $v_1(0) = 1$, es decir, si

$$(4.22) \quad ad \left(1 - \int_0^\infty f(c, z) dz \right) = 1.$$

En el caso de que

$$ad \geq \frac{1}{1-q_1}$$

tenemos que

$$v_1(x) = adw_0(x+c)$$

es una función decreciente para c del valor $ad(1-q_1) \geq 1$ en $c = 0$ a 0 cuando $c \rightarrow \infty$. Por lo que existe una única c tal que (4.22) se cumple.

Si

$$ad < \frac{1}{1-q_1},$$

la c buscada no existe y es por esto que se define $c_1 = 0$. Para ambos casos, aplicando el lema (4.4) a $v_1(x)$ con $u(x) \equiv 0$ se tiene que $\lim_{x \rightarrow \infty} v_1(x) = 0$ y $v_1'(x) \leq 0$ para $x \geq 0$ y el valor de v_1 decrece de $ad(1-q_1)$ cuando $c = 0$ a 0 cuando $c \rightarrow \infty$. Por lo tanto es posible concluir que para $x \geq 0$ y $c \geq c_1$

$$v_0(x) = 0 \leq v_1(x) \quad v_1'(x) \leq 0 \quad \lim_{x \rightarrow \infty} v_1(x) = 0.$$

y

$$0 \leq v_1(x) = ad \left(1 - \int_0^{\infty} f(x+c, z) dz \right) \leq 1.$$

Para la segunda iteración

$$(4.23) \quad v_2(x) = P_S v_1(x+c) + adw_1(x+c),$$

con

$$S_2 = \{c \in [c_1, \infty) : v_2(0) = 1\}.$$

El término $P_S v_1(x+c)$ decrece pues v_1 es decreciente, y aplicando nuevamente el lema (4.4) a $w_1(x)$ con $u(x) = v_1(x)$ aseguramos que $v_2(x)$ es decreciente para $x \geq 0$.

Al tomar la diferencia de (4.23) con (4.22)

$$v_2(x) - v_1(x) = P_S v_1(x+c) + ad(w_1(x+c) - w_0(x+c)) \geq 0.$$

Por lo tanto $v_2(x) \geq v_1(x)$ para $x \geq 0$ y $c \geq c_1$, y en particular $v_1(0) \leq v_2(0)$ para $c \geq c_1$

$$S_2 = \{c \in [c_1, \infty) : v_2(0) = 1\}.$$

Para $ad \geq \frac{1}{1-q_1}$ se tiene que $v_1(0) \geq 1$, y por lo mismo $v_2(0) \geq 1$. Además, por ser decreciente la función v_2 para c , existe c tal que $v_2(0) = 1$ y S_2 es no vacío. En caso de que $ad < \frac{1}{1-q_1}$, $c_1 = 0$, entonces $v_1(0) = ad(1-q_1)$ y para que S_2 sea no vacío es necesario que $v_2(0) \geq 1$, es decir,

$$\begin{aligned} v_2(0) &= P_S v_1(0) + ad w_1(0) \\ (4.24) \quad &= (P_S + 1)ad(1 - q_1) + ad^2(q_1 - q_2) \\ &\geq 1. \end{aligned}$$

La igualdad se da cuando

$$ad^2(q_1 - q_2) + ad(P_S + 1)(1 - q_1) - 1 = 0.$$

Si se resuelve esto para ad se tiene

$$ad = \frac{-(P_S + 1)(1 - q_1) + \sqrt{(P_S + 1)^2(1 - q_1)^2 + 4(q_1 - q_2)}}{2(q_1 - q_2)}.$$

Por lo tanto si

$$ad \geq \frac{-(P_S + 1)(1 - q_1) + \sqrt{(P_S + 1)^2(1 - q_1)^2 + 4(q_1 - q_2)}}{2(q_1 - q_2)},$$

entonces $v_2(0) \geq 0$ y S_2 es no vacío. Con esto se garantiza que $c_2 \neq 0$. Como c va a ser la velocidad de la onda, el que sea distinto de cero asegura que se tendrá una solución de tipo onda viajera con velocidad distinta de cero.

Si $c_2 = \sup S_2$ entonces para $x \geq 0$ y $c \geq c_2$ se tiene que $v_1(x) \leq v_2(x)$, $0 \leq v_2(x) \leq 1$, $v_2'(x) \leq 0$ y $\lim_{x \rightarrow \infty} v_2(x) = 0$.

Supongamos que hasta la $(n-1)$ -ésima iteración se cumple que para $c \geq c_{n-1}$ y $x \geq 0$

$$v_{n-1}(x) \geq v_{n-2}.$$

Para la n -ésima iteración se tiene que

$$v_n(x) = P_S v_{n-1}(x+c) + adw_{n-1}(x+c),$$

y tomando la diferencia de v_n con v_{n-1} resulta que

$$\begin{aligned} v_n(x) - v_{n-1}(x) &= P_S(v_{n-1}(x+c) - v_{n-2}(x+c)) \\ &\quad + ad(w_{n-1}(x+c) - w_{n-2}(x+c)) \\ &\geq 0, \end{aligned}$$

pues

$$w_{n-1}(x+c) - w_{n-2}(x+c) = \int_0^\infty f(x+c, z)(v_{n-1}(z) - v_{n-2}(z))dz.$$

Por el lema (4.4), $v'_n(x) \leq 0$ si $x \geq 0$ y $\lim_{x \rightarrow \infty} v_n(x) = 0$. Además $v_n(0) \geq 1$ para $c = c_{n-1}$ ya que $v_n(0) \geq v_{n-1}(0) \geq 1$ y como $v_n(x) \rightarrow 0$ si $c \rightarrow \infty$, existe $c \in [c_{n-1}, \infty)$ tal que $v_n(x) = 1$. Por lo tanto $S_n \neq \emptyset$. Si $c_n = \sup S_n$ entonces $c_n \geq c_{n-1}$ y como $v_{n-2}, v_{n-1} \in C[0, \infty)$, $v_n \in C[0, \infty)$. ■

Lema 4.7. La sucesión $\{c_j\}_{j=0}^\infty$ definida según (4.20) es creciente y acotada, y por lo tanto, su límite (que se denotará por c^*) existe.

DEMOSTRACIÓN: Por la forma como se construyeron las c_n , $c_n \geq c_{n-1} \geq \dots \geq c_1 \geq c_0 = 0$. Para ver que es acotada se demostrará que existe $\tilde{c} > 0$ tal que si $c > \tilde{c}$, $v_n(x) < 1$ para $n \in \mathbb{N}$ y $x \geq 0$ por lo que $c_n < \tilde{c}$ si $n \in \mathbb{N}$, es decir, que si $c > \tilde{c}$ ya no existirían las c_n de tal forma que $v_n(0) = 1$.

Para simplificar la notación definiremos

$$h(x) = \int_{-\infty}^0 f(x, z)dz.$$

Se sabe que

$$\int_{\mathbb{R}} f(x, z) dz = 1,$$

entonces

$$h(x) = 1 - \int_0^{\infty} f(x, z) dz$$

y, por las propiedades de $f(x, z)$,

$$\begin{aligned} v_1(x) &= adh(x+c) \\ &= ad \int_{-\infty}^0 f(x, z) dz \\ &\leq s_1 \exp(-s_2(x+c)). \end{aligned}$$

Es posible garantizar que existe $\bar{c} > 0$ tal que $ad \exp(-s_2\bar{c}) = 0.5$ y por tanto, para $c \geq \bar{c}$ y $x \geq 0$

$$v_1(x) < 0.5 \exp(-s_2x).$$

Ahora supongamos que

$$v_{n-1}(x) \leq 0.5 \exp(-s_2x),$$

entonces

$$\begin{aligned} v_n(x) &\leq 0.5P_S \exp(-s_2(x+c)) \\ &\quad + ad \left(1 - \int_0^{\infty} f(x+c, z) (1 - 0.5 \exp(-s_2z)) dz \right) \\ &\leq 0.5P_S \exp(-s_2c) \exp(-s_2x) \\ &\quad + ad \left(1 - \int_0^{\infty} f(x+c, z) dz \right) + 0.5(s_3 \exp(s_2(s_4s_2 - (x+c))) \\ &= (0.5P_S + ads_1 + 0.5s_3 \exp(s_2^2s_4)) \exp(-s_2c) \exp(-s_2x). \end{aligned}$$

por lo cual

$$v_n(x) \leq u(c) \exp(-s_2x).$$

Sea \bar{c} la solución de $u(c) = 0.5$, entonces para $c \geq \bar{c}$ y $x \geq 0$

$$v_n(x) \leq 0.5 \exp(-s_2 x) < 1.$$

Aplicando un argumento de inducción se concluye que $v_n(x) < 1$ para $n \in \mathbb{N}$, $x \geq 0$ y $c \geq \tilde{c}$. Esto quiere decir que $\{c_n\}_0^\infty$ está acotada superiormente por \tilde{c} . Además por ser monótona, creciente, y acotada, se puede asegurar que existe

$$\lim_{n \rightarrow \infty} c_n = c^*.$$

DEMOSTRACIÓN: Ahora se proseguirá con la demostración del teorema (4.5).

Definamos una nueva sucesión $\{v_n^*\}_1^\infty$ como $v_n^*(x) = v_n(x)$ para el caso en que $c = c^*$ y $x \geq 0$. Esta nueva sucesión está bien definida para $c = c^*$ y $n \in \mathbb{N}$ ya que $c_n \leq c^*$. También se tiene que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} v_n^*(0) = 1,$$

y $v_n^*(x)$ es decreciente. Denotemos

$$\lim_{n \rightarrow \infty} v_n^*(x) = v^*(x),$$

entonces, aplicando el teorema de Convergencia Monótona a $\{v_n^*\}_1^\infty$,

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} v_n^*(x) &= v^*(x) \\ &= P_S \lim_{n \rightarrow \infty} v_{n-1}^*(x+c) \\ &\quad + ad(1 - \lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^\infty f(x,z)(1-v_n(z))dz) \\ &= P_S v^*(x) + ad(1 - \int_0^\infty f(x,z)(1-v^*(z))dz). \end{aligned}$$

Por lo tanto, si en lugar de x se toma $x-c$ existe $c \in \mathbb{R}$ y $v \in C[0, \infty)$ que cumplen que para $x \geq c$

$$v(x-c) = P_S v(x) + adh(x) + ad \int_0^\infty f(x,z)v(z)dz.$$

y

$$v(0) = 1$$

Esta v y esta c son las que se buscaban en el teorema (4.5). ■

Si se define $n_t(x)$ como sigue,

$$(4.25) \quad n_t(x) = \begin{cases} K & \text{si } x - ct \leq 0, \\ Kc(x - ct) & \text{si } x - ct \geq 0, \end{cases}$$

ésta cumple con (4.10). Con esta prueba se tiene la existencia de soluciones de onda viajera para la ecuación (4.10), y para el caso de (4.8) es posible acotar las soluciones superior e inferiormente por las soluciones para (4.10). Para ver que las soluciones están acotadas, sea

$$u_t(x) = \frac{n_t(x)}{n^*},$$

donde

$$n^* = \frac{aM}{1-b},$$

y $u_0(x) = 1$ para $x \leq 0$ y $u_0(x) = 0$ para $x > 0$. Al sustituir esto en (4.8) se tiene

$$u_{t+1}(x) = \frac{n_{t+1}(x)}{n^*} = \min \left\{ 1 - b + bu_t(x), bu_t(x) + ad \int_R f(x, z) u_t(z) dz \right\}.$$

Ahora tomemos una \tilde{u}_t que cumpla

$$\tilde{u}_{t+1}(x) = \min \left\{ 1, b\tilde{u}_t(x) + ad \int_R f(x, z) \tilde{u}_t(z) dz \right\},$$

con $\tilde{u}_0(x) = 1$ si $x \leq 0$ y $\tilde{u}_0(x) = 0$ para $x > 0$. Esta $\tilde{u}_t(x)$ cumple (4.10) con $K = 1$ y $P_S = b$, por lo tanto, existe una solución para $\tilde{u}_t(x)$ de onda viajera.

Puesto que para $t, x \geq 0$

$$(1-b)\tilde{u}_{t+1}(x) \leq u_{t+1} \leq \tilde{u}_{t+1}(x).$$

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

entonces $u_t(x)$, y como consecuencia también $n_t(x)$, se propagan a la misma velocidad promedio que $\bar{u}_t(x)$.

Weinberger, en su trabajo, da una forma explícita para la velocidad mínima de las ondas viajeras. Si se definen dos operadores $Q_1[n](x)$ y $Q_2[n](x)$, uno para cada modelo de los antes estudiados, es posible probar que éstos cumplen las condiciones para la velocidad mínima de sus soluciones. Sea

$$Q_1[n](x) = \min \left\{ aM, d \int_R f(x, z)n(z)dz \right\} + bn(x),$$

para el modelo de las plantas anuales, y

$$Q_2[n](x) = \min \left\{ K, P_S n(x) + ad \int_R f(x, z)n(z)dz \right\}.$$

para el de plantas perennes.

Definición 4.8. Se define un *habitat* H como el conjunto de puntos en R con la propiedad de que si x y y pertenecen al conjunto H , entonces $x+y$ y $x-y$ también pertenecen. Esto implica que 0 está en H , y más aún, H es un grupo bajo la suma. En este espacio H también se define un operador $T_y u(x) = u(x-y)$

Definición 4.9. B es el conjunto de las funciones continuas en H con valores en el intervalo $[0, N]$, donde $N \geq n^*$.

Proposición 4.10. Si $ad + b \geq 1$ y $P_S + ad \geq 1$, entonces Q_1 y Q_2 cumplen las siguientes condiciones (que son las que cumplen los operadores del trabajo de Weinberger en donde define velocidades para las soluciones en forma de ondas):

1. $Q[n] \in B$ si $n \in B$
2. $Q[T_y(n)] = T_y(Q[n])$ para $n \in B$
3. Existe β , $0 < \beta \leq N$, de tal forma que $Q[\alpha] > \alpha$ para $\alpha \in (0, \beta)$, $Q[\alpha] \leq \alpha$ para $\alpha \in (\beta, N)$, $Q[0] = 0$ y $Q[\beta] = \beta$.
4. Si $m(x) \geq n(x)$, entonces $Q[m](x) \geq Q[n](x)$ para toda $x \in \mathbb{R}$.
5. Si n_t converge uniformemente a n cuando $t \rightarrow \infty$ en todo subconjunto acotado de \mathbb{R} , entonces $Q[n_t](x)$ converge a $Q[n](x)$ para cada $x \in \mathbb{R}$.

DEMOSTRACIÓN: Se irá probando cada condición:

1. Por la proposición (4.1), se tiene que Q_1 converge a n^* en compactos, por lo tanto, $Q_1[n] \in B$. Análogamente se tiene para Q_2 por la proposición (4.2).
2. Tenemos que

$$Q_1[n](x-y) = a \min \left\{ M \cdot d \int_R f(x-y, z)n(z)dz \right\} + bn(x-y)$$

$$T_y(Q_1[n]) = \min \left\{ aM, ad \int_R f(x-y, z)n(z)dz \right\} + bn(x-y).$$

$$Q_2[n](x-y) = \min \left\{ K, P_\xi n(x-y) + ad \int_R f(x-y, z)n(z)dz \right\}$$

$$T_y(Q_2[n]) = \min \left\{ K, P_\xi n(x-y) + ad \int_R f(x-y, z)n(z)dz \right\}.$$

Por lo tanto las igualdades se cumplen en ambos casos.

3. La condición (3) se cumple en la ecuación (4.8) si $\beta = n^*$, esto es, si $\beta = \frac{aM}{1-\beta}$, y en la ecuación (4.10) si $\beta = K$.
4. Sea $m(x) \geq n(x)$, entonces se cumple lo que se busca ya que

$$bm(x) + d \int_R f(x, z)m(z)dz \geq bn(x) + d \int_R f(x, z)n(z)dz.$$

5. Para demostrar esta condición es necesario tomar

$$\begin{aligned} |Q_1[n](x) - Q_1[n_t](x)| &\leq ad \int_{\mathbb{R}} f(x, z) |n(z) - n_t(z)| dz \\ &\quad + b |n(x) - n_t(x)| \\ &\leq ad \int_{\mathbb{R}} f(u) |n(x-u) - n_t(x-u)| du \\ &\quad + b |n(x) - n_t(x)| \\ &\leq ad \int_{-c}^c f(u) |n(x-u) - n_t(x-u)| du \\ &\quad + b |n(x) - n_t(x)| + ad \int_{|u|>c} f(u) 2N du \\ &< \epsilon(b + ad + ad2N). \end{aligned}$$

62 4. OTRO ENFOQUE AL PROBLEMA DE DISPERSIÓN. UN EJEMPLO.

La primera desigualdad se obtiene por la condición de convergencia uniforme de n_t ; posteriormente se hace un cambio de variable y se divide la integral en dos partes. Para la última desigualdad se usa una de las condiciones de la densidad para c suficientemente grande. Para la ecuación (4.10), se tiene algo similar,

$$\begin{aligned} |Q_2[n](x) - Q_2[n_t](x)| &\leq ad \int_a^x f(x, z) |n(z) - n_t(z)| dz \\ &\quad + P_S |n(x) - n_t(x)| \\ &\leq ad \int_a^x f(u) |n(x-u) - n_t(x-u)| du \\ &\quad + P_S |n(x) - n_t(x)| \\ &\leq ad \int_{-c}^c f(u) |n(x-u) - n_t(x-u)| du \\ &\quad + P_S |n(x) - n_t(x)| + ad \int_{u_i > c} f(u) 2N du \\ &< \epsilon (P_S + ad + ad2N). \end{aligned}$$

■

Los siguientes dos teoremas, cuya prueba no se hará, aseguran la existencia de una velocidad mínima c^* . Corresponden a los teoremas 6.3 y 6.4 del artículo de Weiberger [19].

Teorema 4.11. Si $m(x, dx)$ es una medida no negativa y acotada en un habitat H con la propiedad de que para toda función continua n que cumple que para $0 \leq n \leq N$,

$$Q[n](x) \leq \int n(x-y)m(y, dy),$$

entonces,

$$c^*(\xi) \leq \inf_{\mu > 0} \frac{1}{\mu} \log \int \exp(\mu x \xi) m(x, dx).$$

Teorema 4.12. Si $l(x, dx)$ es una medida no negativa y acotada en un habitat H con la propiedad de que $\int l(x, dx) > 1$ y además existe $\epsilon > 0$ tal que para toda función continua n en $0 \leq n \leq N$

$$Q[n](x) \geq \int n(x-y)l(y, dy),$$

entonces, el conjunto S es no vacío y

$$c^*(\xi) \geq \inf_{\mu > 0} \frac{1}{\mu} \log \int \exp(\mu x \xi) l(x, dx).$$

Para el caso que se está estudiando en este trabajo,

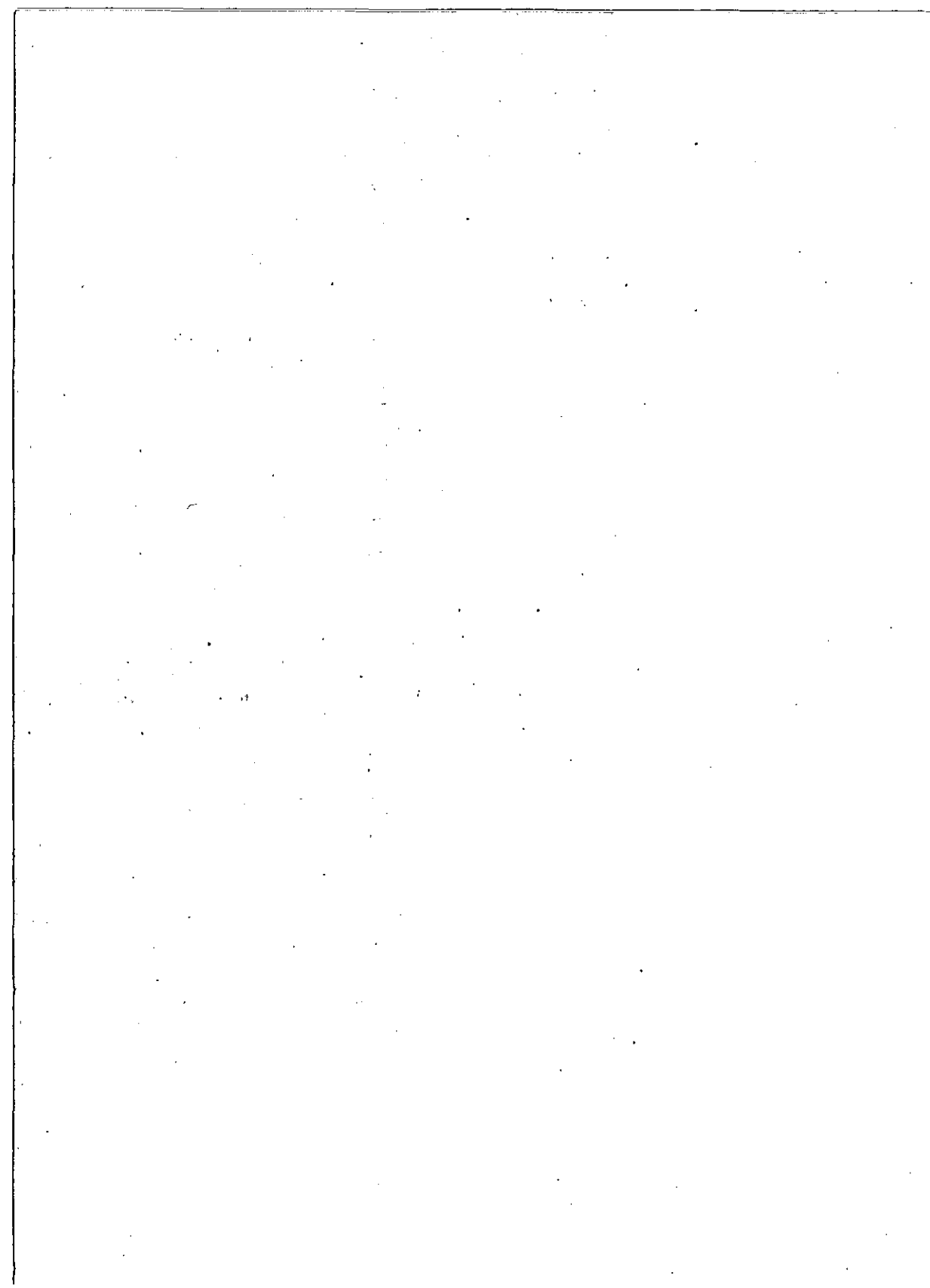
$$(4.26) \quad c^*(\xi) \geq \inf_{\mu > 0} \frac{1}{\mu} \log \left(b + ad \int_{\mathbb{R}} f(x) \exp(\mu x) dx \right), \text{ y}$$

$$(4.27) \quad c^*(\xi) \geq \inf_{\mu > 0} \frac{1}{\mu} \log \left(P_S + ad \int \exp(\mu x) dx \right),$$

donde la ecuación (4.26) corresponde a la velocidad para el modelo de plantas anuales, y la (4.27) para el de perennes.

Bibliografía

- [1] Allen, E., Allen, L. Gilliam, X., " Dispersal and competition in plants", *J. Math. Biol.* 34:455-461, 1996.
- [2] Arnold, R. Showalder, K. Tyson, J.J. " Propagation of chemical in space", *J. Chem. Educ.* Vol 64 9.1987. (traducción en inglés de original de R. Luther (1906))
- [3] Brown, D. y P. Rothery. *Models in Biology: Mathematics, Statis Computing*. Wiley,1993.
- [4] Courant, R., Fritz J., *Introducción al Cálculo y al análisis ma*. Linusa, 1998.
- [5] Edelstein-Keshet, L.: *Mathematical Models in Biology* Random Hou
- [6] Elaydi, S. *An Introduction to Difference Equations* Springer Verlag
- [7] Elton, C., *The pattern of Animal Communities*. Chapman and Hall
- [8] Fisher, R.A.. " The wave of advance of advantageous genes". *Ann. L* 7:353-369, 1937.
- [9] Kolmogorov, A., I. Petrovsky y N.Piscounov. " Étude de l'équati diffusion avec croissance de la quantité de matière et son applicat problème biologique", *Moscow, Univ. Bull. Math.* 1:1-25, 1937.
- [10] Kot, M., Shaffer, W.M., " Discrete-time growth-dispersal models" *Biosci.* 80:109-136, 1986.
- [11] May, R.M. " Simple mathematical models with very complicated dy" *Nature* 261:459-467, 1976.
- [12] Murray, J.D., *Mathematical Biology: Biomathematics Texts* 19. Sprin lag, 1993.
- [13] Okubo, A. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models* Verlag, 1980.
- [14] Pielou, E.C. *Mathematical Ecology* Wiley, 1977.
- [15] Sánchez Garduño, F., Esteva Peralta, L. " Ondas viajeras en ciencias -Biológicas I: Motivación y trabajos pioneros", *Revista Ciencias* 3 1994.
- [16] Skellam, J.G., " Random Dispersal in Theoretical Populations". *Bi* 38:196-218, 1951.
- [17] Tuckwell, H.C., *Elementary Applications of Probability Theory*. C and Hall, 1995.
- [18] Turing, A., " The Chemical Basis of Morphogenesis", *Phil. Trans. B* 72, 1952.
- [19] Weinberger, H.F., " Long-time behavior of a class of biological" *SIAM J. Math. Anal.* 13:353-396, 1982.



Apéndice

A.1 TEOREMA DEL VALOR MEDIO PARA INTEGRALES

Para una función continua $f(x)$ en el intervalo $[a, b]$, existe un valor ξ en el intervalo tal que

$$\int_a^b f(x)dx = f(\xi)(b - a).$$

A.2 CRITERIO DE BENDIXON

Si en una región simplemente conexa $D \subset \mathbb{R}^2$ sucede que

$$\operatorname{div}(U, V) = \frac{\partial f}{\partial U} + \frac{\partial g}{\partial V}$$

tiene el mismo signo, entonces el sistema

$$\begin{aligned}U' &= f(U, V) \\V' &= g(U, V)\end{aligned}$$

no tiene trayectorias cerradas en D .

A.3 TEOREMA DE ESTABILIDAD DE LYAPUNOV PARA ECUACIONES EN DIFERENCIAS

Una función V se llama de Lyapunov alrededor del equilibrio x^* si cumple con dos condiciones:

- $V_n(x)$ es positiva definida, es decir, $V_n(x) > 0$ para $x \neq x^*$ y continua en x para cada n
- $\Delta V = V_{n+1} - V_n \leq 0$

Si existe tal función, entonces el equilibrio es globalmente asintóticamente estable.

APÉNDICE

ALGUNOS CONCEPTOS DE PROBABILIDAD

En un espacio métrico, se define una variable aleatoria como un real valuada, que se denotará por X definida en los elementos del espacio Ω . Puede haber variables aleatorias discretas o segun los valores que estas toman. Las variables aleatorias toman un continuo de valores.

Para una variable aleatoria continua X , la función de distribución

$$F(x) = \mathbf{P}\{X \leq x\} \quad -\infty < x < \infty.$$

Se llama la ley de probabilidad de una variable aleatoria cuando se expresa con una función de densidad de probabilidad que es la derivada de la función de distribución. Algunos ejemplos de distribuciones y sus densidades son:

Distribución normal Una v.a. con densidad

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp\left(-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$$

para $-\infty < x < \infty$, $-\infty < \mu < \infty$ y $0 < \sigma^2 < \infty$, se llama normal. Los valores μ y σ^2 son la media y la varianza, y dicha v.a. se denota como $N(\mu, \sigma)$. Si $\mu = 0$ y $\sigma = 1$, la v.a. se llama v.a. normal estandar.

Distribución Weibull Una densidad Weibull con parámetro λ y

$$f(t) = (\lambda\rho)t^{\rho-1} \exp(-\lambda t^\rho) \quad t > 0 \quad \lambda, \rho \geq 0$$

su media y varianza son

$$\mathbb{E}(T) = \lambda^{-\frac{1}{\rho}} \Gamma\left(1 + \frac{1}{\rho}\right)$$

$$\text{Var}(T) = \lambda^{-\frac{2}{\rho}} \left[\Gamma\left(1 + \frac{2}{\rho}\right) - \Gamma^2\left(1 + \frac{1}{\rho}\right) \right].$$

Cuando $\rho = 1$ se tiene la densidad exponencial y cuando $\rho = 2$ la densidad rayleigh.

La función de distribución es

$$F(t) = 1 - \exp(-\lambda t^\rho).$$

A.5 TEOREMA DE CONVERGENCIA MONÓTONA

Sea $\{f_n\}$ una sucesión de funciones medibles en \mathbb{R} y suponga que

a) $a \leq f_1(x) \leq f_2(x) \leq \dots \leq \infty$ para toda $x \in \mathbb{R}$

b) $f_n(x) \rightarrow f(x)$ conforme $n \rightarrow \infty$ para toda $x \in \mathbb{R}$,

Entonces f es medible, y

$$\int_{\mathbb{R}} f_n dx \rightarrow \int_{\mathbb{R}} f dx \quad \text{conforme } n \rightarrow \infty$$

APÉNDICE