



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ONDAS VIAJERAS EN LA DISPERSIÓN  
DE ENFERMEDADES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MATEMÁTICA

P R E S E N T A :

MARIA JOCELYN LIZZETT HERNÁNDEZ ROMERO



DIRECTORA DE TESIS

DRA. MARIA DE LOURDES ESTEVA PERALTA

2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

1.Datos de la alumna

Hernández

Romero

María Jocelyn Lizzett

57 62 94 62

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Matemáticas

099149710

2.Datos de la tutora

Dra.

Esteva

Peralta

María de Lourdes

3.Datos del sinodal 1

Dr.

Falconi

Magaña

Manuel Jesús

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

Gómez

Alcaraz

Guillermo

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Garza

Hume

Clara Eugenia

6. Datos del sinodal 4

Dra.

García

Reimbert

Catherine

7. Datos del trabajo escrito

Ondas viajeras en la dispersión de enfermedades

87p.

2011

*a mi familia*

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha logrado gracias al apoyo de Maricela Romero Rivera y Jose Luis Hernández Oropeza, mis padres. Es a ellos a quienes debo mi agradecimiento y respeto, por haberme dado las herramientas necesarias para desarrollarme de manera plena como persona.

A Diana y Diego, mis hermanos, agradezco tener siempre alguien con quien compartir ideas, a Sofía le doy las gracias, por haberme brindado siempre una sonrisa sincera, y a Octavio, por la asistencia técnica y el apoyo incondicional durante la elaboración de este trabajo.

Agradezco de manera especial toda la paciencia y dedicación que la Doctora Lourdes Esteva Peralta tuvo conmigo, a lo largo del desarrollo de este trabajo.

Esta Tesis no sería un hecho sin la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Ciencias, a las cuáles debo no sólo mi educación académica, sino gran parte de mi formación personal.

# Indice

<b>Introducción</b>	<b>iv</b>
<b>1 Introducción</b>	<b>v</b>
<b>2 La ecuación de conservación</b>	<b>1</b>
2.1 La ecuación de balance en una dimensión . . . . .	1
2.2 La ecuación de transporte . . . . .	3
2.3 La ecuación de difusión . . . . .	5
2.4 Tiempo de transmisión por difusión . . . . .	7
2.4.1 Los Macrófagos . . . . .	11
2.5 La ecuación de advección . . . . .	14
<b>3 La ecuación de difusión no homogénea</b>	<b>16</b>
3.1 Modelos de dispersión de poblaciones . . . . .	16
3.2 Quimiostasis . . . . .	19
3.3 Estados estables . . . . .	20
<b>4 Soluciones en forma de onda viajera</b>	<b>22</b>
4.1 Ondas viajeras . . . . .	22
4.2 La ecuación de Fisher-Kolmogorov . . . . .	24
4.3 Estabilidad . . . . .	30
<b>5 Modelos de propagación de enfermedades infecciosas</b>	<b>34</b>
5.1 Propagación de enfermedades . . . . .	35
5.2 Soluciones en forma de onda viajera . . . . .	37
5.3 Propagación de la rabia entre zorros . . . . .	41
5.3.1 Posibles estrategias de control . . . . .	44

<b>6</b>	<b>Dispersión de enfermedades entre dos poblaciones</b>	<b>46</b>
6.1	Modelo de dispersión de enfermedades . . . . .	46
6.2	El número reproductivo básico . . . . .	48
6.3	Equilibrio endémico . . . . .	50
6.4	El modelo epidemiológico con dos poblaciones y dispersión geográfica . . . . .	53
6.5	Cálculo de la velocidad de onda mínima . . . . .	56
6.6	Migración . . . . .	61
6.7	Cálculo de la velocidad de onda mínima . . . . .	64
6.8	Análisis de sensibilidad . . . . .	68
6.9	Conclusiones . . . . .	69
<b>7</b>	<b>Apéndice</b>	<b>71</b>
7.1	Solución de la ecuación de Difusión homogénea en un dominio unidimensional no acotado. . . . .	71
7.2	La ecuación de difusión en coordenadas polares . . . . .	73
	<b>Bibliografía</b>	<b>74</b>



# Capítulo 1

## Introducción

Una de las grandes cualidades de las matemáticas es su capacidad de abstracción, lo que le permite abordar distintas disciplinas. El resultado de esta pequeña intromisión en otras áreas es de gran utilidad tanto para las matemáticas como ciencia pura, como para las otras disciplinas. Entre las más recientes e interesantes interacciones de las matemáticas con otras ciencias está la que ha tenido con aquella que estudia a los seres vivos: la biología. El resultado de esta interacción es la biología matemática, la cual se encarga de modelar fenómenos biológicos usando conceptos y técnicas matemáticas. De entre muchos de los trabajos que se pueden citar para ejemplificar los propósitos de la biología matemática, se encuentran las simulaciones de sistemas biológicos. Estas simulaciones son de gran ayuda para comprender al sistema real, pues no sólo con la observación de eventos que ocurren en el sistema se podrá comprender al mismo, sino que se puede, a partir de la simulación, suponer condiciones nuevas y aproximar los resultados del sistema simulado al real. Debemos tener siempre presente que estas condiciones nuevas deben estar completamente ligadas al sistema real. Una muestra de lo anterior la encontramos en los modelos para estimar el crecimiento de poblaciones, en los cuales las condiciones del sistema biológico determinan por completo el tipo herramienta matemática que se debe usar. Por ejemplo, si tenemos una comunidad en la cual la época de apareamiento, y por lo tanto la de nacimientos de nuevos individuos ocurren en tiempos específicos, es decir en temporadas fijas, entonces es suficiente con medir en esa temporada el tamaño de la población, y por lo tanto es conveniente tomar el tiempo de manera discreta. Si suponemos además que las generaciones no se traslapan, esto es, que los miembros de una generación no se aparean con la siguiente,

obtenemos modelos en ecuaciones en diferencias, en las cuales se encuentra una relación de recurrencia que nos permite saber cómo será la población en la siguiente generación. Esta dinámica de población es frecuente en animales que para su supervivencia dependen fuertemente de las condiciones ambientales de su entorno, como los osos, o animales que tienen una dinámica social basada en grupos grandes, como están los perros salvajes.

Por otro lado, si se estudian poblaciones que presentan un cambio rápido en el tamaño de su población en comparación con la escala de tiempo que se utiliza, es posible suponer que la población se reproduce de forma continua y podemos usar ecuaciones diferenciales ordinarias, para modelar su comportamiento. Además de estudiar el crecimiento de una población, podemos analizar cómo es que ésta interactúa con su entorno, ya que su crecimiento se ve afectado por diferentes factores, como la limitación de alimento, la interacción con otras poblaciones que comparten recursos limitados, o bien la dependencia de otra población para su alimentación. Los modelos clásicos Lotka-Volterra para la interacción depredador-presa dieron lugar al análisis de la dinámica de poblaciones que interactúan entre sí. Otra problemática que se puede abordar con modelos en ecuaciones diferenciales es el comportamiento de la difusión temporal de una enfermedad infecciosa en una población de individuos que permanece constante y que se puede subdividir en dos o más categorías desde el punto de vista epidemiológico.

Un aspecto importante en la modelación de fenómenos biológicos es la distribución espacial de los individuos los cuales pueden desplazarse de muy diversas maneras. Para comenzar el estudio de este aspecto podemos preguntarnos cómo es la distribución de los individuos en alguna área específica. El caso más sencillo es cuando consideramos una sola dimensión y sólo dos direcciones posibles para el desplazamiento de los individuos; a este tipo de movimiento se le denomina caminata aleatoria. Podemos decir que el interés en este tipo de movimiento se inició a partir de los descubrimientos del botánico escocés Robert Brown el cual publicó en 1828 los resultados de sus observaciones acerca de la fertilización de algunas plantas originarias de Australia. Durante el curso de estas observaciones examinó en el microscopio granos de polen suspendidos en un medio líquido, los cuales se desplazaban dentro del mismo en forma caótica. A este tipo de movimiento se le designó con el nombre de movimiento Browniano en honor a su descubridor.

El primero en suponer que no existe una fuerza sobrenatural que provoca el movimiento de las cosas, es decir, en enunciar una teoría no vitalicia para explicar el movimiento Browniano, fue Delsaux en 1877, quien propuso que

este movimiento se debe a la interacción entre dos fuerzas, ambas originadas por la acción de las moléculas que la partícula en movimiento tiene a su alrededor. Una de estas fuerzas es producto de los choques de las moléculas vecinas a la partícula y esta fuerza es la responsable de que se desplace. Una vez que se mueve, esta entra en contacto con otra fuerza, que es la de fricción, la cual se opone a dicho movimiento.

Einstein en 1905 formuló una teoría cuantitativa del movimiento Browniano, en la que obtuvo el coeficiente de difusión, que es la velocidad promedio a la cual se desplazan las partículas. El modelo de Einstein fue formalizado en 1923 por Norbert Wiener, y es en esta fecha que la teoría matemática del fenómeno de difusión comienza a desarrollarse, mientras que en el aspecto físico esta teoría continuó desarrollándose con los trabajos de Smoluchovsky, Langevin y Ornstein-Uhlenbeck [1].

Desde el punto de vista ecológico, la dispersión de las partículas que presentan movimiento Browniano se denomina difusión pasiva, y se define como aquella que afecta en general a organismos que tienen movimientos voluntarios mínimos o nulos y dependen del medio ambiente para transportarse a distancias considerables. Un ejemplo de la importancia de la difusión pasiva en el medio ambiente, lo encontramos al considerar la propagación de las semillas de los árboles. En la difusión de éstas, el viento tiene un papel importante aparte de otros aspectos del medio ambiente [14].

Otro ejemplo de difusión pasiva lo encontramos en el arrastre de pequeños insectos, el desplazamiento de bacterias en el aire, el polen o el fitoplancton en el mar. La difusión pasiva se caracteriza por ser lenta y depender en su totalidad del medio en que se realice. Para superar las limitaciones de este tipo de transporte podemos considerar un segundo tipo de difusión: la difusión activa. Dentro de este tipo de difusión, se encuentra la advección, que es un mecanismo de transporte resultante del movimiento de los individuos o partículas en conjunto y llevando la misma velocidad [17]. Este transporte se presenta en organismos que contribuyen de manera directa a su desplazamiento como por ejemplo grupos de animales que migran. El transporte donde los individuos eligen una dirección específica para su propagación como respuesta de algún agente ambiental, recibe el nombre de quimiostasis. También se conoce con el término taxis. La kinesis, otro tipo de movimiento de la misma clase, involucra cambios frecuentes en la dirección. En términos de fisiología, el tamaño de las células, la remoción de las toxinas en la san-

gre, el reemplazamiento de tejido y la liberación de drogas se valen de los fenómenos de advección y no sólo de la difusión pasiva.

Por otro lado, se sabe que las alteraciones en los niveles de transporte están relacionadas con distintas enfermedades como el cáncer, la arteriosclerosis y las enfermedades del riñón, por lo que, el estudio de estos procesos de transporte es muy importante.

Los modelos matemáticos que se utilizan para estudiar los procesos de difusión, son los llamados sistemas de reacción-difusión que en términos matemáticos están dados por ecuaciones del tipo

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u + F(u), \quad (1.0.1)$$

donde  $\nabla^2$  denota al operador de Laplace,  $D$  es una matriz formada por los coeficientes de difusión del sistema,  $u$  es un vector de  $m \times 1$  y  $F(u)$  representa características específicas de fenómenos a modelar. Por ejemplo, si  $F(u) = 0$  tendremos un tipo de difusión pasiva, o si deseamos incluir condiciones sobre el desarrollo de la población,  $F(u)$  puede representar un crecimiento de tipo logístico, lo que nos lleva a obtener la ecuación de Fisher-Kolmogorov, que se verá con detalle en el capítulo 4 de este trabajo. Otra posibilidad es que  $F(u)$  sea de la forma  $F(u) = \frac{\partial u}{\partial x}$ , en cuyo caso tendremos un sistema que modela un fenómeno de advección para representar la difusión activa, ya que  $F(u)$  permite incluir la hipótesis de dirección específica.

En el contexto biológico, fisiológico o químico, se han encontrado variables que se transportan a velocidad constante y no presentan cambio alguno en su perfil de distribución, a este tipo de desplazamiento se le llama onda viajera. Por ejemplo, el potencial de acción en las neuronas viaja a velocidad constante y no presenta cambio alguno en su perfil. Matemáticamente una onda viajera es una función  $f(z)$  donde  $z = x \pm ct$ ,  $x$  la distancia,  $t$  el tiempo y  $c$  la velocidad de propagación.

En este trabajo se hace un resumen de los modelos más significativos de difusión espacial, tanto pasiva como activa. Comenzando con una breve deducción de la ecuación de conservación obtenemos como resultado la ecuación de transporte, la ecuación de difusión y la ecuación de advección. En esa sección del trabajo se exhibe mediante un ejemplo la principal desventaja que tiene la difusión como único proceso de transporte. En el capítulo 3, se hace uso de la ecuación de difusión no homogénea, para obtener modelos en los cuales se muestra una marcada diferencia en la evolución de la dispersión de una población asumiendo solamente difusión pasiva. Más adelante se pre-

sentan dos modelos donde se aborda el problema de la difusión geográfica de una enfermedad infecciosa en una población y se establecen las condiciones que se deben presentar para que exista una solución en forma de onda viajera. Todo lo anterior sirve como preámbulo para abordar el problema de la dispersión de una enfermedad, entre dos poblaciones de distinta especie, es decir, un problema de contagio interespecie, donde sólo una especie se traslada. Para indagar sobre el comportamiento de dicha enfermedad se estructuraron un par de modelos. El primero de estos modelos se desarrolla bajo la suposición de que una de las especies presenta un movimiento que se puede modelar con la ecuación de difusión, mientras que la otra especie permanece fija. El segundo de estos fue hecho bajo la hipótesis de que la población que se dispersa lo hace no sólo como un fenómeno de difusión, sino que tiene un proceso de migración, es decir, presenta un movimiento con dirección y velocidad específica. Estos dos modelos se desarrollan con el fin de poder comparar la propagación de una misma enfermedad bajo hipótesis distintas.

# Capítulo 2

## La ecuación de conservación

La ecuación de conservación en sus diferentes formulaciones es la base para describir cambios en la distribución espacial de una variable. Muchas de las ecuaciones parciales utilizadas en la modelación están basadas en dicha ecuación.

### 2.1 La ecuación de balance en una dimensión

Supongamos que tenemos una población de individuos, o simplemente de partículas que se mueven en una dimensión, por ejemplo, dentro de un tubo delgado. Representemos por  $x$  la distancia a lo largo del tubo a partir de un punto inicial y sea  $c(x, t)$ , la concentración de partículas en la posición  $x$  al tiempo  $t$ . Dada una sección del tubo con área transversal  $A(x, t)$ , la siguiente integral

$$\int_{x_0}^{x_0+\Delta x} c(x, t)A(x, t)dx, \quad (2.1.1)$$

representa el número total de partículas localizadas en la región  $\Omega$  del tubo comprendida entre  $x_0$  y  $x_0 + \Delta x$ , al tiempo  $t$ . Para establecer los cambios de la concentración  $c(x, t)$  de partículas en  $\Omega$  con respecto al tiempo, debemos tomar en cuenta las partículas que están entrando y saliendo, además de que

puede suceder que dentro de la región  $\Omega$  se creen o se destruyan partículas. Por lo tanto, la tasa de cambio en el número de partículas en  $\Omega$  por unidad de tiempo debe ser igual a la tasa de entrada de partículas menos su tasa de salida más su tasa de creación o destrucción por unidad de tiempo en  $\Omega$ . Sea  $\sigma(x, t)$  la tasa de creación o destrucción de partículas en la región  $\Omega$ . Así la integral

$$\int_{x_0}^{x_0+\Delta x} \sigma(x, t)A(x, t)dx \quad (2.1.2)$$

representa la aportación total debida a la creación o destrucción de las partículas en la región  $\Omega$  por unidad de tiempo. El flujo,  $J(x, t)$  se define como el número de partículas que cruzan una unidad de área en dirección positiva por unidad de tiempo. Entonces, el cambio en el número de partículas con respecto del tiempo, en la región  $\Omega$ , es el flujo que entra en  $\Omega$ , menos el flujo que sale, más (o menos) fuentes internas:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} c(x, t)A(x, t)dx = \quad (2.1.3)$$

$$J(x_0, t)A(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t)A(x_0 + \Delta x, t) \pm \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} \sigma(x, t)A(x, t)dx$$

donde

$$J(x_0, t)A(x_0, t),$$

es el flujo que entra en  $\Omega$  y

$$J(x_0 + \Delta x, t)A(x_0 + \Delta x, t),$$

es el flujo que sale de  $\Omega$ . Usando el teorema del valor medio para integrales, tenemos que:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} c(x, t)A(x, t)dx = \frac{\partial}{\partial t}(c(x_1, t)A(x_1, t)(\Delta x)) \quad (2.1.4)$$

y la tasa de creación o destrucción aportada por  $\sigma$  es

$$\int_{x_0}^{x_0+\Delta x} \sigma(x, t)A(x, t)dx = \sigma(x_2, t)A(x_2, t)(\Delta x), \quad (2.1.5)$$

donde  $x_1, x_2 \in [x_0, x_0 + \Delta x]$ .

Sustituyendo (2.1.4) y (2.1.5) en la ecuación (2.1.3) obtenemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}(c(x_1, t)A(x_1, t))(\Delta x) &= J(x_0, t)A(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t)A(x_0 + \Delta, t) \\ &\quad \pm \sigma(x_2, t)A(x_2, t)(\Delta x), \end{aligned}$$

dividiendo entre  $\Delta x$

$$\frac{\partial}{\partial t}(c(x_1, t)A(x_1, t)) = \frac{J(x_0, t)A(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t)A(x_0, t)}{(\Delta x)} \pm \sigma(x_2, t)A(x_2, t). \quad (2.1.6)$$

Haciendo tender  $\Delta x \rightarrow 0$  se tiene que  $x_1 \rightarrow x_0$  y  $x_2 \rightarrow x_0$  por lo que la ecuación (2.1.6) es equivalente a

$$\frac{\partial}{\partial t}(c(x_0, t)A(x_0, t)) = -\frac{\partial}{\partial x}[J(x_0, t)A(x_0, t)] \pm \sigma(x_0, t)A(x_0, t). \quad (2.1.7)$$

Si el área no depende de  $x$  y  $t$ , la ecuación (2.1.7) se convierte en

$$\frac{\partial c(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} \pm \sigma(x, t) \quad (2.1.8)$$

que es la ecuación de balance en una dimensión.

En los siguientes ejemplos veremos que, para diferentes elecciones de  $J$  y  $\sigma$  podemos formular modelos que describen distintos fenómenos.

## 2.2 La ecuación de transporte

Si consideramos un fluido que se mueve con velocidad  $c$  y un grupo de partículas dentro de él, entonces, las partículas participan en un movimiento colectivo y adoptan la velocidad del fluido. Así, el flujo esta dado por la concentración de partículas,  $w$ , multiplicado por la velocidad que llevan, es decir

$$J = wc. \quad (2.2.1)$$

Si sustituimos (2.2.1) en la ecuación de balance y hacemos  $\sigma = 0$ , obtenemos:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x}(wc). \quad (2.2.2)$$



Suponiendo que  $c$  es constante, la ecuación de balance nos lleva a la ecuación de transporte

$$\frac{\partial w}{\partial t} = c \frac{\partial w}{\partial x}. \quad (2.2.3)$$

Para resolver la ecuación de transporte tomemos la tasa de cambio de  $w(x(t), t)$  como la medida de un observador en movimiento, es decir,

$$\frac{dw(x(t), t)}{dt} = \frac{\partial w}{\partial t} \frac{dt}{dt} + \frac{\partial w}{\partial x} \frac{dx}{dt}. \quad (2.2.4)$$

Aquí  $\frac{\partial w}{\partial t}$  representa el cambio de  $w$  con respecto de una posición fija, mientras que  $\frac{\partial w}{\partial x} \frac{dx}{dt}$  representa el cambio con respecto a un observador en movimiento. Tenemos entonces que si  $c$  es la velocidad que lleva el observador,

$$c = \frac{dx}{dt}, \quad (2.2.5)$$

entonces de (2.2.3) obtenemos

$$\frac{\partial w}{\partial t} \frac{dt}{dt} + \frac{\partial w}{\partial x} \frac{dx}{dt} = 0,$$

lo que implica que

$$\frac{dw(x(t), t)}{dt} = 0. \quad (2.2.6)$$

Así, un espectador con velocidad  $c$  encontraría que  $w$  es constante. De la ecuación (2.2.5) obtenemos

$$x = ct + x_0, \quad (2.2.7)$$

mientras que de la ecuación (2.2.6) tenemos

$$w = cte. \quad (2.2.8)$$

De lo anterior obtenemos que  $w$  es constante a lo largo de la recta  $x = ct + x_0$ . Para una condición inicial dada  $w(x, 0) = P(x)$ , de (2.2.7) se tiene que

$$w(x_0, 0) = P(x_0).$$

Usando que  $x_0 = x - ct$  obtenemos

$$w(x - ct, 0) = P(x - ct),$$

ya que  $w$  es constante para  $x = ct + x_0$  entonces  $w(x, t)$  debe tener el mismo valor para toda  $t$ . Por lo tanto

$$w(x, t) = w(x - ct, 0) = P(x - ct), \quad (2.2.9)$$

es solución de la ecuación de transporte con condición inicial  $P(x, 0)$ . Observemos que este método nos lleva de una ecuación diferencial parcial a una ecuación diferencial ordinaria, y que la gráfica de  $w(x, t_0)$  es la misma que la de  $w(x, 0)$ , pero desplazada a la izquierda una distancia  $ct_0$  (véase la figura 2.1). De (2.2.9) vemos que la solución es constante en las rectas  $ct + x_0$ , a las cuales se les llama las características de la ecuación (2.2.3)

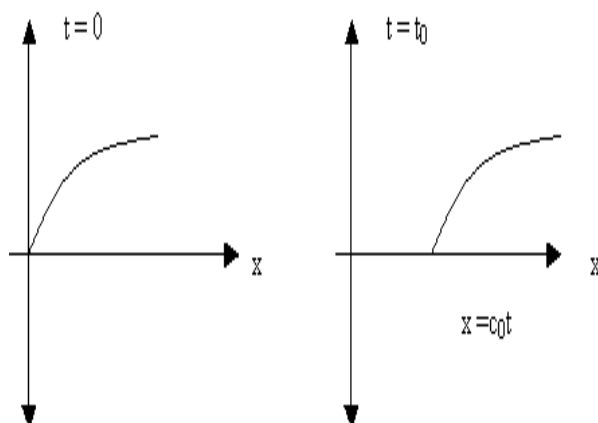


Figura 2.1: Desplazamiento de  $w(x, t)$ .

## 2.3 La ecuación de difusión

Cuando en un sistema termodinámico hay una diferencia de concentraciones, se origina un flujo de materia,  $J$ , irreversible que fluye de concentraciones altas a bajas [15]. A este proceso se le llama difusión y tiende a devolver al sistema a su estado de equilibrio, donde la concentración es constante. La ley de Fick nos dice que el flujo es directamente proporcional al gradiente de concentración, es decir

$$J = -D\nabla c, \quad (2.3.1)$$

donde  $c$  es la concentración de las partículas, y al coeficiente de proporcionalidad  $D$ , se le llama coeficiente de difusión. Sustituyendo (2.3.1) en la ecuación de balance (2.1.8) vista en la sección 2.1 y suponiendo que  $\sigma = 0$ , obtenemos la ecuación de difusión homogénea

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}(-D\nabla c).$$

En el caso en que  $D$  sea constante y que estemos considerando una dimensión obtenemos:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \quad (2.3.2)$$

La ecuación (2.3.2) se denomina ecuación de difusión en una dimensión y modela diferentes fenómenos. Uno de ellos es la conducción de calor en una barra de metal en la cual la temperatura,  $u(x, t)$ , es la misma en todos los puntos de una sección transversal y la superficie lateral no disipa el calor. Tomando en cuenta la capacidad calorífica,  $c$ , la densidad de la barra,  $\rho$ , y el coeficiente de conductividad térmica,  $k$ , se puede demostrar [15] que  $u(x, t)$  satisface la ecuación

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{k}{c\rho} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (2.3.3)$$

Si además suponemos que la barra es uniforme, entonces  $\frac{k}{c\rho} = cte$ , y por lo tanto podemos reescribir la ecuación de calor (2.3.3) como

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

La ecuación de difusión modela también el movimiento aleatorio de partículas como veremos a continuación.

Consideremos una colección de partículas que se mueven aleatoriamente a un paso promedio de  $\Delta x$  en un tiempo  $\tau$ . Supongamos que la probabilidad de que una partícula se mueva a la derecha o a la izquierda es la misma, decir  $\frac{1}{2}$  y la denotamos por  $\lambda$ . Si dividimos el eje  $x$  en intervalos de tamaño  $\Delta x$ , entonces el número total de partículas  $C(x, t)$ , en  $[x, x + \Delta x]$  al tiempo  $t$ :

$$C(x, t + \tau) = C(x, t) + \frac{1}{2}C(x - \Delta x, t) + \frac{1}{2}C(x + \Delta x, t) - [C(x, t)\frac{1}{2} + C(x, t)\frac{1}{2}], \quad (2.3.4)$$

donde,  $\frac{1}{2}C(x - \Delta x, t) + \frac{1}{2}C(x + \Delta x, t)$  son las partículas que entran al intervalo  $[x, x + \Delta x]$  y  $C(x, t)\frac{1}{2} + C(x, t)\frac{1}{2}$  son las que salen.

Expandiendo  $C(x, t + \tau)$  con respecto a  $t$ , y  $C(x - \Delta x, t)$ ,  $C(x + \Delta x, t)$  con respecto a  $x$ , en series de Taylor tenemos que

$$C(x, t + \tau) = C(x, t) + \frac{\partial C}{\partial t} \tau + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial t^2} \tau^2 + \frac{1}{6} \frac{\partial^3 C}{\partial t^3} \tau^3 + \frac{1}{24} \frac{\partial^4 C}{\partial t^4} \tau^4 + \dots \quad (2.3.5)$$

$$C(x \pm \Delta x, t) = C(x, t) \pm \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \Delta x^2 \pm \frac{1}{6} \frac{\partial^3 C}{\partial x^3} \Delta x^3 + \dots \quad (2.3.6)$$

Sustituyendo los términos (2.3.5) y (2.3.6) en la ecuación (2.3.4) tenemos

$$\begin{aligned} C(x, t) + \frac{\partial C}{\partial t} \tau + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial t^2} \tau^2 + \dots = C(x, t) + \frac{1}{2} (C(x, t) - \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \Delta x^2 - \\ \frac{1}{6} \frac{\partial^3 C}{\partial x^3} \Delta x^3 + \dots) + \frac{1}{2} (C(x, t) + \frac{\partial C}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \Delta x^2 + \frac{1}{6} \frac{\partial^3 C}{\partial x^3} \Delta x^3 + \dots \\ - (\frac{1}{2} C(x, t) + \frac{1}{2} C(x, t))). \end{aligned} \quad (2.3.7)$$

Simplificando los términos comunes, la ecuación (2.3.7) se reescribe como

$$\frac{\partial C}{\partial t} \tau + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 C}{\partial t^2} \tau^2 + \dots = \frac{1}{2} \left[ \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \Delta x^2 + \frac{2}{4!} \frac{\partial^4 C}{\partial x^4} \Delta x^4 + \frac{2}{6!} \frac{\partial^6 C}{\partial x^6} \Delta x^6 + \dots \right], \quad (2.3.8)$$

pues los términos impares se eliminan. Multiplicando (2.3.8) por  $\frac{1}{\tau}$  tenemos:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{1}{2} \tau \frac{\partial^2 C}{\partial t^2} + \dots = \frac{1}{2\tau} \left[ \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \Delta x^2 + \frac{2}{4!} \frac{\partial^4 C}{\partial x^4} \Delta x^4 + \frac{2}{6!} \frac{\partial^6 C}{\partial x^6} \Delta x^6 + \dots \right], \quad (2.3.9)$$

haciendo tender  $\tau \rightarrow 0$ ,  $\Delta x \rightarrow 0$  manteniendo  $\frac{\Delta x^2}{2\tau}$  constante obtenemos

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\Delta x^2}{2\tau} \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}, \quad (2.3.10)$$

que es la ecuación de difusión con  $D = \frac{\Delta x^2}{2\tau}$ , obtenida anteriormente usando la ecuación de balance y la ley de Fick.

## 2.4 Tiempo de transmisión por difusión

Aunque las distancias largas presentan limitaciones para que la difusión sea un buen medio de transporte, este proceso es de gran importancia a nivel celular. Por ejemplo, la comunicación entre neuronas cercanas está basada en un sistema de información químico donde, las sustancias que participan en este sistema, los neurotransmisores, son liberados por las terminales de las neuronas. El mensaje mandado por este sistema se difunde a través de la sinapsis y es retransmitido a otras neuronas cercanas [3].

Hardt (1978, [3]) propuso un método para medir el tiempo de transmisión por difusión, basado en la suposición de que las partículas que participan en la difusión no chocan entre sí y que  $\tau$ , el tiempo promedio de transporte, está dado por la razón entre dos cantidades,  $N$  el número total de partículas y  $F$ , el número total de partículas que entran a la región por unidad de tiempo. Para validar la definición de  $\tau$  consideramos las siguientes cantidades:

$N$  = número total de partículas en la región

$F$  = el número total de partículas que entran a la región por unidad de tiempo

$\lambda$  = tasa a la cual las partículas salen de la región por unidad de tiempo

$\tau = \frac{1}{\lambda}$  tiempo promedio de transporte de las partículas.

Si las partículas entran a una tasa constante  $F$  y salen a una tasa  $\lambda$ , podemos decir entonces que

$$\frac{dN}{dt} = F - \lambda N. \quad (2.4.1)$$

Si consideramos que el número de partículas que entran por unidad de tiempo es igual al número de partículas que salen por unidad de tiempo se tiene que  $\frac{dN}{dt} = 0$ , y por lo tanto

$$F = \lambda N. \quad (2.4.2)$$

Dado que  $\lambda = \frac{1}{\tau}$  se tiene

$$\tau = \frac{N}{F}. \quad (2.4.3)$$

Para ilustrar lo anterior consideraremos el siguiente problema en una dimensión. Tomemos el intervalo  $[0, L]$  y supongamos que las partículas, con concentración  $C$ , entran por la frontera  $x = L$  y se dirigen a  $x = 0$  bajo un proceso de difusión. Supongamos además que las partículas no abandonan

el intervalo y que el tiempo de estancia promedio en el intervalo, es el mismo que les toma a las partículas ir de  $L$  a  $0$ . De acuerdo a la ecuación de difusión, el cambio en la concentración de las partículas con respecto al tiempo está dado por

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}.$$

Si suponemos que la concentración de partículas no cambia con el tiempo, la ecuación anterior se convierte en

$$D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = 0, \quad (2.4.4)$$

con las condiciones de frontera

$$C(L) = C_0, \quad C(0) = 0. \quad (2.4.5)$$

Así, la solución de la ecuación (2.4.4) es

$$C(x) = \alpha x + \beta,$$

con  $\alpha$  y  $\beta$  constantes. Usando las condiciones dadas en (2.4.5) tenemos que

$$C(0) = \alpha(0) + \beta = 0,$$

lo que implica que

$$C(L) = \alpha L + 0 = C_0, \quad \alpha = \frac{C_0}{L}.$$

Por lo tanto,

$$C(x) = \frac{C_0}{L} x. \quad (2.4.6)$$

Para saber cuál es el tiempo promedio de estancia en la región necesitamos conocer  $N$ , el número total de partículas en el intervalo dado, y  $F$ , el número total de partículas que entran a la región por unidad de tiempo. Para  $N$ , calculamos la integral de  $C(x)$  a lo largo del intervalo  $[0, L]$ , es decir,

$$N = \int_0^L \frac{C_0}{L} x dx = \frac{C_0}{L} \frac{L^2}{2} = C_0 \frac{L}{2}. \quad (2.4.7)$$

Para obtener  $F$ , multiplicamos el flujo por el área, es decir,  $F = (D \frac{\partial c}{\partial x}) L = DC_0$ .

Por lo tanto de la ecuación (2.4.3), obtenemos que el tiempo promedio de transporte está dado por

$$\tau = \frac{N}{F} = \frac{C_0 \frac{L}{2}}{DC_0} = \frac{L}{2D}. \quad (2.4.8)$$

Consideremos ahora el problema anterior en un espacio de dos dimensiones con simetría radial, donde las partículas que se encuentran en la frontera de un disco de radio  $L$ , se dirigen a un disco de radio  $a$  contenido en su interior. En este caso las condiciones de frontera están dadas por

$$C(a) = 0 \quad y \quad C(L) = C_0. \quad (2.4.9)$$

Dada la simetría radial, es conveniente cambiar a coordenadas polares la ecuación de difusión (véase apéndice). En dichas coordenadas la ecuación de difusión es la siguiente

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{D}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial C}{\partial r} \right), \quad r > 0. \quad (2.4.10)$$

Así, para el caso cuando el número de partículas no depende del tiempo, se tiene

$$\frac{D}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial C}{\partial r} \right) = 0, \quad (2.4.11)$$

que es equivalente a

$$[rC']' = 0. \quad (2.4.12)$$

Integrando la ecuación (2.4.12), obtenemos  $C(r) = A \ln(r) + B$ . Para determinar las constantes,  $A$  y  $B$ , hacemos uso de las condiciones de frontera dadas en (2.4.9). Tenemos entonces

$$C(a) = A \ln(a) + B = 0, \quad (2.4.13)$$

$$C(L) = A \ln(L) + B = C_0. \quad (2.4.14)$$

De (2.4.13) obtenemos  $A \ln(a) = -B$ , sustituyendo en (2.4.14) obtenemos

$$A \ln(L) - A \ln(a) = C_0.$$

Por lo tanto,  $A = \frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})}$ , lo que implica que  $B = -\frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})}\ln(a)$ .

Así,

$$C(r) = \frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})}\ln(r) - \frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})}\ln(a),$$

es decir,

$$C(r) = \frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})}\ln\left(\frac{r}{a}\right). \quad (2.4.15)$$

Como en el caso de una dimensión, el número total de partículas,  $N$ , en el anillo  $a < r < L$  está dado por la integral  $\int_0^{2\pi} \int_a^L C(r)rdr d\theta$ , es decir

$$N = \int_0^{2\pi} \frac{C_0}{\ln(\frac{L}{a})} \int_a^L \ln\left(\frac{r}{a}\right)r dr d\theta = C_0\pi L^2 - \frac{C_0\pi L^2}{2\ln(\frac{L}{a})} + \frac{C_0\pi a^2}{2\ln(\frac{L}{a})}. \quad (2.4.16)$$

Si suponemos  $L \gg a$ , entonces  $\ln(\frac{L}{a})$  es comparativamente grande y podemos despreciar  $\frac{C_0\pi L^2}{2\ln(\frac{L}{a})}$  y  $\frac{C_0\pi a^2}{2\ln(\frac{L}{a})}$ , por lo que  $N = C_0\pi L^2$ .

Por otro lado, el flujo total  $F = (J)(2\pi L)$ . Dado que  $J = D\frac{\partial C}{\partial r}$  y derivando (2.4.15) con respecto a  $r$ , tenemos

$$F = D\frac{C_0 2\pi L}{r \ln(\frac{L}{a})}. \quad (2.4.17)$$

Para obtener  $\tau$  calculamos el cociente

$$\tau = \frac{N}{F} = \frac{C_0 L^2 \pi}{D \frac{C_0 2\pi L}{r \ln(\frac{L}{a})}}, \quad (2.4.18)$$

así,  $\tau$  está dado por

$$\tau = \frac{rL \ln(\frac{L}{a})}{2D}. \quad (2.4.19)$$

Si tomamos  $L = r$  entonces el tiempo promedio de transporte está dado por

$$\tau = \frac{L^2 \ln(\frac{L}{a})}{2D}. \quad (2.4.20)$$



Las ecuaciones (2.4.8) y (2.4.20) nos muestran que el tiempo promedio de transporte, usando sólo difusión está completamente determinado por la geometría del problema. El siguiente ejemplo nos muestra que tan conveniente es usar como único medio de transporte la difusión.

### 2.4.1 Los Macrófagos

Los macrófagos son células que colaboran de manera importante en el sistema inmune, ayudando a las células  $T$  en el mecanismo de defensa del cuerpo humano.

Lauffenburger y Fisher (1986, [3]) se preguntaron si es suficiente que los macrófagos se desplacen solamente por difusión para encontrar la fuente de las bacterias, y así sean capaces de evitar la proliferación de las mismas. Para responder a esta pregunta, estos autores observaron que los macrófagos se mueven en una dirección por cierto tiempo  $\tau$  con una velocidad característica  $s$ , y después de pasado el tiempo  $\tau$  hay una reorientación del movimiento.

Para modelar la eficacia de los macrófagos usando la difusión como único medio de transporte, definimos un coeficiente de difusión efectiva, que denotaremos por  $D$ . Tomando en cuenta que  $\Delta x$  es la distancia que en promedio viaja el macrófago en una sola dirección y  $\epsilon$  es el tiempo que tarda en recorrer dicha distancia, entonces  $s = \frac{\Delta x}{\epsilon}$ .

Recordando la deducción de la ecuación de difusión con caminatas aleatorias se tiene que, si  $\tau$  es el incremento en  $t$  y  $\Delta x$  es el incremento en  $x$ ,  $D = \frac{\Delta x^2}{2\tau}$ , por lo que

$$D = \frac{(s\epsilon)^2}{2\epsilon} = \frac{s^2\epsilon}{2}.$$

Tomemos el caso en que las bacterias se encuentran en el interior de un alveolo pulmonar. Para simplificar el problema, supondremos que tanto la bacteria como el alveolo tienen forma circular con radios  $a$  y  $L$ , respectivamente, con  $a < L$ . Supondremos además que  $\tau$  está dado por la ecuación (2.4.20), y que los macrófagos entran al alveolo y realizan su búsqueda, hasta llegar a las bacterias.

Los valores que usaremos en esta simulación son

$a$  = radio de la bacteria ( $20\mu$ )

$s$  = velocidad de los macrófagos ( $\frac{3\mu}{\text{min}}$ )

$\epsilon$  = tiempo promedio en el que el macrófago se mueve en una dirección fija (5 min)

$A$  = área del alveolo ( $2.5 \times 10^5 \mu^2$ )

$N$  = número de bacterias (1)

$v$  = tasa de reproducción de las bacterias 0.2 ( $\text{hrs}^{-1}$ )

Se tiene entonces que el radio del alveolo es

$$L = \left(\frac{A}{\pi}\right)^{\frac{1}{2}} = \left(\frac{(2.5)(10^5 \mu^2)}{\pi}\right)^{\frac{1}{2}} = (2.8)(10^2 \mu), \quad (2.4.21)$$

y el coeficiente de difusión es

$$D = \frac{s^2 \epsilon}{2} = \left(3 \frac{\mu}{\text{min}}\right)^2 \frac{5 \text{min.}}{2} = 22.5 \frac{\mu^2}{\text{min.}}. \quad (2.4.22)$$

Así, el tiempo promedio que tarda un macrófago en llegar a donde se encuentra la bacteria es

$$\tau = \frac{L^2}{2D} \ln \frac{L}{A} = \left(\frac{((2.8)(10^2) \mu)^2}{(2)(22.5) \frac{\mu^2}{\text{min.}}}\right) \ln \frac{(2.8)(10^2)}{20} = 76 \text{hrs.}$$

Por otro lado la tasa de reproducción de las bacterias nos dice que su tiempo promedio de vida,  $\tau_d$  es

$$\tau_d = \frac{1}{v} = \frac{1}{0.2} = 5 \text{ hrs.} \quad (2.4.23)$$

Si la difusión fuese la única forma de transporte de los macrófagos, estos no serían capaces de encontrar a las bacterias antes de que estas proliferen. En realidad los macrófagos son guiados por otras sustancias que son segregadas cuando algún agente externo es detectado. Este tipo de fenómenos, en el cual la difusión y una acción propia del ambiente participan en los procesos de transporte será tratado en la sección 3.2 del siguiente capítulo, donde se abordan modelos sobre la dispersión de poblaciones basados en la ecuación de difusión.

## 2.5 La ecuación de advección

En las secciones anteriores hemos visto la ecuación de transporte y la ecuación de difusión de manera individual. En la presente sección veremos cómo es que estos dos fenómenos se pueden conjuntar para obtener la ecuación de advección que modela otro tipo de transporte.

Retomando la deducción de la ecuación de difusión con caminatas aleatorias, daremos ahora diferentes probabilidades al desplazamiento de las partículas que se mueven hacia la izquierda o hacia la derecha, y así estaremos dando una dirección preferente al movimiento de las mismas. Supongamos entonces que una colección de partículas están distribuídas a lo largo del eje  $x$ .

Pensemos en una partícula que se encuentra en el origen al tiempo  $t = 0$ , y que un intervalo de tiempo anterior, es decir, en  $t - \tau$  la partícula estuvo en el punto  $x - \lambda$  o en  $x + \lambda$ , donde  $\lambda$  es la longitud de desplazamiento de una partícula.

Si definimos  $\alpha$  como la probabilidad de que la partícula se mueva a la derecha y  $\beta$  como la probabilidad de que la partícula se mueva a la izquierda, entonces,  $p(x, t)$ , la probabilidad de que una partícula se encuentre en  $x$  al tiempo  $t$ , está dada por

$$p(x, t) = \alpha p(x - \lambda, t - \tau) + \beta p(x + \lambda, t - \tau), \quad (2.5.1)$$

donde  $\alpha p(x - \lambda, t - \tau)$  representa la probabilidad de que la partícula se encuentre atrás en el tiempo  $t - \tau$  y avance hacia adelante después de  $\tau$  unidades de tiempo, y  $\beta p(x + \lambda, t - \tau)$  representa la probabilidad de que la partícula se encuentre adelante en el tiempo  $t - \tau$  y avance hacia atrás después de  $\tau$  unidades de tiempo. Expandiendo los términos del lado derecho de la ecuación (2.5.1) en serie de Taylor alrededor de  $x$  y  $t$  obtenemos:

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

y

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

Sustituyendo y agrupando en (2.5.1) tenemos

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

Como  $\alpha$  y  $\beta$  son probabilidades, se cumple  $\alpha + \beta = 1$ . Sea  $\alpha - \beta = \varepsilon$ , entonces la ecuación anterior se convierte en

$$\tau \frac{\partial p}{\partial t} = -\lambda \frac{\partial p}{\partial x}(\varepsilon) + \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \frac{\lambda^2}{2} + \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} \tau \lambda^2(\varepsilon) + \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} \frac{\tau^2}{2} + \dots \quad (2.5.2)$$

Tomando el límite en la ecuación (2.5.2) cuando  $\tau, \lambda$  y  $\varepsilon$  tienden a cero, y suponiendo que se satisface

$$\lim_{\lambda, \tau, \varepsilon \rightarrow 0} \frac{\lambda \varepsilon}{\tau} = v, \quad \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau} = D,$$

vemos que  $p(x, t)$  satisface la ecuación

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -v \frac{\partial p}{\partial x} + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (2.5.3)$$

donde  $v$  es la velocidad de desplazamiento de las partículas. Si multiplicamos a  $p(x, t)$  por  $C$ , el número total de partículas, obtenemos que la concentración de partículas cumple

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -v \frac{\partial C}{\partial x} + D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}. \quad (2.5.4)$$

La ecuación (2.5.4) será utilizada en la sección (6.4) para modelar la propagación geográfica de una enfermedad infecciosa debida a difusión y migración.

# Capítulo 3

## La ecuación de difusión no homogénea

### 3.1 Modelos de dispersión de poblaciones

Skellman [3] sugirió que una población  $P$  que se reproduce de manera continua a una tasa  $\alpha$ , y que se distribuye sobre cierto territorio de manera aleatoria, puede ser modelada por la ecuación de difusión

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D\nabla P + \alpha P, \quad (3.1.1)$$

donde  $D$  es la tasa de dispersión de la población,  $P(x, t)$  es la densidad de la población al tiempo  $t$  en  $x$  y  $\alpha P$  representa el término de crecimiento Maltusiano de la población, que es apropiado si pensamos en una especie introducida en un territorio “infinito” donde no hay competidores y depredadores naturales, durante un intervalo de tiempo relativamente corto. Resolveremos la ecuación (3.1.1) para una dimensión, la cual está dada por

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \alpha P. \quad x \in (-\infty, \infty) \quad (3.1.2)$$

con las condiciones iniciales

$$P(x, 0) = P_0(x)$$

y de frontera

$$P(-\infty, t) = 0 \quad P(\infty, t) = 0.$$

Para resolver (3.1.2), supongamos que su solución es de la forma

$$P = v(x, t)e^{\alpha t}, \quad (3.1.3)$$

derivando  $P$  obtenemos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= \alpha v e^{\alpha t} + v_t e^{\alpha t}, \\ \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} &= v_{xx} e^{\alpha t}, \end{aligned} \quad (3.1.4)$$

donde  $v_{xx}$  y  $v_t$  denotan las derivadas parciales de  $v(x, t)$  dos veces con respecto de  $x$  y de  $t$ . Sustituyendo estas parciales en la ecuación (3.1.2), obtenemos:

$$\alpha v e^{\alpha t} + v_t e^{\alpha t} = D v_{xx} e^{\alpha t} + \alpha v e^{\alpha t},$$

eliminando  $e^{\alpha t}$  y simplificando se obtiene

$$v_t = D v_{xx}, \quad (3.1.5)$$

que es la ecuación de difusión homogénea.

Como estamos considerando que se ha introducido una población nueva en el territorio, la condición inicial adecuada es  $P(x, 0) = P_0 \delta(x)$ , donde  $P_0$  es la población introducida inicialmente y  $\delta(x)$  es la delta de Dirac.

Tomando en cuenta esto, la solución de (3.1.5) esta dada por (ver apéndice)

$$v(x, t) = \frac{P_0}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}}. \quad (3.1.6)$$

Sustituyendo (3.1.6) en (3.1.3), la solución de la ecuación (3.1.2) es

$$P(x, t) = \frac{P_0}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{(\alpha t - \frac{x^2}{4Dt})}. \quad (3.1.7)$$

Después de un tiempo  $t$ , la población inicial  $P_0$  habrá aumentado a una población  $\hat{P}$  y se habrá desplazado una distancia  $\bar{x}$  del origen que estará dada por

$$\frac{P_0}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{(\alpha t - \frac{\bar{x}^2}{4Dt})} = \hat{P}. \quad (3.1.8)$$

Para encontrar la distancia recorrida en función de  $t$ , debemos reescribir la ecuación (3.1.8) en función de  $\bar{x}$  y  $t$ , para lo cual hacemos lo siguiente: la ecuación (3.1.8) es equivalente a

$$\frac{e^{(\alpha t - \frac{\bar{x}^2}{4Dt})}}{t^{\frac{1}{2}}} = \hat{P} \frac{\sqrt{4\pi D}}{P_0},$$

tomando logaritmos de ambos lados obtenemos,

$$\alpha t - \frac{\bar{x}^2}{4Dt} - \ln(t^{\frac{1}{2}}) = \ln(\hat{P} \frac{\sqrt{4\pi D}}{P_0}),$$

multiplicando por  $4D$  y dividiendo por  $t$  obtenemos

$$4D\alpha - (\frac{\bar{x}}{t})^2 = \ln(\frac{\hat{P}\sqrt{4\pi D}}{P_0}) \frac{4D}{t} + \frac{2D\ln t}{t},$$

y finalmente

$$\frac{\bar{x}}{t} = (-\ln(\frac{\hat{P}\sqrt{4\pi D}}{P_0}) \frac{4D}{t} - \frac{2D\ln t}{t} + 4\alpha D)^{\frac{1}{2}}. \quad (3.1.9)$$

Si tomamos el límite cuando  $t$  tiende a infinito en la ecuación (3.1.9), de manera tal que  $\frac{\bar{x}}{t}$  se mantenga constante, tenemos que

$$\bar{x} = \alpha^{\frac{1}{2}}(4D)^{\frac{1}{2}}t \quad (3.1.10)$$

es el lugar en el que la densidad de población es  $\hat{P}$  siempre que la población inicial sea  $P_0$ .

De la ecuación (3.1.10) vemos que si la tasa de crecimiento  $\alpha$  se incrementa, entonces la distancia recorrida por dicha población se incrementa y el proceso de difusión es impulsado por el crecimiento interno.

La ecuación (3.1.1) resulta útil para describir el comportamiento de poblaciones que aparentemente no tienen limitaciones para su reproducción. En la siguiente sección veremos cómo se podría plantear un modelo para la dispersión de alguna población cuando interviene algún agente externo.

## 3.2 Quimiostasis

En el ejemplo de los macrófagos visto en la sección 2.4.1 se concluyó que el movimiento aleatorio por sí sólo no es un medio eficaz de transporte. Para que los macrófagos tengan un buen desempeño se necesita de un mecanismo de transporte auxiliar, como la segregación de otras sustancias que promueven el movimiento (en este caso la linfocina).

Keller y Segel [3] propusieron la siguiente ecuación para modelar la distribución de partículas influidas por la quimiostasis (véase la introducción)

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ KB \frac{\partial C}{\partial x} - \mu \frac{\partial B}{\partial x} \right]. \quad (3.2.1)$$

donde  $B$  y  $C$  representan la población de partículas y la sustancia que promueve el movimiento respectivamente. Comparando la ecuación (3.2.1) con la ecuación de balance dada en (2.1.8), vemos que en este caso

$$J = KB \frac{\partial C}{\partial x} - \mu \frac{\partial B}{\partial x},$$

es decir, el flujo no sólo es aportado por la difusión de las partículas, representada por  $-\mu \frac{\partial B}{\partial x}$ , sino que tenemos además un flujo debido al producto del gradiente de la sustancia  $C(x, t)$  con la población de partículas  $B(x, t)$  donde  $K$  es una función que depende de  $C$  y  $B$ .

Tomando el ejemplo de los macrófagos, tenemos que  $C(x, t)$  representa la linfocina y  $B(x, t)$  es la concentración de macrófagos. Se pueden modelar distintas posibilidades.

*i)* Si la sensibilidad de los macrófagos hacia la linfocina se incrementa linealmente con la concentración de linfocina, entonces  $K = QC$  con  $Q > 0$  y la ecuación (3.2.1) se convierte en

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ QCB \frac{\partial C}{\partial x} - \mu \frac{\partial B}{\partial x} \right].$$

*ii)* Si el movimiento aleatorio de los macrófagos decrece conforme la cantidad de linfocina aumenta, entonces, el término  $\mu \frac{\partial B}{\partial x}$  adopta la forma  $\mu \frac{\partial^2 B}{\partial x^2} \frac{1}{C}$  y por lo tanto la ecuación de movimiento es

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -KB \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \mu \frac{\partial^2 B}{\partial x^2} \frac{1}{C}. \quad (3.2.2)$$



iii) Si la población de macrófagos se incrementa logísticamente con una capacidad de carga proporcional a la concentración de linfocina, la ecuación (3.2.1) se convierte en

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -KB \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \mu \frac{\partial^2 B}{\partial x^2} + wB \left(1 - \frac{B}{wC}\right), \quad w > 0. \quad (3.2.3)$$

### 3.3 Estados estables

Un estado estable de un modelo en ecuaciones diferenciales parciales es una solución para la cual no hay cambios espaciales ni temporales. Estos estados corresponden a las soluciones constantes del sistema algebraico que se obtienen haciendo cero las primeras derivadas parciales de la ecuación, y describen la uniformidad espacial de poblaciones que permanecen constantes en el tiempo.

Los estados temporalmente estables de la ecuación (3.2.1) están dados por

$$\frac{\partial}{\partial x} \left( KB \frac{\partial C}{\partial x} - \mu \frac{\partial B}{\partial x} \right) = 0. \quad (3.3.1)$$

lo que implica que  $\frac{\partial J}{\partial x} = 0$ , es decir, el flujo es constante con respecto de  $x$ . Si restringimos el entorno en el cual el flujo de macrófagos es nulo al intervalo  $[0, L]$  entonces  $J = 0$  en  $x = 0$  y  $J = 0$  en  $x = L$ , lo que implica que  $J = 0$  en todo el intervalo  $[0, L]$  y por lo tanto

$$K \frac{\partial C}{\partial x} = \frac{\mu}{B} \frac{\partial B}{\partial x}. \quad (3.3.2)$$

Suponiendo que  $K$  es constante e integrando la ecuación (3.3.2) con respecto a  $x$  obtenemos

$$KC(x) = \mu \ln B + H, \quad \text{lo que implica:} \quad KC(x) - H = \mu \ln B,$$

por lo tanto

$$B(x) = e^{\frac{K}{\mu} C(x)} e^{-H}. \quad (3.3.3)$$

Si en la ecuación (3.3.3) damos una concentración  $C(x)$  de linfocina entonces,  $B(x)$ , la concentración de macrófagos queda completamente determinada. Como la sustancia  $C(x)$  se está propagando, podemos usar la ecuación de difusión para modelar su comportamiento en una situación de estabilidad

temporal. Recordando la solución de la ecuación (2.4.6) de la sección 2.4, se tiene que

$$C(x) = C_0 \frac{x}{L}, \quad (3.3.4)$$

con las condiciones  $C(0) = 0$  y  $C(L) = C_0$ .

Sustituyendo la ecuación (3.3.4) en la ecuación (3.3.3) tenemos que la concentración de macrófagos está dada por

$$B(x) = e^{\frac{K}{\mu} C_0 \frac{x}{L}} e^{-H}, \quad (3.3.5)$$

donde  $B(0) = e^{-H}$  es la concentración inicial de macrófagos.

De la ecuación (3.3.5) observamos que la población de macrófagos aumenta si  $K$  es mucho más grande que  $\mu$ , o si la concentración de linfocitos,  $C_0$ , es considerablemente grande. En cambio esta decrece si  $L$ , el radio de los alveolos, es relativamente grande. Notemos también que en el estado estable, el flujo inducido por la linfocitos ( $KB(x) \frac{\partial C(x)}{\partial x}$ ) contraresta al flujo dado por el movimiento aleatorio ( $-\mu \frac{\partial B(x)}{\partial x}$ ), es decir, el flujo debido al efecto de quimiostasis, es el mismo pero en sentido opuesto al flujo aleatorio, lo que explica que se pueda mantener un estado de equilibrio no uniforme.

# Capítulo 4

## Soluciones en forma de onda viajera

Las ondas juegan un papel de gran importancia en la descripción de nuestro entorno, ya que se encuentran en un sin número de procesos naturales, como las ondas de choque que producen el trueno en una tormenta, los terremotos, el sonido y la luz. Otros fenómenos ondulatorios los encontramos en los sistemas fisiológicos, biológicos y químicos. Dentro de los muchos ejemplos de ondas que podemos encontrar en estos sistemas, están las que modelan fenómenos de dispersión de una población [12]. Un ejemplo de este tipo de ondas lo encontramos en la introducción, a principios del siglo pasado, de la ardilla *Scirius Carolinensis* en algunas zonas de Gran Bretaña la cual, después de algún tiempo de coexistencia con la especie local de ardilla, produjo ondas de invasión de la ardilla introducida, lo que causó un desplazamiento de la ardilla local [5].

El estudio de distintos tipos de ondas que se presentan en fenómenos naturales ha producido múltiples aportaciones que ayudan a una mejor comprensión de los sistemas estudiados. En el presente capítulo, y en lo que resta del trabajo se desarrollan ejemplos de la aplicación de ondas viajeras.

### 4.1 Ondas viajeras

Definimos una onda viajera, en una dimensión con velocidad constante  $c$ , a la función de la forma

$$K(x, t) = k(z), \tag{4.1.1}$$

donde  $z = x \pm ct$  y  $c$  es la velocidad de la onda. El signo positivo corresponde a una onda que viaja a la izquierda, mientras que el signo negativo corresponde a una que se desplaza hacia la derecha.

Para saber cómo cambia la función  $K(x, t)$  con respecto del tiempo y del espacio en función de la variable  $z$ , derivamos y obtenemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial K}{\partial x} &= \frac{dk}{dz} \frac{\partial z}{\partial x} = \frac{dk}{dz}, \\ \frac{\partial K}{\partial t} &= \frac{dk}{dz} \frac{\partial z}{\partial t} = \pm c \frac{dk}{dz}, \end{aligned} \tag{4.1.2}$$

es decir, el cambio de  $K(x, t)$  y  $k(z)$  con respecto del espacio, es el mismo, mientras que el cambio de  $K(x, t)$  con respecto del tiempo depende de la dirección en que se mueva la onda viajera. Al realizar el cambio de variable  $z = x \pm ct$  en un sistema de ecuaciones diferenciales parciales en las variables  $x$  y  $t$  obtenemos un sistema equivalente en ecuaciones diferenciales ordinarias en la variable  $z$ . El análisis cualitativo y numérico de este último sistema nos proporciona información acerca de la existencia de ondas viajeras, y el tipo de desplazamiento que se lleva a cabo. Por ejemplo, las llamadas soluciones en forma de tren de onda [3], generalmente aparecen en sistemas donde la dinámica del sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias exhibe ciclos límite. Para estos sistemas se buscan soluciones de la forma  $u(x, t) = U(z)$  donde la función  $U(z)$  es periódica de período  $2\pi$  y  $z = kt - wx$ , donde  $k$  es la frecuencia,  $w$  es el número de onda y  $c = \frac{k}{w}$  es la velocidad del tren de onda.

Una solución tipo frente de onda típica se tiene cuando  $U(z)$  es una trayectoria heteroclínica, esto es,  $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z)$  es uno de los puntos de equilibrio y  $\lim_{z \rightarrow \infty} U(z)$  es otro de los puntos de equilibrio. Las trayectorias homoclínicas (trayectorias que comienzan en un punto de equilibrio y que retornan a él) representan ondas tipo pulso donde  $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = \lim_{z \rightarrow \infty} U(z)$ .

Existen otro tipo de ondas viajeras, unas de las más estudiadas son las que se encuentran en la reacción de Belousov-Zhabotinsky [12], la cual muestra el ciclo de oxidación del ácido cítrico.

En la siguiente sección veremos el ejemplo de la ecuación de Fisher-Kolmogorov para la cual, en el artículo de Kolmogorov, Petrovsky y Piscunov [8], se encuentra el primer tratamiento formal sobre el análisis de existencia de ondas viajeras en las ecuaciones de reacción-difusión.

## 4.2 La ecuación de Fisher-Kolmogorov

El estadístico y biólogo británico, Fisher se planteó el problema de determinar la distribución geográfica de un alelo que tiene un gen ventajoso [11].

Para esto, consideró una población en la cual algunos individuos portan un gen que contiene un alelo ventajoso, denotado por  $E$ , y el resto de los individuos portan el alelo recesivo  $e$ . Supuso que los apareamientos en la población son aleatorios, que no hay mutación en los genes y que el movimiento se realiza en una dimensión.

Denotamos por  $u(x^*, t^*)$  a la probabilidad de ocurrencia del alelo  $E$  en el punto  $x^*$  al tiempo  $t^*$ , la ocurrencia del alelo  $e$  es  $1 - u(x^*, t^*)$ . Fisher supone que la tasa de cambio de la probabilidad de ocurrencia del alelo  $E$  se puede describir haciendo uso de la ecuación de difusión y suponiendo que la población de genes presenta un crecimiento del tipo logístico. Así entonces, la probabilidad de ocurrencia de  $u(x^*, t^*)$  está dada por la ecuación

$$\frac{\partial u}{\partial t^*} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^{*2}} + \alpha u(1 - u), \quad (4.2.1)$$

donde  $D$  es el coeficiente de difusión y  $\alpha$  es la tasa de reproducción o crecimiento de la población.

La ecuación (4.2.1) es el caso más sencillo de una ecuación que representa un modelo de reacción-difusión no lineal. Esta ecuación también se puede ver como una extensión natural de los modelos de crecimiento logístico cuando se considera difusión espacial. Hacemos notar que la ecuación (4.2.1) no se puede resolver analíticamente por lo cual se buscan soluciones especiales. En particular, son de gran interés las soluciones tipo onda viajera. Para simplificar el número de parámetros recurrimos al cambio de variables

$$t = \alpha t^*, \quad x = \left(\frac{\alpha}{D}\right)^{\frac{1}{2}} x^*.$$

Las derivadas parciales para  $u$  en las nuevas variables  $x$  y  $t$  son:

$$\frac{\partial u}{\partial t^*} = \frac{\partial u}{\partial t} \alpha, \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^{*2}} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \frac{\alpha}{D},$$

sustituyendo esto en la ecuación (4.2.1) obtenemos:

$$\frac{\partial u}{\partial t} \alpha = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \frac{\alpha}{D} + \alpha u(1 - u),$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1 - u). \quad (4.2.2)$$

Considerando el caso de homogeneidad espacial  $\frac{\partial u}{\partial x} = 0$ , para la ecuación (4.2.2) se cumple que

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u). \quad (4.2.3)$$

La ecuación (4.2.3) tiene dos estados de equilibrio,  $u = 0$  y  $u = 1$ , los cuales corresponden a la ausencia y a la saturación de la población de genes que tienen el alelo de tipo  $E$ , respectivamente. Notemos que el lado derecho de la ecuación (4.2.3) es positivo siempre que  $u \in (0, 1)$  y es negativo cuando  $u \leq 0$  o  $u \geq 1$ . Así, encontramos que la parte temporal de la ecuación (4.2.2) para  $u(0) \in [0, 1]$  se comporta como lo muestra la siguiente gráfica.

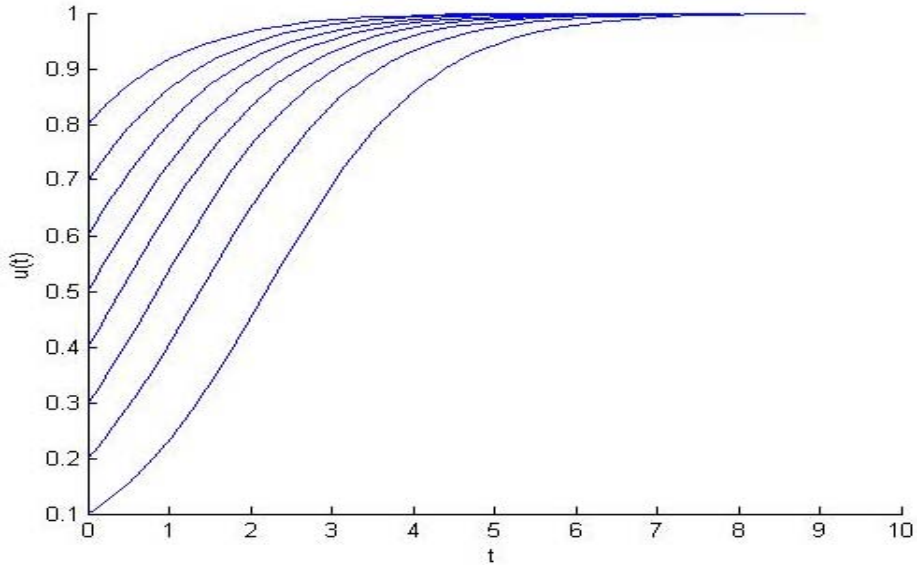


Figura 4.1: Comportamiento temporal de la ecuación (4.2.2).

La gráfica muestra que  $u = 1$  es un estado de equilibrio estable y  $u = 0$  es un estado de equilibrio inestable, lo que nos indica la posibilidad de encontrar un frente de onda del alelo  $E$  que se mueva hacia la derecha. Esto significa que el alelo  $E$  es dominante en la parte izquierda de la región, mientras que el alelo  $e$  es el único gen presente en la parte derecha.

Esto sugiere que podemos buscar soluciones en forma de onda viajera, es decir,  $u(x, t) = U(z)$ , con  $z = x - ct$ , y  $c$  la velocidad de onda.

Veamos cuáles son las condiciones necesarias para que la ecuación (4.2.2) tenga una solución en forma de onda viajera.

Haciendo el cambio de variable  $z = x - ct$  tenemos que:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{du}{dz}c, \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{d^2 u}{dz^2},$$

sustituyendo en la ecuación (4.2.2) nos lleva a la siguiente ecuación diferencial ordinaria para  $U(z)$

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0. \quad (4.2.4)$$

Dado que el gen es dominante, se espera que a partir de una posición inicial  $x_0$  arbitraria avance en el territorio y se desplace con el tiempo hacia la derecha de  $x_0$ . Lo anterior lo podemos expresar con las siguientes condiciones de frontera

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0 \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1. \quad (4.2.5)$$

Para analizar la ecuación (4.2.4), realizamos el siguiente cambio de variable:

$$U' = v,$$

lo que implica que

$$v' = U'' = -cU' - U(1 - U).$$

Así, la ecuación (4.2.4) es equivalente al siguiente sistema en las variables  $U$  y  $v$ .

$$\begin{aligned} U' &= v \\ v' &= -cv - U(1 - U). \end{aligned} \quad (4.2.6)$$

El sistema (4.2.6) tiene dos puntos de equilibrio:  $e_0 = (0, 0)$  y  $e_1 = (1, 0)$ . Una onda viajera que cumpla las condiciones de frontera dadas en (4.2.5) corresponde en el sistema (4.2.6) a una órbita heteroclínica que va del punto

de equilibrio  $e_1$  al punto de equilibrio  $e_0$ , y que se encuentre contenida totalmente en el cuadrante positivo. Por lo que, es necesario que el punto de equilibrio  $e_0$  sea estable y  $e_1$  inestable. A continuación determinamos la estabilidad de cada punto de equilibrio a través de la matriz Jacobiana del sistema (4.2.6)

$$D(U, v) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 + 2U & -c \end{pmatrix}. \quad (4.2.7)$$

La matriz (4.2.7) evaluada en  $e_0$  esta dada por:

$$D(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -c \end{pmatrix}.$$

Para determinar la estabilidad de  $e_0$ , obtenemos los valores propios de  $D$  calculando el  $\det(D(0, 0) - \lambda I) = 0$ , y que corresponden a las raíces del polinomio característico

$$\lambda^2 + \lambda c + 1 = 0,$$

así entonces,

$$\lambda_1 = \frac{-c + (c^2 - 4)^{\frac{1}{2}}}{2} \quad y \quad \lambda_2 = \frac{-c - (c^2 - 4)^{\frac{1}{2}}}{2}.$$

De lo anterior vemos que si  $c^2 \geq 4$ , los valores propios son reales, mientras que si  $c^2 < 4$  tendremos valores complejos, es decir, en este caso las soluciones son de tipo espiral alrededor del cero, lo que implica que dichas soluciones tendrán valores negativos, que para nuestro estudio no tienen sentido. Por lo tanto, una condición necesaria para asegurar la existencia de una onda viajera de la ecuación (4.2.4) con condiciones de frontera (4.2.5) es que

$$c \geq 2.$$

Es claro que para  $c \geq 2$ ,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son negativos, por lo que  $e_0$  es un punto estable.

Por otro lado, tenemos que la matriz Jacobiana evaluada en  $e_1$  es:

$$D(1, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -c \end{pmatrix}.$$



Para encontrar los valores propios asociados a  $e_1$ , calculamos el  $\det(D(1,0) - \lambda I)$  y lo igualamos a cero, de lo que obtenemos

$$\lambda^2 + \lambda c - 1 = 0, \quad (4.2.8)$$

así entonces,

$$\lambda_1 = \frac{-c + (c^2 + 4)^{\frac{1}{2}}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{-c - (c^2 + 4)^{\frac{1}{2}}}{2}.$$

Dado que  $\lambda_1 > 0$  y  $\lambda_2 < 0$ ,  $e_0$  es un punto silla y por lo tanto es inestable. Hemos encontrado entonces que  $e_0$  es un sumidero mientras que  $e_1$  es un punto silla, siempre que se cumpla la condición  $c \geq 2$ . Si  $c < 2$  el punto  $e_0$  es una espiral estable y por lo tanto, en una vecindad del origen  $U(z)$  oscila. Por argumentos de continuidad que no se harán en este texto se puede demostrar que existe una trayectoria heteroclínica enteramente contenida en el cuadrante positivo [11]. En la figura (4.2) se muestra en forma heurística la existencia de la órbita heteroclínica.

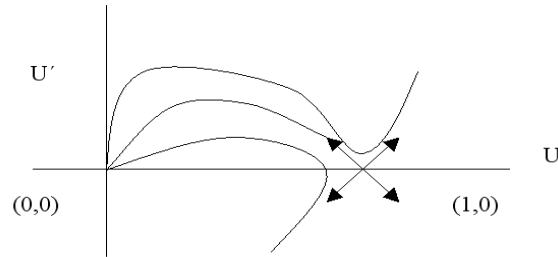


Figura 4.2: Trayectoria heteroclínica

La condición de existencia de una solución en forma de onda viajera en los parámetros originales está dada por  $c \geq 2(\alpha D)^{\frac{1}{2}}$ , donde  $D$  es el coeficiente de difusión y  $\alpha$  es la tasa de crecimiento. Como es de esperarse, la velocidad de propagación del gen  $E$  aumenta cuando se incrementa la difusión o la tasa de reproducción de dicho gen.

Un aspecto importante a considerar es el tipo de condición inicial,  $u(x, 0)$ , que se debe dar para esperar una solución tipo onda viajera. Tomemos el ejemplo de la ecuación de Fisher-Kolmogorov (4.2.2) con  $u(x, t)$  pequeña de tal manera que podemos despreciar el término cuadrático. Así, la ecuación se convierte en la ecuación lineal no homogénea

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u. \quad (4.2.9)$$

Consideremos ahora la condición inicial

$$u(x, 0) \sim Ae^{-ax} \quad \text{con } x \gg 1, \quad (4.2.10)$$

y busquemos una solución de la forma  $u(x, t) = Ae^{-a(x-ct)}$ . Sustituyendo esta condición en la ecuación (4.2.9) obtenemos

$$caAe^{-a(x-ct)} = Ae^{-a(x-ct)} + Aa^2e^{-a(x-ct)}.$$

Dividiendo entre  $Ae^{-a(x-ct)}$  obtenemos

$$ca = 1 + a^2, \quad c = \frac{1}{a} + a,$$

así, hemos encontrado la *relación de dispersión*, es decir, la relación que existe entre la velocidad de onda  $c$  y el parámetro  $a$  dado en la condición inicial. Para analizar el comportamiento de la relación de dispersión graficamos la velocidad de onda  $c$  como función de  $a$ ,

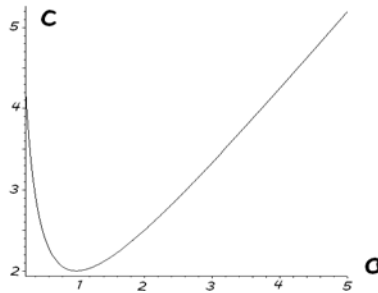


Figura 4.3: Relación de dispersión

En la figura 4.3 observamos que  $c$  alcanza un mínimo en dos cuando  $a = 1$ . Así, la velocidad de onda cuando  $a < 1$  tendrá como máximo a  $c = 2$  y cuando  $a > 1$  la velocidad mínima será  $c = 2$ , con lo que, podemos observar que las condiciones iniciales afectan de manera directa a la velocidad de propagación  $c$ .

### 4.3 Estabilidad

En la sección anterior vimos que la solución en forma de onda viajera depende de las condiciones iniciales, lo que nos lleva a realizar un análisis del comportamiento de dichas soluciones bajo una perturbación.

Sea  $u(x, t) = u(z, t)$ , es decir, tomemos ahora como variables independientes a  $z$  y a  $t$  donde  $z = x - ct$ . Para estas nuevas variables tenemos que:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= -c \frac{\partial u}{\partial z} + \frac{\partial u}{\partial t}, \\ \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} &= \frac{\partial^2 u}{\partial z^2}.\end{aligned}$$

Sustituyendo en la ecuación (4.2.2) obtenemos:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + c \frac{\partial u}{\partial z} + \frac{\partial^2 u}{\partial z^2}. \quad (4.3.1)$$

Nuestro interés es determinar la estabilidad de las soluciones de la ecuación (4.2.4) que tienen forma de onda viajera y velocidad  $c \geq 2$ . Denotemos una de estas soluciones como  $u_c(z)$  y dado que,  $\frac{\partial u_c}{\partial t} = 0$ , entonces satisface el lado derecho de la ecuación (4.3.1), es decir,  $u_c(z)$  es solución de

$$u(1 - u) + c \frac{\partial u}{\partial z} + \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} = 0. \quad (4.3.2)$$

Consideremos una pequeña perturbación de la solución  $u_c(z)$  de la siguiente forma

$$u(z, t) = u_c(z) + \varpi v(z, t) \quad 0 \leq \varpi \ll 1,$$

donde  $v(z, t)$  se hace cero fuera del intervalo  $[-L, L]$ .

Se tiene entonces que

$$\begin{aligned}
\frac{\partial u}{\partial t} &= \varpi \frac{\partial v}{\partial t}, \\
c \frac{\partial u}{\partial z} &= c \frac{\partial u_c}{\partial z} + \varpi c \frac{\partial v}{\partial z}, \\
\frac{\partial^2 u}{\partial z^2} &= \frac{\partial^2 u_c}{\partial z^2} + \varpi \frac{\partial v^2}{\partial z^2}.
\end{aligned}
\tag{4.3.3}$$

Sustituyendo en la ecuación (4.3.1) obtenemos

$$\begin{aligned}
\varpi \frac{\partial v}{\partial t} &= [u_c(z) + \varpi v(z, t)](1 - u_c(z) - \varpi v(z, t)) + c \frac{\partial u_c}{\partial z} + \varpi c \frac{\partial v}{\partial z} + \frac{\partial^2 u_c}{\partial z^2} + \varpi \frac{\partial v^2}{\partial z^2}, \\
\varpi \frac{\partial v}{\partial t} &= u_c(z)(1 - u_c(z)) + c \frac{\partial u_c}{\partial z} + \frac{\partial^2 u_c}{\partial z^2} - 2u_c v \varpi + v \varpi \\
&\quad - (v \varpi)^2 + \varpi c \frac{\partial v}{\partial z} + \varpi \frac{\partial v^2}{\partial z^2}.
\end{aligned}
\tag{4.3.4}$$

Sustituyendo en la ecuación (4.3.4),  $u_c(z)(1 - u_c(z)) + c \frac{\partial u_c}{\partial z} + \frac{\partial^2 u_c}{\partial z^2} = 0$  y conservando sólo los términos de primer orden, encontramos que la perturbación  $v(z, t)$  cumple la siguiente ecuación

$$\frac{\partial v}{\partial t} = v(1 - 2u_c) + c \frac{\partial v}{\partial z} + \frac{\partial^2 v}{\partial z^2}.
\tag{4.3.5}$$

La solución  $u_c$  es estable siempre que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} v(z, t) = 0.$$

Busquemos soluciones de la ecuación (4.3.5) de la forma

$$v(z, t) = g(z)e^{-\lambda t}.
\tag{4.3.6}$$

Al reemplazar (4.3.6) en la ecuación (4.3.5) obtenemos

$$-\lambda g(z)e^{-\lambda t} = [1 - 2u_c]g(z)e^{-\lambda t} + ce^{-\lambda t}g' + e^{-\lambda t}g'',$$

de donde

$$-\lambda g(z) = [1 - 2u_c]g(z) + cg' + g'',$$

y por lo que se llega a la siguiente ecuación diferencial de segundo orden en la variable  $g(z)$

$$g'' + cg' + [1 - 2u_c + \lambda]g(z) = 0. \quad (4.3.7)$$

Supongamos que  $g(z) = h(z)e^{-\frac{cz}{2}}$ , entonces,  $g(z)$  cumple que

$$g' = -h\frac{c}{2}e^{-\frac{cz}{2}} + h'e^{-\frac{cz}{2}}, \quad (4.3.8)$$

y

$$g'' = h\frac{c^2}{4}e^{-\frac{cz}{2}} - h'ce^{-\frac{cz}{2}} + h''e^{-\frac{cz}{2}}. \quad (4.3.9)$$

Sustituyendo (4.3.8), (4.3.9) en (4.3.7) y dividiendo entre  $e^{-\frac{cz}{2}}$  obtenemos

$$h\frac{c^2}{4} - h'c + h'' + ch' - h\frac{c^2}{2} + (\lambda + 1 - 2u_c)h = 0,$$

y simplificando se tiene

$$h'' + h(\lambda - (2u_c - 1 + \frac{c^2}{4})) = 0, \quad (4.3.10)$$

con condiciones

$$h(L) = h(-L) = 0.$$

Multiplicando la ecuación (4.3.10) por  $h(z)$  e integrando en el intervalo  $[-L, L]$  obtenemos

$$\int_{-L}^L h(z)h'' - h^2(2u_c - 1 + \frac{c^2}{4})dz + \lambda \int_{-L}^L h^2 dz = 0, \quad (4.3.11)$$

integrando por partes la integral

$$\int_{-L}^L h(z)h'' dz,$$

tenemos que

$$\lambda = \frac{\int_{-L}^L [(h')^2 + h^2(2u_c - 1 + \frac{c^2}{4})] dz}{\int_{-L}^L h^2 dz}. \quad (4.3.12)$$

Vemos que  $\lambda$  es positiva si

$$\int_{-L}^L h^2(2u_c - 1 + \frac{c^2}{4}) dz > 0,$$

lo cual siempre se cumple dado que  $c^2 \geq 4$  y  $u_c > 0$ . Tenemos entonces que  $v(z, t) = g(z)e^{-\lambda t} \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , por lo tanto, las soluciones de la ecuación de Fisher- Kolmogorov en forma de onda viajera son estables bajo perturbaciones pequeñas.

Cabe mencionar que además del resultado de existencia de ondas viajeras, Kolmogorov *et al* [8] demostraron que la solución de la ecuación de Fisher-Kolmogorov con condiciones iniciales

$$u(x, 0) = \begin{cases} 1 & x < x_0 \\ 0 & x \geq x_0 \end{cases}$$

se convierte en una onda viajera cuya velocidad es  $c = 2$  [11].

Los mismos autores generalizan los resultados previos a ecuaciones de reacción-difusión del tipo

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

donde la parte reactiva  $f(u)$  es una función diferenciable en el intervalo  $[0, 1]$  que satisface las condiciones:

- 1)  $f(0) = f(1) = 0$ ,
- 2)  $f'(0) > 0, f'(1) < 0$ .

## Capítulo 5

# Modelos de propagación de enfermedades infecciosas

Las epidemias han sido y siguen siendo un problema social y económico muy importante. Debido a esto, el estudio de los mecanismos de aparición de las enfermedades infecciosas es de gran importancia. En particular, la aplicación de las matemáticas a la Epidemiología ha contribuido de manera significativa al entendimiento de la dinámica de las epidemias, además de que proporciona métodos para la estimación de parámetros y la realización de pronósticos, así como la evaluación de mecanismos de control de las enfermedades infecciosas. De entre los primeros modelos matemáticos aplicados a la Epidemiología de los cuales se tiene conocimiento, se encuentra la aportación del matemático y médico francés Daniel Bernoulli, quien en 1790 publicó un tratado sobre la epidemia de peste que asolaba a Europa en esa época. Bernoulli formuló un modelo matemático en ecuaciones diferenciales para evaluar la efectividad de las técnicas de control en ese entonces usadas [9].

El uso de métodos cualitativos en el análisis de la propagación de enfermedades floreció a finales del siglo *XIX*, y principios del *XX* con los trabajos de Hamer (1906), quien postuló la *ley de acción de masas*; Ronald Ross (1911), el cual presenta su trabajo pionero acerca de la dinámica de la malaria; Kermak y Mc. Kendrick (1927) quienes establecieron el *Teorema del Umbral* que postula que la introducción de un infeccioso en una población saludable, no siempre implica el desarrollo de una epidemia, sino que es necesario que la población susceptible sobrepase cierta cantidad umbral [4]. Además estos autores sentaron las bases para la modelación matemática de las enfermedades infecciosas.

En las siguientes secciones se ilustrará con dos ejemplos sencillos la aplicación de los modelos matemáticos a la propagación temporal y espacial de una enfermedad infecciosa.

## 5.1 Propagación de enfermedades

Consideremos una población en un determinado territorio donde se propaga una enfermedad contagiosa. Supongamos que podemos dividir a la población en dos subpoblaciones: infecciosos y susceptibles que denotamos por

$$I(x, t), \quad S(x, t),$$

respectivamente, las cuales dependen de la posición  $x$  y del tiempo  $t$ . A continuación definiremos la interacción entre los individuos susceptibles y los infecciosos. Para esto denotemos como  $r$ , a la tasa de transmisión de la enfermedad por infeccioso. Así,  $rS(x, t)$  es la cantidad de individuos que se pueden infectar por cada individuo infeccioso por unidad de tiempo. Multiplicando por  $I(x, t)$  obtenemos el número total de nuevos infecciosos,

$$rS(x, t)I(x, t),$$

en la posición  $x$  al tiempo  $t$ . Supondremos que la tasa de mortalidad per cápita debida a la enfermedad en la población de infecciosos es  $a$ , lo que implica que  $\frac{1}{a}$  es la esperanza de vida de un individuo infectado. Así entonces, el número total de infectados que mueren es

$$aI(x, t).$$

Por último, supongamos que las subpoblaciones se difunden con el mismo coeficiente de difusión,  $D$ . Con estas suposiciones podemos plantear un primer modelo para la difusión de una epidemia. Así pues, el modelo en una dimensión espacial está dado por

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} - rS(x, t)I(x, t) \\ \frac{\partial I}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} + rS(x, t)I(x, t) - aI(x, t). \end{aligned} \quad (5.1.1)$$

Estamos interesados en conocer la difusión geográfica y temporal cuando se introduce una cantidad inicial de individuos infecciosos en una población



uniforme con una densidad inicial  $S_0$  de susceptibles. Antes de comenzar el análisis, consideremos el siguiente cambio de variables para obtener un nuevo modelo adimensional.

$$\begin{aligned} I^* &= \frac{I(x, t)}{S_0}, & S^* &= \frac{S(x, t)}{S_0}, & x^* &= x \left( \frac{rS_0}{D} \right)^{\frac{1}{2}} \\ t^* &= rS_0 t, & \lambda &= \frac{a}{rS_0}. \end{aligned} \quad (5.1.2)$$

Con estas nuevas variables tenemos que

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} &= \frac{\partial S}{\partial t^*} (rS_0), & \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} &= \frac{\partial^2 S}{\partial x^{*2}} \frac{rS_0}{D}. \\ \frac{\partial I}{\partial t} &= \frac{\partial I}{\partial t^*} (rS_0), & \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} &= \frac{\partial^2 I}{\partial x^{*2}} \frac{rS_0}{D}. \end{aligned}$$

Sustituyendo las expresiones anteriores en el sistema (5.1.1) obtenemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t^*} (rS_0) &= D \frac{\partial^2 S}{\partial x^{*2}} \frac{rS_0}{D} - \left( \frac{a}{S_0 \lambda} \right) S(x^*, t^*) I(x^*, t^*), \\ \frac{\partial I}{\partial t^*} (rS_0) &= D \frac{\partial^2 I}{\partial x^{*2}} \frac{rS_0}{D} + \left( \frac{a}{S_0 \lambda} \right) S(x^*, t^*) I(x^*, t^*) \\ &\quad - (\lambda rS_0) I(x^*, t^*), \end{aligned} \quad (5.1.3)$$

Sustituyendo  $S^*$  e  $I^*$ , simplificando y finalmente omitiendo el asterisco obtenemos que el sistema (5.1.1) es equivalente a

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} &= \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} - S(x, t) I(x, t), \\ \frac{\partial I}{\partial t} &= \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} + S(x, t) I(x, t) - \lambda I(x, t). \end{aligned} \quad (5.1.4)$$

Este nuevo sistema tiene sólo un parámetro a diferencia del sistema (5.1.1) que contiene tres parámetros. Notemos que los parámetros  $r$  y  $a$  se agruparon en  $\lambda$ . Definimos  $R_0$ , el *número reproductivo básico* de la enfermedad como  $\frac{1}{\lambda} = \frac{rS_0}{a}$ , el cual representa al número de individuos infectados por un infeccioso en una población con un número inicial de susceptibles igual a  $S_0$ .

## 5.2 Soluciones en forma de onda viajera

En esta sección nos enfocaremos en encontrar las condiciones para la propagación de una onda epidémica en la población de susceptibles, por lo que debemos determinar las condiciones para la existencia de una solución en forma de onda viajera y encontrar su velocidad de propagación.

Haciendo el cambio de variable,  $z = x - ct$ , y llamando  $I(x, t) = I(z)$ ,  $S(x, t) = S(z)$  obtenemos que  $I(z)$  satisface la siguiente ecuación

$$\frac{d^2 I}{dz^2} + c \frac{dI}{dz} + I(S - \lambda) = 0. \quad (5.2.1)$$

Como estamos bajo la suposición de que se introduce un número determinado de infecciosos en una población sana, se tiene entonces que la infección no existe en un tiempo inicial. Además deseamos que ésta deje de existir para un tiempo futuro. Así, la población  $I(x, t)$ , debe cumplir las siguientes condiciones de frontera

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} I(x, t) = \lim_{x \rightarrow \infty} I(x, t) = 0. \quad (5.2.2)$$

Por otro lado, la población de susceptibles cumple con la siguiente ecuación

$$\frac{d^2 S}{dz^2} + c \frac{dS}{dz} - I(z)S(z) = 0. \quad (5.2.3)$$

Para que el problema tenga sentido, la población de susceptibles debe ser mayor o igual que cero, y para un tiempo futuro pedimos que en la población no exista la enfermedad, lo que nos lleva al establecimiento de las siguientes condiciones de frontera

$$0 \leq S(-\infty) < S(\infty) = 1. \quad (5.2.4)$$

Notemos que la ecuación (5.2.1) representa un problema de valores propios, lo que nos indica que debemos encontrar un rango de valores de  $\lambda$ , para los que exista una solución con una velocidad de onda positiva y que cumpla con las condiciones de frontera definidas en (5.2.2) y (5.2.4).

Para ello linealizamos la ecuación (5.2.1) cerca del frente de onda donde  $S$  es aproximadamente 1 e  $I$  es aproximadamente 0 obteniendo que  $I$  satisface

$$\frac{d^2 I}{dz^2} + c \frac{dI}{dz} + I(1 - \lambda) \approx 0, \quad (5.2.5)$$

que es una ecuación diferencial lineal con coeficientes constantes. Si suponemos que su solución es de la forma  $I(z) = e^{rz}$  y la sustituimos en la ecuación (5.2.5), obtenemos el polinomio característico asociado a la ecuación (5.2.1)

$$r^2 + rc + 1 - \lambda = 0. \quad (5.2.6)$$

Las raíces de (5.2.6) son

$$r_1 = \frac{-c + [c^2 - 4(1 - \lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}, \quad r_2 = \frac{-c - [c^2 - 4(1 - \lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}.$$

Así, la solución de (5.2.5) es

$$I(z) = Ae^{r_1 z} + Be^{r_2 z}. \quad (5.2.7)$$

Como requerimos que  $I(z) \rightarrow 0$  con  $I(z) > 0$ , esta solución no puede oscilar alrededor de  $I(z) = 0$ , por lo que es necesario que los exponentes  $r_1$  y  $r_2$  sean reales, lo que implica que  $c^2 - 4(1 - \lambda)$  debe ser positivo, que a su vez es equivalente a

$$c^2 > 4(1 - \lambda), \quad c > 2(1 - \lambda)^{\frac{1}{2}}.$$

Como la velocidad de onda debe ser real, se debe cumplir que

$$\lambda < 1, \quad (5.2.8)$$

que en términos dimensionales implica  $\frac{a}{rS_0} < 1$ , lo que equivale a

$$a < rS_0.$$

Entonces, para que una onda viajera exista, la tasa de mortalidad debe ser menor que la tasa de aparición de nuevos infecciosos, esto es,  $R_0$  debe ser mayor que uno. En caso de que exista un frente de onda epidémico, este viaja a una velocidad mayor o igual a  $c = 2(1 - \lambda)^{\frac{1}{2}}$ . Volviendo a las variables dimensionales, tenemos que la velocidad de onda esta dada por

$$v = \frac{x}{t}c.$$

Sustituyendo las correspondientes expresiones para  $x$  y  $t$ , en términos de  $x^*$  y  $t^*$  dados en (5.1.2), obtenemos que

$$v = \frac{\frac{x^*}{(\frac{rS_0}{D})^{\frac{1}{2}}}}{\frac{t^*}{rS_0}}c = \frac{x^* D^{\frac{1}{2}} r S_0}{t^* (r S_0)^{\frac{1}{2}}}c,$$

así

$$v = \frac{x^* D^{\frac{1}{2}}(rS_0)^{\frac{1}{2}}}{t^*} c,$$

sustituyendo el valor que encontramos para la velocidad mínima  $c$ , obtenemos:

$$v = \frac{x^* D^{\frac{1}{2}}(rS_0)^{\frac{1}{2}}}{t^*} 2(1-\lambda)^{\frac{1}{2}} = 2(DrS_0)^{\frac{1}{2}} \left[1 - \frac{a}{rS_0}\right]^{\frac{1}{2}}.$$

Por otro lado, linealizando la ecuación (5.2.3), para  $S(z)$  cercana a uno obtenemos

$$\frac{d^2 S}{dz^2} + c \frac{dS}{dz} - I(z) = 0. \quad (5.2.9)$$

De (5.2.7) se tiene  $I(z) = B e^{z(\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}$  y sustituyendo en (5.2.9) obtenemos

$$\frac{d^2 S}{dz^2} + c \frac{dS}{dz} - e^{z(\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})} = 0. \quad (5.2.10)$$

Como  $S(z)$  esta cerca de uno, podemos suponer que  $S = 1 - \rho$  para  $\rho$  considerablemente pequeña. Así, la ecuación (5.2.10) se convierte en una ecuación lineal no homogénea con coeficientes constantes

$$\frac{d^2 \rho}{dz^2} + c \frac{d\rho}{dz} + e^{z(\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})} = 0. \quad (5.2.11)$$

Para resolver la ecuación (5.2.11) hacemos  $v = \rho'$ , lo que implica que  $v' = \rho''$ . Por lo tanto la ecuación (5.2.11) se convierte en

$$v' + cv = -e^{z(\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}. \quad (5.2.12)$$

Multiplicando (5.2.12) por el factor de integración  $e^{\int cz} = e^{cz}$  obtenemos

$$e^{cz} v' + c v e^{cz} = -e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})},$$

lo que nos lleva a

$$(e^{cz} v)' = -e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}.$$

Así

$$(e^{cz}v) = - \int e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})} dz,$$

integrando obtenemos que

$$(e^{cz}v) = - \frac{e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{-(-c - [\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}])}, = \frac{e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{(-c - [\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}])}.$$

Despejando a  $v$  tenemos

$$v = e^{-cz} \frac{e^{z(c + \frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{(-c - [\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}])}.$$

Ya que  $v = \rho'$  entonces,

$$\rho = \int \frac{e^{z(\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{(-c - [\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}])} dz.$$

Como hemos supuesto que  $S = 1 - \rho$  para  $\rho$  pequeña, entonces se cumple

$$S = 1 - \int \frac{e^{-z(\frac{c + [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{(-c - [\frac{-c - [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2}])} dz.$$

Calculando esta última integral obtenemos

$$S = 1 - \frac{e^{-z(\frac{c + [c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{2})}}{([\frac{c^2 - 4(1-\lambda)]^{\frac{1}{2}}}{4} - c^2)}$$

que cumple la condición  $S(z) \rightarrow 1$  cuando  $z \rightarrow \infty$ . Notemos que la población  $S(z)$  no puede tener un máximo local, pues de lo contrario tendríamos que  $\frac{dS}{dz} = 0$ , lo que implica según la ecuación (5.2.3) que

$$\frac{d^2S}{dz^2} = \frac{I(z)S(z)}{c}.$$

Como  $\frac{I(z)S(z)}{c} > 0$  entonces,  $\frac{d^2 S}{dz^2}$  es siempre positiva lo que implica que  $S(z)$  tiene un mínimo, lo que es una contradicción, pues habíamos supuesto que  $S(z)$  tenía un máximo. Por lo tanto  $S(z)$  crece monótonamente, es decir, la población de susceptibles se incrementa siempre de forma monótona.

Analicemos el parámetro umbral  $\lambda = \frac{a}{rS_0}$ . Anteriormente vimos que  $\lambda$  no puede ser mayor que uno para tener una velocidad de onda positiva. Por lo tanto, los valores de  $\lambda$  tienen como cota superior a uno. Veamos qué pasa cuando toma este valor máximo. Si  $\lambda = 1$  entonces  $c = 0$ , es decir, la onda epidémica no se podrá propagar, lo que implica que podemos encontrar valores de  $a$ ,  $r$  y  $S_0$  para los cuales se puede evitar la epidemia. Para  $a$  y  $r$  fijos,  $S_m = \frac{a}{r}$  es la población mínima requerida para evitar la posibilidad de una epidemia. Por otro lado para una población inicial  $S_0$  y una tasa de mortalidad fija  $a$ , podemos encontrar un coeficiente de transmisión  $r_m = \frac{a}{S_0}$ , el cual si no se excede previene la propagación de una infección. Todo lo anterior tiene implicaciones en las estrategias de control de una epidemia, ya que por ejemplo, reduciendo el número de susceptibles vía vacunación, y la tasa de infección vía cuarentena se puede evitar la propagación de la enfermedad.

### 5.3 Propagación de la rabia entre zorros

En esta sección veremos un modelo para la propagación de rabia, que es una enfermedad que presenta brotes epidémicos recurrentes en Europa. Tomaremos el caso de una de las últimas epidemias presentadas en animales, que al parecer comenzó en Polonia en 1939 y se ha ido moviendo hacia el este a una tasa de 30-60 kilómetros por año, y sólo ha sido frenada temporalmente por obstáculos naturales como ríos o montañas. De los animales que son afectados, el zorro rojo es el mayor portador por lo que se tomará como el principal transmisor. Murray [12] propuso el siguiente modelo para medir la difusión geográfica de dicha enfermedad y establecer políticas de control. La población de zorros se divide en dos subpoblaciones, infecciosos, que denotaremos como antes, por  $I(x, t)$  y susceptibles, que denotaremos por  $S(x, t)$ . La rabia se transmite por contacto directo con una tasa de contagio  $rI$ , donde  $r$  es el coeficiente de transmisión. Esta enfermedad tiene efectos fatales en

los zorros, llevándolos a una muerte segura, por lo que debemos considerar una tasa de mortalidad  $a$ , con  $\frac{1}{a}$  la esperanza de vida de un zorro infectado. En general los zorros saludables no invaden territorios distintos a los propios, sin embargo los zorros infectados son afectados en el sistema límbico, por lo que pierden el sentido de ubicación, lo que hace que sus movimientos sean aleatorios e invadan territorios ajenos. Tenemos así, que la población  $I(x, t)$  es la única que contribuye a la propagación espacial de la rabia y modelamos su comportamiento con la siguiente ecuación

$$\frac{\partial I}{\partial t} = D \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} + rS(x, t)I(x, t) - aI(x, t), \quad (5.3.1)$$

mientras que para los zorros susceptibles

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -rS(x, t)I(x, t). \quad (5.3.2)$$

Usando el cambio de variable dado en (5.1.2) formamos el siguiente sistema adimensional

$$\begin{aligned} \frac{\partial I}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} + S(x, t)I(x, t) - \lambda I(x, t) \\ \frac{\partial S}{\partial t} &= -S(x, t)I(x, t), \end{aligned} \quad (5.3.3)$$

donde  $\lambda = \frac{a}{S_0 r}$ . Para buscar soluciones en forma de onda viajera hacemos, como en la sección anterior, el cambio de variable  $I(x, t) = I(z)$  y  $S(x, t) = S(z)$ , donde  $z = x - ct$ . Así la ecuación que debe de cumplir la población de infecciosos, en términos de  $z$  es

$$\frac{d^2 I}{dz^2} + c \frac{dI}{dz} + I(S - \lambda) = 0. \quad (5.3.4)$$

Como en la sección 5.1, las condiciones que pedimos sobre esta población consisten, en que la infección no exista para un tiempo inicial y que ésta deje de existir para un tiempo futuro. Esto lo podemos expresar con las siguientes condiciones de frontera

$$I(-\infty) = I(\infty) = 0.$$

A partir de la ecuación (5.3.4) podemos demostrar como en la sección 5.1 que la velocidad de onda satisface que

$$c > 2(1 - \lambda)^{\frac{1}{2}}, \quad \text{siempre que } \lambda < 1.$$

Por otro lado, la población de susceptibles en términos de  $z$  debe cumplir la ecuación

$$c \frac{dS}{dz} = I(z)S(z). \quad (5.3.5)$$

Para que el problema tenga sentido pedimos, como antes, que  $S(z)$  no sea nula y que para un tiempo futuro, no exista población de zorros infectados. Esto queda expresado en las siguientes condiciones de frontera

$$S(-\infty) = S_f, \quad S(\infty) = 1.$$

donde  $S_f$  es la población inicial de susceptibles. De la ecuación (5.3.5) tenemos

$$I(z) = \frac{c \frac{dS}{dz}}{S} \quad (5.3.6)$$

y sustituyendo en la ecuación (5.3.4) nos lleva a

$$\frac{d^2 I}{dz^2} + c \frac{dI}{dz} + c \frac{dS}{dz} - \lambda \frac{c \frac{dS}{dz}}{S} = 0,$$

de la cual, integrando se obtiene la siguiente relación

$$\frac{dI}{dz} + cI + cS - \lambda c \ln(S) = A, \quad (5.3.7)$$

donde  $A$  es una constante. Sustituyendo las condiciones de frontera en la ecuación (5.3.7) cuando  $z \rightarrow \infty$  obtenemos

$$0 + c \cdot 0 + c \cdot 1 - \lambda c \ln(1) = A$$

es decir,  $c = A$  por lo que podemos reescribir la ecuación (5.3.7) de la siguiente forma

$$\frac{dI}{dz} + AI + AS - \lambda A \ln(S) = A. \quad (5.3.8)$$

Sustituyendo las condiciones de frontera cuando  $z \rightarrow -\infty$  en la ecuación (5.3.8), obtendremos una ecuación trascendente para  $S_f$  que representa la



población de zorros susceptibles sobrevivientes a una onda epidémica. Así, la ecuación (5.3.8) equivale a

$$AS_f - \lambda A \ln(S_f) = A,$$

donde  $S_f = S(-\infty)$ . Dividiendo entre  $A$  obtenemos

$$S_f - \lambda \ln S_f = 1. \quad (5.3.9)$$

La igualdad dada en (5.3.9) es equivalente a que la función

$$f(S_f) = S_f - 1 - \lambda \ln S_f \quad (5.3.10)$$

tenga una raíz,  $0 < S_f^* < 1$  con la condición  $\lambda < 1$ . Para verificar lo anterior veamos que

$$f(S_f)' = \frac{S_f - \lambda}{S_f} \quad (5.3.11)$$

y que

$$f(S_f)' = \frac{S_f - \lambda}{S_f} < 0 \quad \text{siempre} \quad \text{que } S_f < \lambda,$$

$$f(S_f)' = \frac{S_f - \lambda}{S_f} > 0 \quad \text{siempre} \quad \text{que } S_f > \lambda,$$

lo que implica que  $f(S_f)$  tiene un mínimo en  $\lambda$ . Como  $f(1) = 0$  y  $\lim_{S_f \rightarrow 0} f(S_f) = \infty$ , entonces  $f(S_f)$  tiene una única raíz  $S_f^*$  que satisface

$$0 < S_f^* < \lambda < 1.$$

### 5.3.1 Posibles estrategias de control

Ya que hemos analizado el comportamiento del modelo para la epidemia de rabia, es razonable preguntarnos si es posible sugerir como se hizo en la sección 5.2, una buena estrategia de control que disminuya los niveles de contagio. Usando el modelo visto en la sección anterior, Murray [12] desarrolló una estrategia para el control del contagio de la rabia en los zorros basada en la reducción de la población de susceptibles, manteniendo esta población por debajo de algún nivel crítico  $K_T$ , dentro de una área lo suficientemente grande para que la infección no se propague.

La reducción en la población de susceptibles se puede llevar a cabo de dos formas. Una es por medio de la erradicación de los zorros y la otra por medio

de vacunación. La primera conlleva el riesgo de que nuevos zorros intenten colonizar el territorio debido a que nada les impide la apropiación del mismo, y estos esparzan la infección nuevamente. Por lo tanto, la segunda de estas opciones resulta más razonable.

Para poder tener un periodo sin rabia que sea efectivo; es decir, que tenga una verdadera repercusión en la difusión de esta enfermedad, debemos tener en cuenta el tamaño del territorio en el cual debemos vacunar y la cantidad de zorros que habitan en él.

Si observamos el desarrollo de la onda epidémica en un lugar fijo, en la figura (5.1) podemos notar que cada brote epidémico es seguido por un periodo en el cual los contagios se ven disminuidos. Las dimensiones espaciales y temporales son tales, que una segunda onda epidémica está relativamente lejos, de modo que la primera onda o se ha movido más allá de la del periodo de descanso o se ha desvanecido de manera efectiva.

Ya que la población de susceptibles disminuye con el primer brote epidémico, tenemos que para el segundo brote ya no hay susceptibles suficientes para la difusión de la epidemia. Por lo tanto, esta primera disminución en la población es relevante para el freno de futuros brotes.

De lo anterior podemos concluir que si tomamos en cuenta sólo el primer brote para calcular el tamaño de la región en la que debemos aplicar las vacunas, lograremos afectar considerablemente la difusión de la enfermedad.

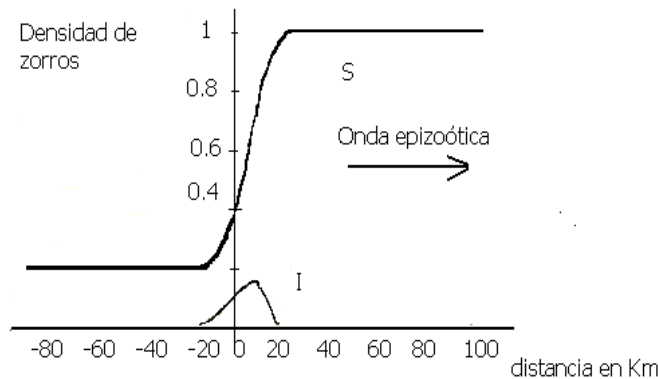


Figura 5.1: Frentes de onda para S e I (tomada de [12]).

# Capítulo 6

## Dispersión de enfermedades entre dos poblaciones

En el presente capítulo se desarrollará un modelo en el que consideran distintas poblaciones en el proceso de infección. Los modelos desarrollados bajo estas suposiciones son más realistas ya que reflejan situaciones que ocurren en la propagación de una enfermedad infecciosa. Así por ejemplo, las tasas de contagio de una enfermedad de tipo sexual no son las mismas para toda la población, por lo que esta se debe dividir en subpoblaciones con riesgos diferentes de adquirir la enfermedad. Otros casos se pueden ver en enfermedades que se transmiten entre distintas especies, como por ejemplo las enfermedades transmitidas a mamíferos por picaduras de insectos (dengue, malaria, enfermedad de chagas, virus del Oeste del Nilo). En estos casos es claro que las tasas de contagio y recuperación, así como la dinámica vital de las diferentes especies involucradas influyen de manera distinta en el proceso de infección. Algunos modelos epidemiológicos que consideran distintas especies los podemos encontrar en [9], [16] y [10]

### 6.1 Modelo de dispersión de enfermedades

En el capítulo 5 revisamos un modelo para describir la propagación espacial de una epidemia en una sola población. En este capítulo consideraremos el caso de dos poblaciones distintas que interactúan entre sí. Podemos suponer que las poblaciones pertenecen a especies distintas y que pueden infectarse entre sí. Como por ejemplo diferentes especies de aves que pueden transmitir

la fiebre aviar. Designaremos por  $N_v = S_v + I_v$  al número de individuos de la especie  $v$ , mientras que  $N_l = S_l + I_l$  representa al número de individuos de la especie  $l$ . Supondremos que la enfermedad puede ser transmitida entre individuos de la misma especie con una tasa de contagio dada por  $\beta_{ll}$  y  $\beta_{vv}$ , respectivamente.

Supondremos de igual forma que existe contagio entre individuos de diferentes especies. Designaremos por  $\beta_{lv}$  la tasa a la cual se contagian los individuos pertenecientes a la especie  $v$  por individuos de la especie  $l$ , y por  $\beta_{vl}$  la tasa a la cual se contagian los individuos pertenecientes a la especie  $l$  por individuos de la especie  $v$ .

Sea  $E_{lv}$  la tasa total, a la cual los individuos susceptibles de la especie  $v$  se infectan por los infecciosos de la especie  $l$ . Así,  $E_{lv} = \beta_{lv}S_vI_l$ , pero dado que  $S_v = N_v - I_v$ , se tiene

$$E_{lv} = \beta_{lv}I_l(N_v - I_v). \quad (6.1.1)$$

De la misma forma tenemos que la tasa total a la cual los susceptibles de la especie  $l$  se infectan por los infecciosos de la especie  $v$  es

$$E_{vl} = \beta_{vl}I_v(N_l - I_l). \quad (6.1.2)$$

Para el contagio entre individuos de la misma especie tenemos que

$$E_{vv} = \beta_{vv}I_v(N_v - I_v), \quad (6.1.3)$$

corresponde a la tasa total de contagio de la especie  $v$ , y para  $l$  esta tasa está dada por

$$E_{ll} = \beta_{ll}I_l(N_l - I_l). \quad (6.1.4)$$

De lo anterior se deduce que el número total de nuevos infecciosos de la especie  $v$ , al tiempo  $\tau$  está dado por  $E_{lv} + E_{vv}$ . La probabilidad de que dichos infectados lo sigan siendo después de un tiempo  $t$  esta dada por  $e^{-\alpha_v(t-\tau)}$ , donde  $\alpha_v$  denota la tasa de recuperación de la especie  $v$ . Por lo tanto, el número total de infecciosos de la especie  $v$  al tiempo  $t$ , denotado por  $I_v$ , es igual a

$$I_v = \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{-\alpha_v(t-\tau)} d\tau, \quad (6.1.5)$$

que es equivalente a

$$I_v = e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{\alpha_v \tau} d\tau. \quad (6.1.6)$$

Derivando (6.1.6) con respecto a  $t$  y tomando  $E_{vv}(0) = 0$ ,  $E_{lv}(0) = 0$  obtenemos

$$\frac{dI_v}{dt} = e^{-\alpha_v t} (E_{vv}(t) + E_{lv}(t)) e^{\alpha_v t} - \alpha_v e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau)) e^{\alpha_v \tau} d\tau, \quad (6.1.7)$$

$$\frac{dI_v}{dt} = E_{vv}(t) + E_{lv}(t) - \alpha_v e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau)) e^{-\alpha_v(t-\tau)} d\tau, \quad (6.1.8)$$

sustituyendo  $I_v$  dado por la ecuación (6.1.6) en (6.1.8) obtenemos

$$\frac{dI_v}{dt} = E_{vv}(t) + E_{lv}(t) - \alpha_v I_v. \quad (6.1.9)$$

Siguiendo los mismos pasos para  $I_l$  tenemos que

$$\frac{dI_l}{dt} = E_{ll}(t) + E_{vl}(t) - \alpha_l I_l. \quad (6.1.10)$$

Sustituyendo las expresiones de  $E_{ll}$ ,  $E_{vv}$ ,  $E_{lv}$  y  $E_{vl}$  dadas en (6.1.1), (6.1.2), (6.1.3) y (6.1.4) en (6.1.9) y (6.1.10) obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineal

$$\begin{aligned} \frac{dI_v}{dt} &= \beta_{vv} I_v (N_v - I_v) + \beta_{lv} I_l (N_v - I_v) - \alpha_v I_v \\ \frac{dI_l}{dt} &= \beta_{ll} I_l (N_l - I_l) + \beta_{vl} I_v (N_l - I_l) - \alpha_l I_l. \end{aligned} \quad (6.1.11)$$

## 6.2 El número reproductivo básico

Al final de la sección 5.1 se definió el número reproductivo básico de una enfermedad, denotado por  $R_0$ . Recordemos que  $R_0$  representa el número esperado de infecciosos generados por la introducción de un infeccioso en una población de susceptibles, esto es, el número de casos secundarios debidos a un infeccioso. Si  $R_0 < 1$ , entonces el promedio de contagiados por un infeccioso es menor que uno y así, la enfermedad no se extenderá; por otro lado, si  $R_0 > 1$  habrá más de un infeccioso secundario y por lo tanto la enfermedad se propagará.

De acuerdo a [18] el número reproductivo básico puede ser calculado a partir de dos matrices, la primera es la matriz de infección que denotaremos por  $F$ . En esta matriz, las entradas representan las tasas a las cuales se genera

un nuevo infeccioso de cada especie. La segunda de estas matrices es la de transmisión que denotaremos por  $V$ . En las entradas de esta matriz están los tiempos promedio de recuperación de cada especie. Siguiendo a [18] se define el número reproductivo básico como  $R_0 = \rho(FV^{-1})$ , donde  $\rho$  es el radio espectral de la matriz  $(FV^{-1})$ , esto es,  $R_0 = \max |\lambda_i|$  donde  $\lambda_i$  son los valores propios de  $(FV^{-1})$ . Para el sistema (6.1.11) la matriz de infección está dada por

$$F = \begin{pmatrix} \beta_{vv}N_v & \beta_{lv}N_v \\ \beta_{vl}N_l & \beta_{ul}N_l \end{pmatrix}, \quad (6.2.1)$$

y la matriz de transmisión corresponde a

$$V = \begin{pmatrix} \alpha_v & 0 \\ 0 & \alpha_l \end{pmatrix}. \quad (6.2.2)$$

Por lo tanto, la matriz  $(FV^{-1})$  es

$$\begin{pmatrix} \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} & \frac{\beta_{lv}N_v}{\alpha_l} \\ \frac{\beta_{vl}N_l}{\alpha_v} & \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} \end{pmatrix}. \quad (6.2.3)$$

Para obtener los valores propios calculamos el siguiente determinante

$$\begin{vmatrix} \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} - \lambda & \frac{\beta_{lv}N_v}{\alpha_l} \\ \frac{\beta_{vl}N_l}{\alpha_v} & \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + \lambda \left( -\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} - \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} \right) + \frac{N_v N_l}{\alpha_v \alpha_l} (\beta_{ul} \beta_{vv} - \beta_{lv} \beta_{vl}) = 0.$$

Así, tenemos que las raíces son

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left( \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} + \sqrt{\left[ -\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} - \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} \right]^2 - 4 \frac{N_v N_l}{\alpha_v \alpha_l} (\beta_{ul} \beta_{vv} - \beta_{lv} \beta_{vl})} \right) \quad (6.2.4)$$

y

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} \left( \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} - \sqrt{\left[ -\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} - \frac{\beta_{ul}N_l}{\alpha_l} \right]^2 - 4 \frac{N_v N_l}{\alpha_v \alpha_l} (\beta_{ul} \beta_{vv} - \beta_{lv} \beta_{vl})} \right). \quad (6.2.5)$$

De las expresiones anteriores es claro que  $|\lambda_1|$  es mayor que  $|\lambda_2|$ , así  $R_0 = \lambda_1$ , de lo cual inferimos que si  $\lambda_1 < 1$  no habrá un brote epidémico, mientras que si  $\lambda_1 > 1$  tendremos una epidemia. Notemos que la expresión de  $\lambda_1$  es siempre real dado que

$$\left[ \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} \right]^2 - 4 \frac{N_vN_l}{\alpha_v\alpha_l} (\beta_{ll}\beta_{vv} - \beta_{lv}\beta_{vl}) =$$

$$\left( \frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} - \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} \right)^2 + 4 \frac{N_lN_v\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l}$$

es siempre positivo.

De la expresión para  $\lambda_1$ , es claro que si  $\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} > 1$ , entonces  $R_0 > 1$ . Si  $\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} < 1$ , se deduce después de algunos cálculos que  $R_0 > 1$  es equivalente a

$$\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} - \frac{N_lN_v\beta_{vv}\beta_{ll}}{\alpha_v\alpha_l} - 1 + \frac{N_lN_v\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > 0. \quad (6.2.6)$$

Notemos que  $\frac{\beta_{vv}N_v}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}N_l}{\alpha_l} - \frac{N_lN_v\beta_{vv}\beta_{ll}}{\alpha_v\alpha_l} - 1$  se puede reescribir como

$$-\left(1 - \frac{N_v\beta_{vv}}{\alpha_v}\right)\left(1 - \frac{N_l\beta_{ll}}{\alpha_l}\right),$$

y sustituyendo en (6.2.6) obtenemos

$$-\left(1 - \frac{N_v\beta_{vv}}{\alpha_v}\right)\left(1 - \frac{N_l\beta_{ll}}{\alpha_l}\right) + \frac{N_lN_v\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > 0,$$

es decir, para que la enfermedad progrese es necesario que

$$\frac{N_lN_v\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > \left(\frac{N_v\beta_{vv}}{\alpha_v} - 1\right)\left(\frac{N_l\beta_{ll}}{\alpha_l} - 1\right). \quad (6.2.7)$$

### 6.3 Equilibrio endémico

Los equilibrios del sistema (6.1.11) están dados por la intersección de las gráficas de las funciones

$$g(I_l) = \frac{[\alpha_l - (N_l - I_l)\beta_{ll}]I_l}{\beta_{vl}(N_l - I_l)} \quad y \quad f(I_v) = \frac{[\alpha_v - (N_v - I_v)\beta_{vv}]I_v}{\beta_{lv}(N_v - I_v)} \quad (6.3.1)$$

en  $0 \leq I_l \leq N_l$  y  $0 \leq I_v \leq N_v$ . Es claro que un equilibrio es  $E_0 = (0, 0)$ , que corresponde al estado donde no hay enfermedad. A continuación supondremos que  $I_l \neq 0$  y  $I_v \neq 0$ . Observemos que  $g(I_l)$  y  $f(I_v)$  son positivas para  $N_l - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}} \leq I_l \leq N_l$  y  $N_v - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}} \leq I_v \leq N_v$  respectivamente, además

$$\lim_{I_v \rightarrow N_v} f(I_v) = \infty, \quad \lim_{I_l \rightarrow N_l} g(I_l) = \infty.$$

Lo anterior implica que existe un único punto de equilibrio  $E_1 = (I_v^*, I_l^*)$  en la región  $[N_l - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}}, N_l] \times [N_v - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}}, N_v]$ .

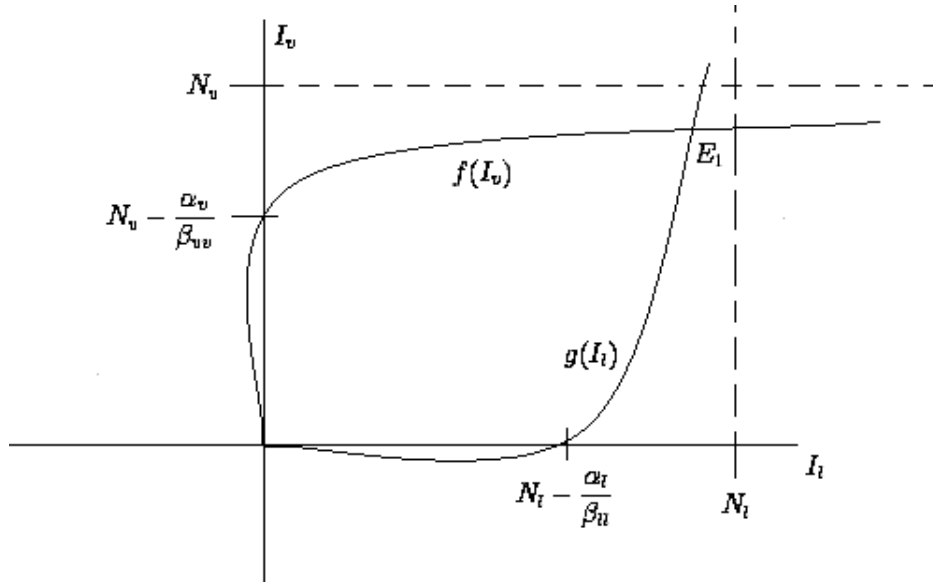


Figura 6.1: Gráfica de la intersección de  $f$  y  $g$ .

Para asegurar que  $I_v^*$  e  $I_l^*$  sean ambos positivos es necesario que  $N_l - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}}$  y  $N_v - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}}$  sean positivos lo que implica que  $\frac{N_l \beta_{ll}}{\alpha_l} > 1$  y  $\frac{N_v \beta_{vv}}{\alpha_v} > 1$ , lo cual se cumple cuando  $R_0 > 1$ .



En la figura (6.2) se ilustra el curso temporal de las poblaciones  $I_v$  e  $I_l$ .

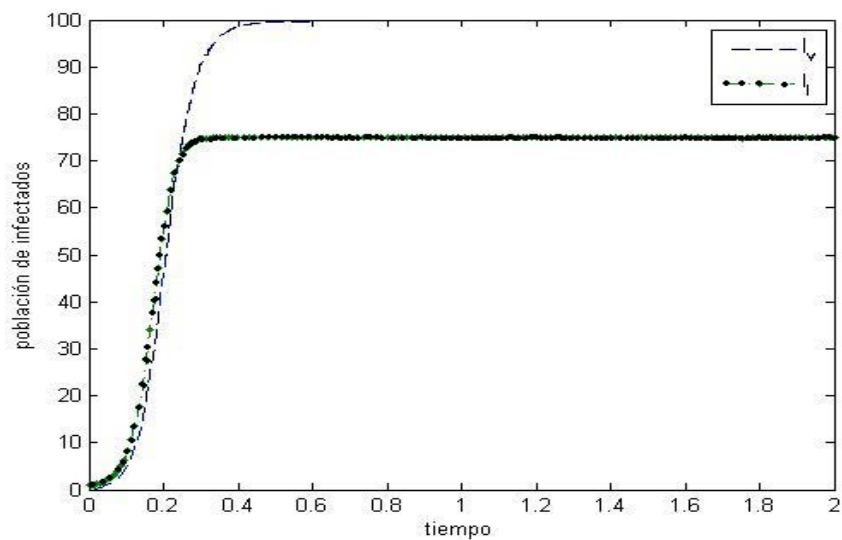


Figura 6.2: Gráfica del comportamiento de las soluciones del sistema (6.1.11).

Los parámetros en la simulación son  $\beta_{ll} = .064$ ,  $\beta_{vv} = .136$ ,  $\beta_{lv} = .106$ ,  $\beta_{vl} = .52$ . En este caso el número reproductivo básico es 647.265996. Las condiciones iniciales de este sistema representan el caso en el que sólo se tiene población infecciosa en la especie migrante, estas condiciones están dadas por:  $I_v(0) = 1$  e  $I_l(0) = 0$ . De la gráfica podemos observar que ambas poblaciones tienden al estado endémico y que es en la población local que la epidemia se esparce más rápidamente.

## 6.4 El modelo epidemiológico con dos poblaciones y dispersión geográfica

Como vimos en el capítulo 5 es importante considerar la dispersión geográfica de una enfermedad. Podemos analizar cómo se distribuye geográficamente alguna epidemia entre distintas especies, que se difunden por el movimiento de los individuos. Tal es el caso de la infección del virus del Oeste del Nilo, enfermedad que se transmite entre aves y mosquitos. Esta infección se ha difundido tanto por la difusión como por la migración de aves, del este hacia el oeste de los Estados Unidos de América a una velocidad de 1.98 kilómetros por día [10].

En este capítulo modelaremos la propagación de una enfermedad entre dos poblaciones de aves, una de las cuales presenta un proceso de difusión y la otra permanece estable en un territorio determinado, por ejemplo aves en una granja o en un criadero. Considerando lo anterior definamos  $N_v$  como la población de aves que se trasladan y  $N_l$  será el número de aves que permanecen en un territorio. Entonces, las ecuaciones que describen la dinámica espacio-temporal son las siguientes:

$$\begin{aligned}\frac{\partial I_v}{\partial t} &= \beta_{vv}I_v(N_v - I_v) + \beta_{lv}I_l(N_v - I_v) - \alpha_v I_v + D \frac{\partial^2 I_v}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial I_l}{\partial t} &= \beta_{ll}I_l(N_l - I_l) + \beta_{vl}I_v(N_l - I_l) - \alpha_l I_l.\end{aligned}\quad (6.4.1)$$

Estamos interesados en conocer las condiciones necesarias para que se propague la enfermedad en una cierta región por lo que buscaremos soluciones en forma de onda viajera que cumplan las condiciones

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} (I_v, I_l) = (0, 0), \quad \text{y} \quad \lim_{z \rightarrow \infty} (I_v, I_l) = (I_v^*, I_l^*). \quad (6.4.2)$$

Para esto, hacemos el cambio de variable  $z = x + ct$ , que da lugar al siguiente sistema

$$\begin{aligned}c \frac{dI_v}{dz} &= \beta_{vv}I_v(N_v - I_v) + \beta_{lv}I_l(N_v - I_v) - \alpha_v I_v + D \frac{d^2 I_v}{dz^2} \\ c \frac{dI_l}{dz} &= \beta_{ll}I_l(N_l - I_l) + \beta_{vl}I_v(N_l - I_l) - \alpha_l I_l.\end{aligned}\quad (6.4.3)$$

Introduciendo la variable  $h(z) = \frac{dI_v}{dz}$ , el sistema (6.4.3) es equivalente a

$$\begin{aligned}\frac{dI_v}{dz} &= h(z) \\ \frac{dh}{dz} &= \frac{1}{D}[ch - \beta_{vv}I_v(N_v - I_v) - \beta_{lv}I_l(N_v - I_v) + \alpha_v I_v] \\ \frac{dI_l}{dz} &= \frac{1}{c}[\beta_{ll}I_l(N_l - I_l) + \beta_{vl}I_v(N_l - I_l) - \alpha_l I_l].\end{aligned}\quad (6.4.4)$$

El sistema (6.4.4) tiene dos puntos de equilibrio:  $E_0 = (0, 0, 0)$  y  $E_1 = (I_v^*, 0, I_l^*)$  donde  $I_v^*$  e  $I_l^*$  satisfacen las ecuaciones (6.4.1) en la región

$$\left[N_l - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}}, N_l\right] \times \left[N_v - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}}, N_v\right].$$

Para asegurar la existencia de  $E_1$  en lo siguiente supondremos que  $R_0 > 1$ . El objetivo de este análisis es encontrar las condiciones necesarias para la dispersión espacial de la enfermedad, lo que implica la existencia de una solución en forma de onda viajera que cumpla las siguientes condiciones

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} (I_v, h, I_l) = (0, 0, 0), \quad \text{y} \quad \lim_{z \rightarrow \infty} (I_v, h, I_l) = (I_v^*, 0, I_l^*), \quad (6.4.5)$$

Como ya se ha dicho con anterioridad, una condición necesaria para la existencia de un frente de onda epidémico que cumpla las condiciones dadas en (6.4.5) es que exista una trayectoria heteroclínica de  $E_0$  a  $E_1$ , lo que implica que  $E_0$  sea un punto silla con una variedad inestable. Además, dado que las variables del modelo representan poblaciones, las soluciones no deben oscilar alrededor de  $E_0$ , pues de lo contrario dichas variables tomarían valores negativos. En otras palabras, los valores propios correspondientes a la linealización alrededor de  $E_0$  deben ser reales. Para determinar la existencia de una onda viajera con velocidad  $c$  hacemos a continuación el análisis de estabilidad de  $E_0$ . La matriz Jacobiana del sistema (6.4.4) corresponde a

$$J(E) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \frac{1}{D}[\beta_{vv}(2I_v - N_v) + I_l\beta_{lv} + \alpha_v] & \frac{c}{D} & \frac{1}{D}[\beta_{lv}(I_v - N_v)] \\ \frac{1}{c}[\beta_{vl}(N_l - I_l)] & 0 & \frac{1}{c}[\beta_{ll}(N_l - 2I_l) - I_v\beta_{vl} - \alpha_l] \end{pmatrix}, \quad (6.4.6)$$

que evaluando en  $E_0$  resulta en

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \frac{1}{D}[\beta_{vv}(-N_v) + \alpha_v] & \frac{c}{D} & \frac{1}{D}[\beta_{lv}(-N_v)] \\ \frac{1}{c}[\beta_{vl}(N_l)] & 0 & \frac{1}{c}[\beta_{ul}(N_l) - \alpha_l] \end{pmatrix}. \quad (6.4.7)$$

El polinomio característico  $\det(J(E_0) - \lambda I) = 0$  está dado por

$$P(\lambda) = \lambda^3 - \lambda^2 \left( \frac{c}{D} + \frac{1}{c}[\beta_{ul}N_l - \alpha_l] \right) + \lambda \left( \frac{1}{D}[\beta_{vv}N_v + \beta_{ul}N_l - (\alpha_v + \alpha_l)] \right) - \frac{\alpha_l \alpha_v}{cD} \left( \left(1 - \frac{N_l \beta_{ul}}{\alpha_l}\right) \left(1 - \frac{N_v \beta_{vv}}{\alpha_v}\right) - \frac{N_v \beta_{lv} N_l \beta_{vl}}{\alpha_l \alpha_v} \right) = 0. \quad (6.4.8)$$

De la ecuación (6.2.7) se tiene que el término constante es positivo ya que  $R_0 > 1$ ; por otro lado observamos que  $\lim_{\lambda \rightarrow -\infty} P(\lambda) = -\infty$  lo que indica que  $P(\lambda)$  debe tener al menos una raíz negativa. Aplicando el criterio de Descartes con  $\lambda > 0$  vemos que hay dos cambios de signo lo que implica que hay cero o dos raíces reales positivas. Así entonces, como para que haya una onda viajera es necesario que todas las raíces sean reales, esto implica que la gráfica de  $P(\lambda)$  debe cruzar el eje positivo dos veces. Para esto, siguiendo a [16] tomamos  $\lambda > 0$  y consideramos ahora el  $\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c)$ , manteniendo  $\lambda$  fijo. Vemos entonces que el coeficiente de  $\lambda^2$  tiende a menos infinito, mientras el coeficiente de  $\lambda$  se mantiene fijo y el término independiente tiende a cero, lo que implica que  $P(\lambda, c) \rightarrow -\infty$  para toda  $\lambda$  cuando  $c \rightarrow \infty$ , es decir,

$$\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = -\infty, \quad (6.4.9)$$

así  $P(\lambda, c)$  tiende a un valor negativo, para una  $c$  suficientemente grande y para una  $\lambda$  positiva. Por otro lado, tenemos que

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = \infty, \quad (6.4.10)$$

lo que implica que para  $c$  suficientemente grande y  $\lambda > 0$ , existe un cambio de signo en el polinomio, y por lo tanto  $P(\lambda, c)$  debe tener una raíz positiva. Tenemos así una raíz negativa y una positiva, por lo tanto  $E_0$  es un punto silla. Además, por el criterio de Descartes la tercera raíz debe ser real y positiva. Con esto hemos demostrado que para  $R_0 > 1$  y  $c$  suficientemente grande

se cumplen las condiciones necesarias para la existencia de una solución en forma de onda viajera del sistema (6.4.4). La siguiente gráfica muestra algunos polinomios de la familia de  $P(\lambda, c)$

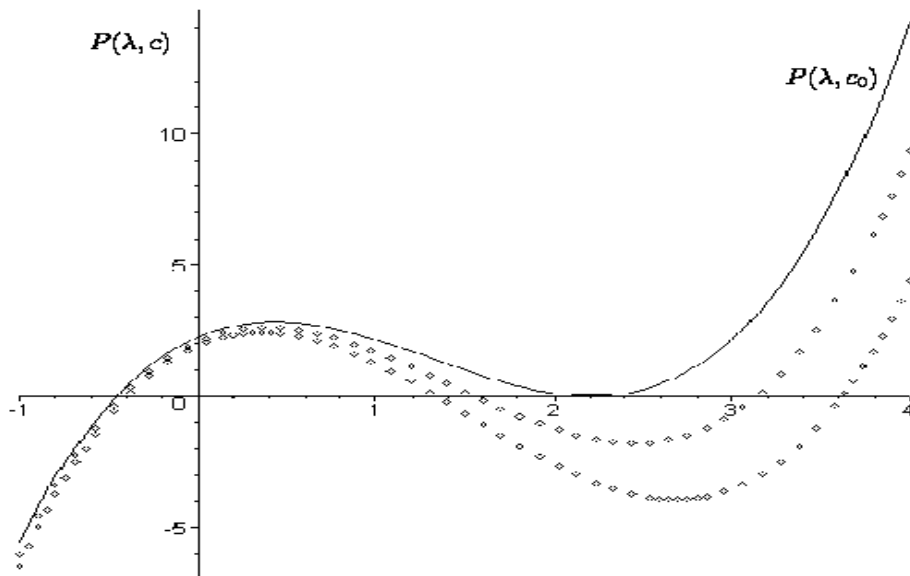


Figura 6.3: Algunos polinomios de la familia  $P(\lambda, c)$ .

## 6.5 Cálculo de la velocidad de onda mínima

En el análisis anterior se estableció que para una velocidad de onda  $c$  suficientemente grande,  $E_0$  es un punto silla. Para acotar por debajo esta velocidad de onda definamos

$$K = \{ c > 0 \mid P(\lambda, c) \text{ tiene dos raíces positivas} \}.$$

Así, a partir del mínimo  $c_0$  de  $K$  se cumplirá que  $P(\lambda, c)$  tiene dos raíces positivas. Es claro que el mínimo  $c_0$  se alcanza cuando  $P(\lambda, c_0)$  tiene un valor mínimo local igual a cero, esto es,  $P(\lambda, c_0)$  cumple las siguientes condiciones

$$\frac{\partial P(\lambda, c_0)}{\partial \lambda} = 0, \quad \frac{\partial^2 P(\lambda, c_0)}{\partial \lambda^2} > 0 \quad y \quad P(\lambda, c_0) = 0. \quad (6.5.1)$$

La figura (6.5) ilustra la gráfica del polinomio  $P(\lambda, c_0)$  que satisface las condiciones dadas en (6.5.1).

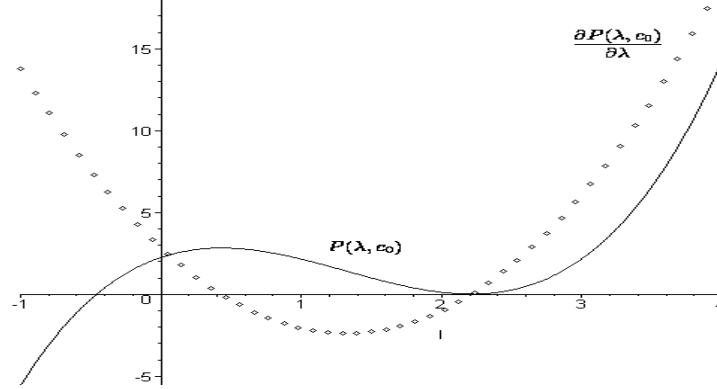


Figura 6.4: Gráfica del polinomio  $P(\lambda, c_0)$  y su derivada.

La condición  $\frac{\partial P(\lambda, c_0)}{\partial \lambda} = 0$  da lugar a la siguiente ecuación

$$3\lambda^2 - 2\lambda\left(\frac{c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\beta_u N_l - \alpha_l]\right) + \left(\frac{1}{D}[\beta_{vv} N_v + \beta_u N_l - (\alpha_v + \alpha_l)]\right) = 0 \quad (6.5.2)$$

cuyas raíces son

$$\lambda_1 = \frac{\left(\frac{c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\beta_u N_l - \alpha_l]\right) + \sqrt{\left(\frac{-c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\alpha_l - \beta_u N_l]\right)^2 - 3A}}{3},$$

$$\lambda_2 = \frac{\left(\frac{c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\beta_u N_l - \alpha_l]\right) - \sqrt{\left(\frac{-c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\alpha_l - \beta_u N_l]\right)^2 - 3A}}{3}$$

donde

$$A = \frac{1}{D}[\beta_u N_l + \beta_{vv} N_v - (\alpha_l + \alpha_v)].$$

Así, para tener una onda viajera con velocidad  $c$  es necesario que las raíces sean reales, lo que implica que

$$\left(\frac{-c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\alpha_l - \beta_u N_l]\right)^2 - 3A \geq 0,$$

de donde obtenemos que la velocidad  $c_0$  mínima debe cumplir la desigualdad

$$c_0 > \frac{1}{2} \left( D \sqrt{\frac{3}{D} [\beta_{ul} N_l + \beta_{vv} N_v - (\alpha_l + \alpha_v)]} + \sqrt{3D(\beta_{vv} N_v - \alpha_v) - D(\beta_{ul} N_l - \alpha_l)} \right). \quad (6.5.3)$$

La segunda condición dada en (6.5.1) es válida para  $\lambda_1$ , lo que implica que para encontrar  $c_0$  debemos sustituir  $\lambda_1$  en (6.5.2), lo cual nos llevará a una función que dependerá solamente de  $c_0$ . Para cumplir la tercera condición de (6.5.1) debemos encontrar los ceros de esta función y tomar el valor positivo más pequeño.

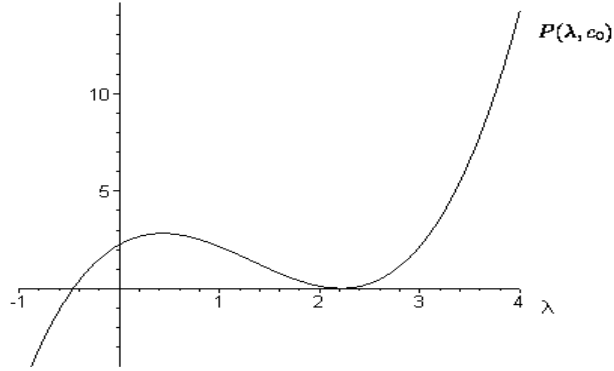


Figura 6.5: A partir de este valor  $c_0$ , el polinomio tendrá dos raíces positivas.

En el siguiente ejemplo los valores de los parámetros fueron tomados de [10] y [13].

$$\beta_{vv} = 0.136, \beta_{ul} = 0.064, \beta_{lv} = 0.106, \beta_{vl} = 0.52, \alpha_v = 0.06, \alpha_l = 0.056$$

$$N_l = 75, N_v = 100, D = 6.4$$

Obtenemos que la cota mínima dada por la ecuación (6.5.3) para la velocidad  $c$  es  $c_0 = 16.94458$  y el valor de  $c$  es aproximadamente  $21.4566 \text{ Km/día}$ .

En la figura (6.6) se muestran los frentes de onda, resultantes del sistema (6.4.4), para las poblaciones  $I_l$  e  $I_v$ , respectivamente.

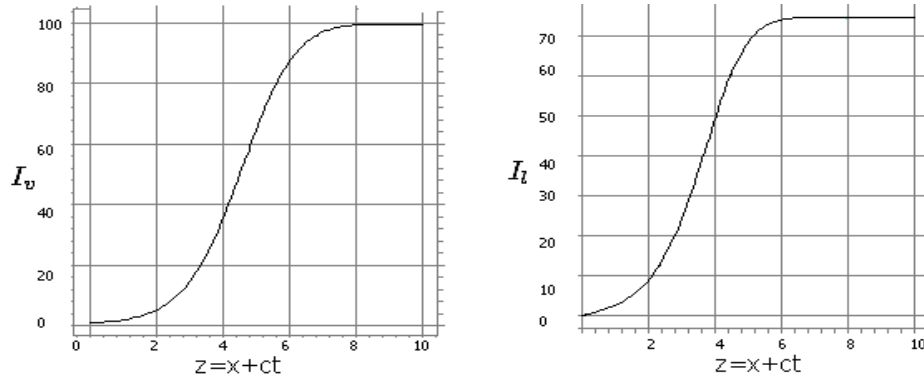


Figura 6.6: Frentes de onda para las poblaciones  $I_l$  e  $I_v$

De la figura (6.6) podemos ver que la infección avanza rápidamente y que tiende al equilibrio endémico en poco tiempo. En las figuras (6.7) y (6.8) se observa el comportamiento espacial de las poblaciones  $I_l$  e  $I_v$  dado por el sistema (6.4.1), con los parámetros antes mencionados. Las condiciones iniciales son:

$$I_l(x, 0) = 0,$$

y

$$I_v(x, 0) = \begin{cases} 1 & \text{si } |x| < 1 ; \\ 0 & \text{otro caso} \end{cases}$$

para simular la introducción de individuos infecciosos en una población susceptible.

En las gráficas siguientes se observa que la introducción de individuos infecciosos en la población  $N_v$ , afecta de manera importante a la población  $N_l$ , ya que el número de infecciosos de esta última especie,  $I_l$  crece rápidamente hacia el punto endémico que para este ejemplo es  $I_l^* = 74.926$ , lo que se muestra en el inciso d) de la figura (6.7).



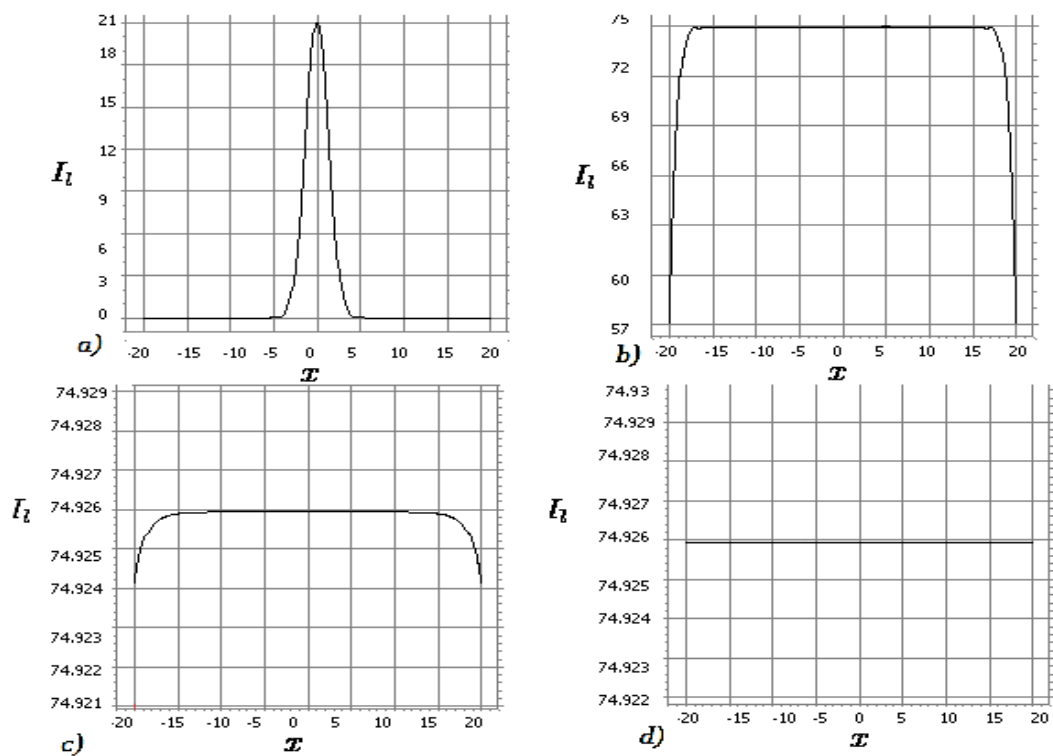


Figura 6.7: Comportamiento de la población  $I_l$  para  $t = .2$ ,  $t = 1$ ,  $t = 1.2$  y  $t = 1.4$

Análogamente, en la población  $N_v$  el número de infecciosos crece rápidamente hacia el valor endémico  $I_v^* = 99.722$ , como se ve en las siguientes gráficas.

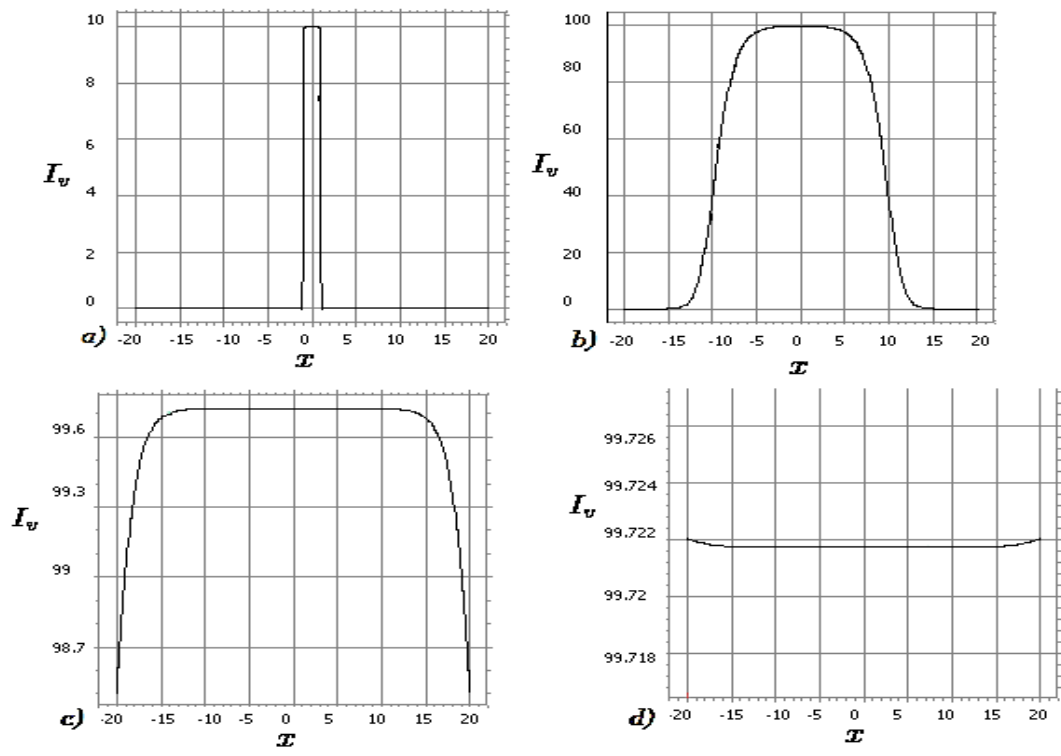


Figura 6.8: Comportamiento de la población  $I_v$  para  $t = 0$ ,  $t = .6$ ,  $t = 1.2$  y  $t = 1.6$

## 6.6 Migración

El modelo de la sección anterior fue desarrollado bajo la suposición de que la población  $N_v$  presenta un proceso de dispersión basado únicamente en la difusión con coeficiente de difusión  $D$ , y no hay una dirección específica del movimiento.

Dado que la ecuación (2.5.4) representa fenómenos en los cuales, aparte de tener desplazamiento por difusión, existe un desplazamiento con velocidad y dirección específica, puede ser usada para modelar el comportamiento de una enfermedad en una población que se difunde y presenta un movimiento migratorio. Siguiendo la notación de la sección 6.1 denotaremos con  $N_l$  al número de individuos de la población que permanece fija en un lugar dado y con  $N_v$  al número de individuos de la población migrante. Tenemos entonces, que las ecuaciones que modelan este problema son

$$\begin{aligned}\frac{\partial I_v}{\partial t} &= \beta_{vv}I_v(N_v - I_v) + \beta_{lv}I_l(N_v - I_v) - \alpha_v I_v + D\frac{\partial^2 I_v}{\partial x^2} - v\frac{\partial I_v}{\partial x}, \\ \frac{\partial I_l}{\partial t} &= \beta_{ll}I_l(N_l - I_l) + \beta_{vl}I_v(N_l - I_l) - \alpha_l I_l,\end{aligned}\quad (6.6.1)$$

donde  $D$  es el coeficiente de difusión y  $v$  es la velocidad de advección debida a la migración. Como en el caso estudiado en la sección 6.4, nuestro objetivo es encontrar bajo qué condiciones es posible esperar que exista una solución en forma de onda viajera, para lo que hacemos como de costumbre el cambio de variable  $z = x + ct$ . De manera análoga a la sección 6.3, se obtiene el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\frac{dI_v}{dz} &= h(z) \\ \frac{dh}{dz} &= \frac{1}{D}[h(c + v) - \beta_{vv}I_v(N_v - I_v) - \beta_{lv}I_l(N_v - I_v) + \alpha_v I_v] \\ \frac{dI_l}{dz} &= \frac{1}{c}[\beta_{ll}I_l(N_l - I_l) + \beta_{vl}I_v(N_l - I_l) - \alpha_l I_l],\end{aligned}\quad (6.6.2)$$

que tiene como puntos de equilibrio a

$$P_0 = (0, 0, 0) \quad y \quad P_1 = (I_v^*, 0, I_l^*),$$

donde  $I_v^*$  e  $I_l^*$  satisfacen las condiciones de equilibrio dadas en (6.4.5). Recordemos que el punto  $P_1$  existe siempre que  $R_0 > 1$ , donde  $R_0$  es el número reproductivo básico definido por la ecuación (6.2.7).

A continuación analizamos el punto de equilibrio  $P_0 = (0, 0, 0)$ , para lo cual calculamos la matriz Jacobiana:

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \frac{1}{D}[\beta_{vv}(2I_v - N_v) + I_l\beta_{lv} + \alpha_v] & \frac{c+v}{D} & \frac{1}{D}[\beta_{lv}(I_v - N_v)] \\ \frac{1}{c}[\beta_{vl}(N_l - I_l)] & 0 & \frac{1}{c}[\beta_{ul}(N_l - 2I_l) - I_l\beta_{vl} - \alpha_l] \end{pmatrix}, \quad (6.6.3)$$

la cual evaluada en  $P_0$  resulta en

$$M(P_0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \frac{1}{D}[-\beta_{vv}N_v + \alpha_v] & \frac{c+v}{D} & \frac{1}{D}[-\beta_{lv}N_v] \\ \frac{1}{c}[\beta_{vl}N_l] & 0 & \frac{1}{c}[\beta_{ul}N_l - \alpha_l] \end{pmatrix}. \quad (6.6.4)$$

Para saber qué tipo de punto es  $P_0$  calculamos  $\det(M(P_0) - \lambda I) = 0$  y obtenemos el siguiente polinomio

$$P(\lambda, c) = \lambda^3 - \lambda^2 \left( \frac{c+v}{D} + \frac{1}{c}[\beta_{ul}N_l - \alpha_l] \right) + \lambda \left( \frac{\beta_{ul}N_l + \beta_{vv}N_v - (\alpha_l + \alpha_v)}{D} + v \left( \frac{\beta_{ul}N_l - \alpha_l}{cD} \right) \right) - \frac{\alpha_l\alpha_v}{cD} \left( \left( 1 - \frac{N_l\beta_{ul}}{\alpha_l} \right) \left( 1 - \frac{N_v\beta_{vv}}{\alpha_v} \right) - \frac{N_v\beta_{lv}N_l\beta_{vl}}{\alpha_l\alpha_v} \right) = 0. \quad (6.6.5)$$

Como en el caso de la ecuación (6.4.8), se tiene que el polinomio característico  $P(\lambda, c)$  evaluado en cero es positivo y

$$\lim_{\lambda \rightarrow -\infty} P(\lambda) = -\infty,$$

por lo que  $P(\lambda, c)$  tiene al menos una raíz negativa. Para verificar el signo de las raíces restantes tomemos  $\lambda > 0$  y consideremos ahora el  $\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c)$ , manteniendo  $\lambda$  fijo como el caso de la sección anterior. Vemos que el coeficiente de  $\lambda^2$  tiende a menos infinito mientras que los otros coeficientes tienden a cero, por lo tanto  $P(\lambda, c) \rightarrow -\infty$  para toda  $\lambda$  cuando  $c \rightarrow \infty$  es decir,

$$\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = -\infty, \quad (6.6.6)$$

así  $P(\lambda, c)$  tiende a un valor negativo, para una  $c$  suficientemente grande y para una  $\lambda$  positiva. Por otro lado, tenemos que

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = \infty \quad (6.6.7)$$

lo que implica que para  $c$  suficientemente grande y  $\lambda > 0$ , existe un cambio de signo en el polinomio. Haciendo el mismo análisis de la sección anterior,  $P(\lambda, c)$  debe tener dos raíces positivas y una raíz negativa, por lo tanto es un punto silla. La siguiente figura muestra la gráfica de algunos polinomios de la familia  $P(\lambda, c)$ .

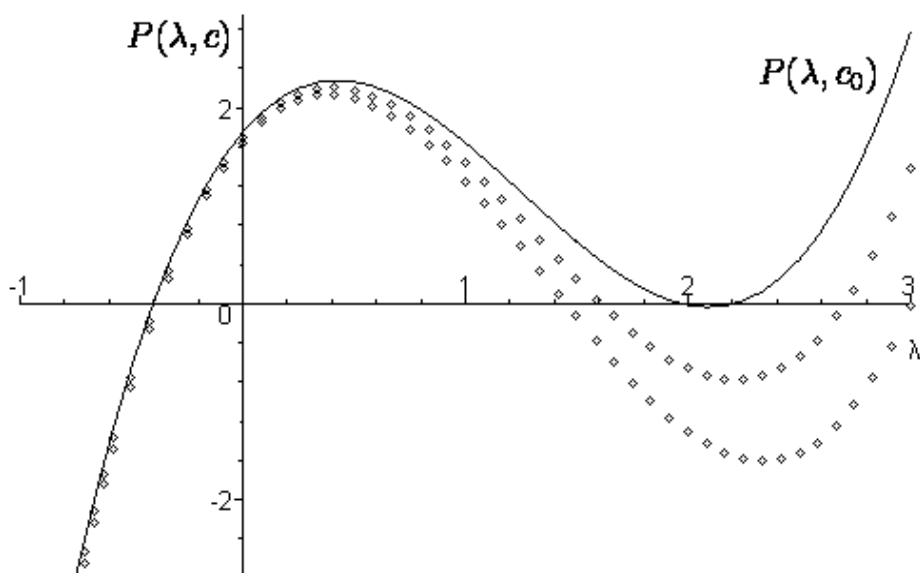


Figura 6.9: Algunos polinomios de la familia  $P(\lambda, c)$ .

## 6.7 Cálculo de la velocidad de onda mínima

Como en el caso anterior para encontrar la velocidad de onda mínima, encontramos  $c_*$  tal que satisfaga las condiciones

$$\frac{\partial P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda} = 0, \quad \frac{\partial^2 P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda^2} > 0 \quad y \quad P(\lambda, c_*) = 0. \quad (6.7.1)$$

La figura (6.7) ilustra la gráfica de  $P(\lambda, c)$  y su derivada.

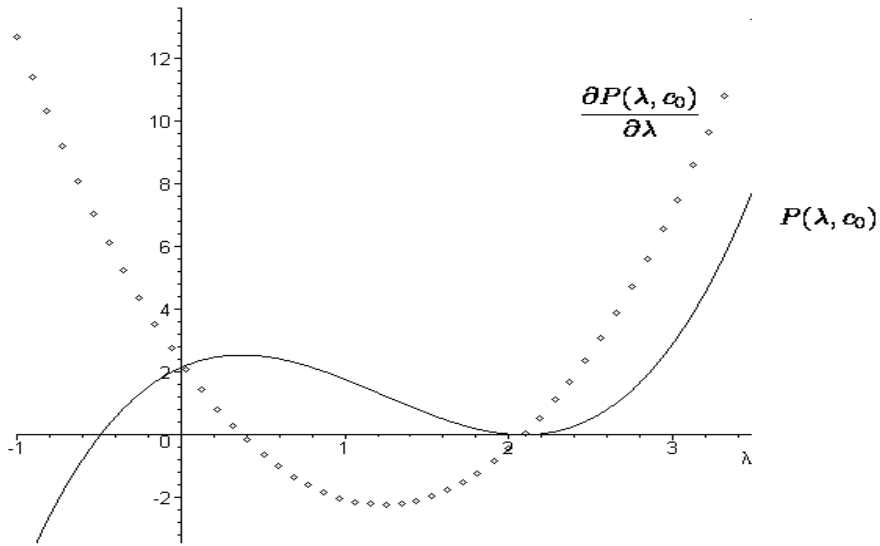


Figura 6.10: Gráfica del polinomio  $P(\lambda, c)$  y su derivada.

En este caso la condición  $\frac{\partial P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda} = 0$  da lugar al siguiente polinomio

$$3\lambda^2 - 2\lambda \left[ \frac{c_* + v}{D} + \frac{1}{c_*} (\beta_{ll} N_l - \alpha_l) \right] + \frac{\beta_{ll} N_l + \beta_{vv} N_v - (\alpha_l + \alpha_v)}{D} + v \left( \frac{\beta_{ll} N_l - \alpha_l}{c_* D} \right) = 0, \quad (6.7.2)$$

con raíces

$$\lambda_1 = \frac{\left( \frac{c_* + v}{D} + \frac{1}{c_*} [\beta_{ll} N_l - \alpha_l] \right) + \sqrt{\left( \frac{v + c_*}{D} + \frac{1}{c_*} [\alpha_l - \beta_{ll} N_l] \right)^2 - 3A}}{3},$$

$$\lambda_2 = \frac{\left( \frac{c_* + v}{D} + \frac{1}{c_*} [\beta_{ll} N_l - \alpha_l] \right) - \sqrt{\left( \frac{v + c_*}{D} + \frac{1}{c_*} [\alpha_l - \beta_{ll} N_l] \right)^2 - 3A}}{3},$$

donde

$$A = \frac{\beta_u N_l + \beta_{vv} N_v - (\alpha_l + \alpha_v)}{D} + v \left( \frac{\beta_u N_l - \alpha_l}{c_* D} \right).$$

Al igual que en el caso anterior, la segunda condición de (6.7.1), se cumple para  $\lambda_1$ , lo que implica que debemos buscar la raíz positiva más pequeña de la función resultante de evaluar  $\lambda_1$  en (6.7.2). Usando los mismos valores para las tasas de infección y recuperación del caso anterior y la velocidad de migración  $v = -10 \text{ Km/día}$  que tomaremos en sentido negativo debido a la dirección de la onda, obtenemos que la velocidad de onda mínima  $c_*$  es aproximadamente  $33.0638 \text{ Km/día}$ .

En la figura (6.11) se muestran los frentes de onda para las poblaciones  $I_l$  e  $I_v$  respectivamente, resultantes del sistema (6.6.2)

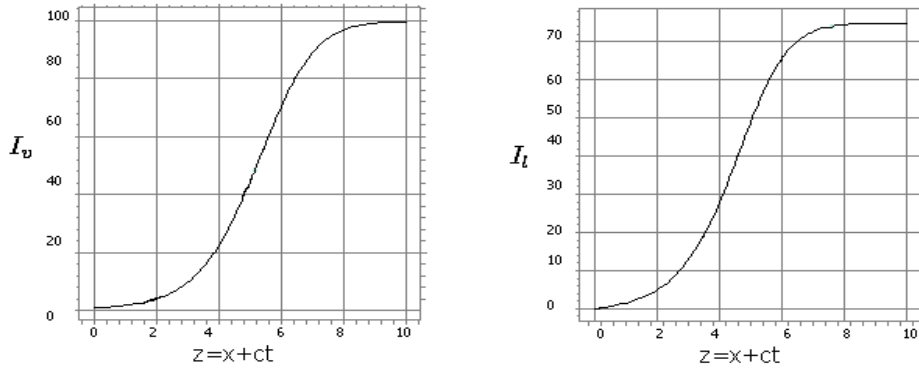


Figura 6.11: Frentes de onda para las poblaciones  $I_l$  e  $I_v$ .

De la figura (6.11) observamos que la epidemia evoluciona rápidamente hacia el equilibrio endémico. En las figuras (6.12) y (6.13) se observa el comportamiento espacial de la población  $I_l$  e  $I_v$ , dado por el sistema (6.6.2) con los parámetros antes mencionados haciendo  $v = -3$ , y con la misma condición inicial que en el caso donde no hay advección.

De manera similar al caso donde no hay advección, la infección se propaga rápidamente tanto en la población  $N_v$  como en la población  $N_l$ . Sin embargo observamos que la onda epidémica se propaga preferentemente hacia el lado izquierdo debido a la migración.

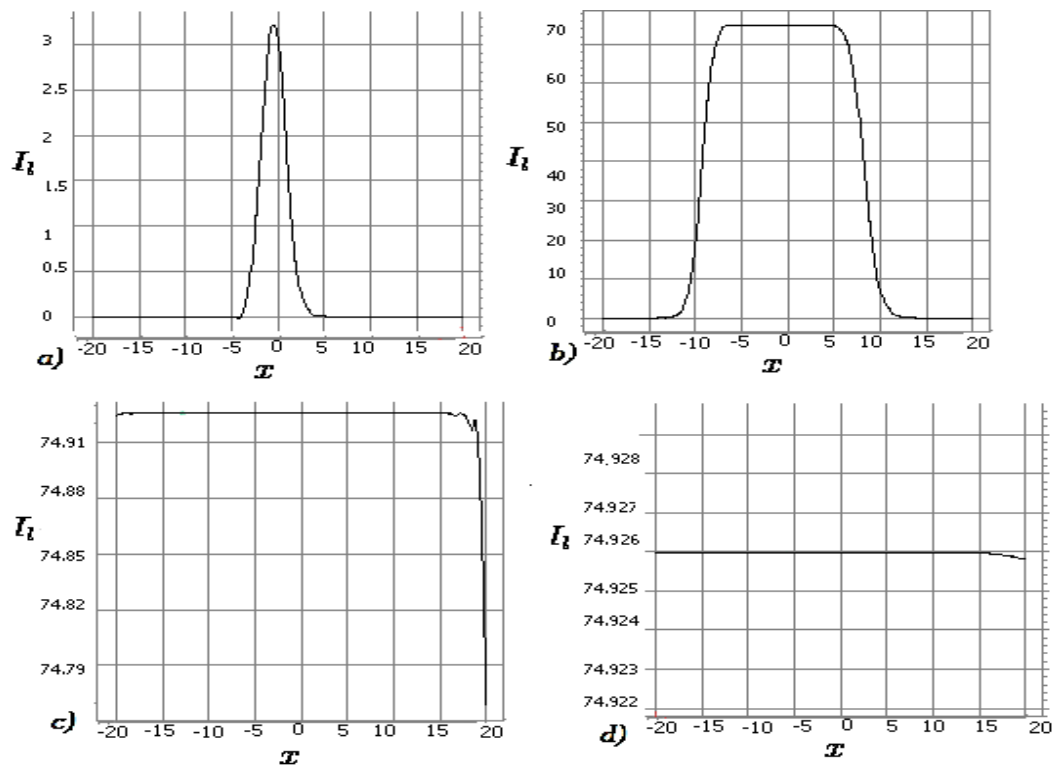


Figura 6.12: Comportamiento de la población  $I_i$  para  $t = .2$ ,  $t = .6$ ,  $t = 1.2$  y  $t = 1.4$ .



Encontramos también que la población  $I_v$  crece rápido, hasta su punto endémico que en este caso es  $I_v = 99.791$ , como lo muestran las siguientes gráficas.

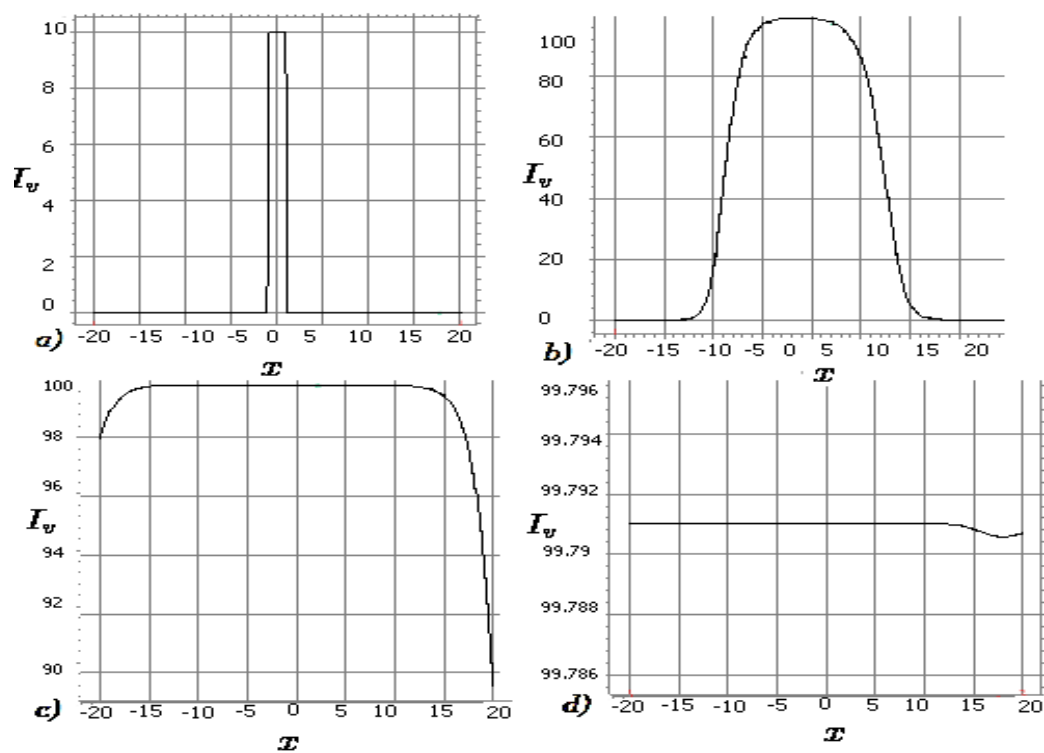


Figura 6.13: Comportamiento de la población  $I_v$  para  $t = 0$ ,  $t = .4$ ,  $t = .8$ ,  $t = 1.6$ .

## 6.8 Análisis de sensibilidad

En los modelos anteriormente desarrollados se encontraron las velocidades de onda mínimas requeridas para tener la posibilidad de que las enfermedades presenten comportamientos en forma de onda viajera. Estas velocidades están sujetas a los parámetros establecidos, por lo que las variaciones de los mismos repercuten en la velocidad de onda. La figura (6.14) muestra las variaciones de la velocidad de onda  $c$  con respecto a las tasas de contacto  $\beta_{vl}$  y  $\beta_{lv}$ , con difusión y con advección, respectivamente. Notamos que el patrón

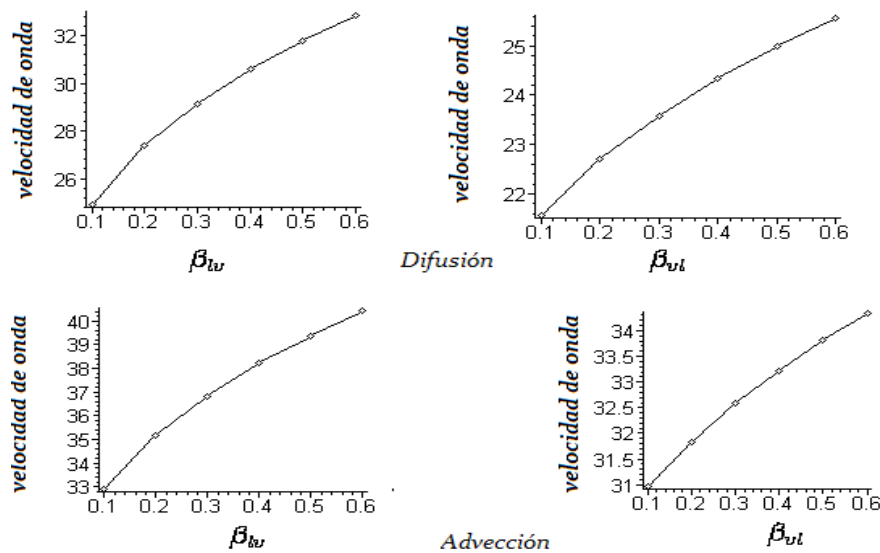


Figura 6.14: Gráficas de las tasas de infección contra la velocidad de onda.

es similar en ambos casos, aunque la velocidad de onda cuando hay advección es mayor. También notamos que la influencia de la tasa de contacto  $\beta_{lv}$ , que representa el contagio de los individuos de la población estática,  $N_l$ , en la población migrante,  $N_v$ , es mayor. Esto es de esperarse, ya que las aves migrantes son las que dispersan geográficamente la enfermedad. Por último, observamos que la velocidad de onda se incrementa con aceleración negativa, lo que indica que dicha velocidad varía más rápidamente para valores pequeños de las tasas de contacto, y parece tender a un límite cuando dichas tasas aumentan.

En términos de control de la enfermedad, lo anterior indica que la política más efectiva para evitar la propagación de la enfermedad es llevar a cabo una vigilancia epidemiológica estricta en aves que estén en cautiverio.

Si modificamos la tasa de recuperación  $\alpha_v$  en ambos modelos notamos que la velocidad de onda disminuye lentamente para ambos casos, aunque lo hace de manera menos regular en el caso donde sólo se tiene difusión, debido quizás a una inestabilidad numérica, como se muestra en la figura, (6.15). Para

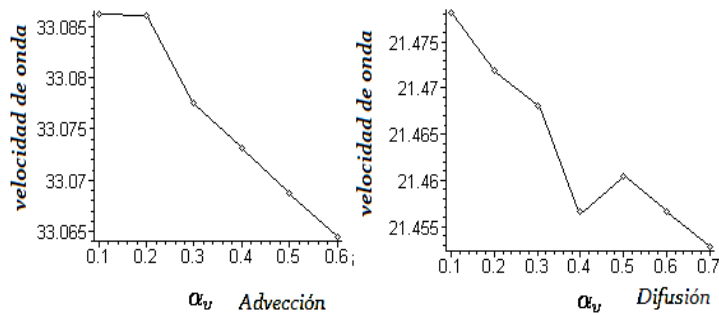
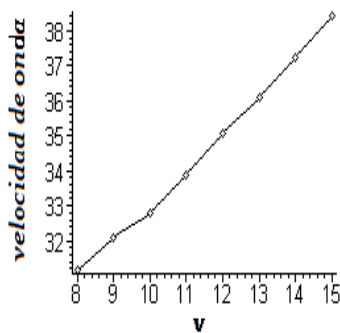


Figura 6.15: Gráficas de la tasa de recuperación contra la velocidad de onda.

el modelo con advección encontramos que si la velocidad de migración de las aves aumenta, la velocidad de onda también aumenta, como se muestra en la siguiente figura donde se grafica el valor absoluto de la velocidad de migración  $v$ , contra la velocidad de onda  $c$ .



## 6.9 Conclusiones

En este capítulo se analizó un modelo matemático para la dispersión de una enfermedad entre dos grupos de aves. El modelo consiste en un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales que describe la transmisión de la enfermedad entre las dos especies. Se realizó el análisis cualitativo del sistema y se encontró una expresión para el número reproductivo básico de la enfermedad,  $R_0$ , (número promedio de casos secundarios producidos por un infeccioso en una comunidad donde todos son susceptibles) usando el operador de la siguiente generación [18].

Para  $R_0 < 1$ , el único punto de equilibrio biológicamente factible es el punto de equilibrio donde no hay enfermedad, esto es, no hay infecciosos de ninguna especie. Cuando  $R_0 > 1$ , aparece un único equilibrio donde coexisten infecciosos de ambas especies, a dicho estado se le denomina estado de equilibrio endémico.

Para estudiar la dispersión geográfica y temporal de la enfermedad, se formularon y analizaron dos modelos en los cuales una población de aves, digamos las aves silvestres, se desplazan geográficamente, y la otra población, las aves en cautiverio, permanecen en un mismo lugar.

En el primer modelo, el movimiento de las aves es solamente de tipo difusivo, mientras que en el segundo modelo, aparte del desplazamiento por difusión, existe un desplazamiento con velocidad y dirección específica, lo que modela el comportamiento de una enfermedad en una población que se difunde y presenta un movimiento migratorio. Se analizaron las condiciones para la existencia de soluciones tipo onda viajera, las cuales representan una epidemia que se difunde geográficamente a una velocidad constante. Para ambos modelos se encontró la velocidad de onda mínima a la cual puede viajar la enfermedad, y se realizó un análisis de sensibilidad, el cual demostró que el patrón de desplazamiento es similar en ambos casos, aunque la velocidad de onda cuando se considera migración es mayor. También se observó que la tasa de contagio de la población estática es el parámetro epidemiológico que más influye en la dispersión geográfica de la enfermedad, mientras que las tasas de recuperación parecen tener poca influencia en dicha dispersión. Como se mencionó en la sección anterior, la manera de disminuir la prevalencia de la enfermedad es aplicando distintas medidas de control a la población cautiva, tales como, estricta vigilancia epidemiológica, vacunación (en caso de existir vacunas), y aislamiento de posibles contactos con las aves migrantes.

# Capítulo 7

## Apéndice

En el siguiente apéndice se demuestran algunos de los resultados que fueron utilizados en el desarrollo del trabajo.

### 7.1 Solución de la ecuación de Difusión homogénea en un dominio unidimensional no acotado.

Consideremos la distribución de calor en una barra de longitud infinita. Denotemos por  $u(x, t)$  la temperatura al tiempo  $t$  y posición  $x$  en la barra. Entonces  $u(x, t)$  satisface

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad x \in (-\infty, \infty), \quad (7.1.1)$$

donde  $D$  es el coeficiente de difusión. Supongamos que la distribución de la temperatura,  $u(x)$ , se aproxima a 0 cuando  $x \rightarrow \pm\infty$  y que la temperatura inicial de la barra es  $f(x)$ , lo que podemos expresar con las siguientes condiciones

$$\begin{aligned} u(-\infty, t) = 0 \quad u(\infty, t) = 0, \\ u(x, 0) = f(x). \end{aligned} \quad (7.1.2)$$

Usando la transformada de Fourier [7]

$$\hat{u} = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} u(x, t) e^{-i\omega x} dx,$$

obtenemos que el problema (7.1.1) se puede reescribir como

$$\hat{u}_t = -D\omega^2\hat{u} \quad \hat{u}(\omega, 0) = \hat{f}(\omega). \quad (7.1.3)$$

Así, la solución de (7.1.3) es

$$\hat{u} = A(\omega)e^{-D\omega^2 t}, \quad (7.1.4)$$

donde  $A(\omega)$  esta determinada por la condición inicial, es decir

$$\hat{u}(\omega, 0) = A(\omega).$$

Como  $\hat{u}(\omega, 0) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} u(x, 0)e^{-i\omega x} dx$ , entonces

$$A(\omega) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(x)e^{-i\omega x} dx,$$

donde  $f(x)$  es la condición inicial dada en (7.1.2).

Por lo tanto

$$\hat{u} = \left[ \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(x)e^{-i\omega x} dx \right] e^{-D\omega^2 t}.$$

Usando la transformada inversa obtenemos

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \left[ \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(x)e^{-i\omega x} dx \right] e^{-D\omega^2 t} e^{-i\omega x} d\omega.$$

Desarrollando la expresión anterior llegamos a

$$u(x, t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\bar{x}) \int_{-\infty}^{\infty} e^{-D\omega^2 t} e^{i\omega(x-\bar{x})} d\omega d\bar{x}.$$

Es conocido que  $\int_{-\infty}^{\infty} e^{-D\omega^2 t} e^{i\omega(x-\bar{x})} d\omega d\bar{x}$  es la transformada de una gaussiana [7], por lo que

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} f(x) \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}} dx, \quad (7.1.5)$$

es solución de la ecuación (7.1.1). Si tenemos una condición inicial  $f(x) = P_0\delta(x)$ , donde  $\delta(x)$  es la delta de Dirac, como en la sección 3.1, entonces la solución (7.1.5) se reescribe como

$$u(x, t) = P_0 \int_{-\infty}^{\infty} \delta(x) \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi t}} dx. \quad (7.1.6)$$

Para calcular la integral (7.1.6) definimos

$$\delta_\tau = \begin{cases} \frac{1}{\tau} & \text{si } \frac{-\tau}{2} < x < \frac{\tau}{2}; \\ 0 & \text{otro caso.} \end{cases}$$

Así

$$\lim_{\tau \rightarrow 0} \delta_\tau = \delta(x),$$

y la integral (7.1.6) se puede reescribir como

$$u(x, t) = P_0 \lim_{\tau \rightarrow 0} \int_{-\frac{\tau}{2}}^{\frac{\tau}{2}} \frac{1}{\tau} \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}} dx.$$

Usando el teorema del valor medio para integrales tenemos que

$$\int_{-\frac{\tau}{2}}^{\frac{\tau}{2}} \frac{1}{\tau} \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}} dx = \tau \frac{1}{\tau} \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}} = \frac{e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}}.$$

Por lo tanto

$$u(x, t) = \frac{P_0 e^{-\frac{x^2}{4Dt}}}{\sqrt{4\pi Dt}}$$

es solución a la ecuación de calor no homogénea en un intervalo infinito, con condición inicial  $f(x) = P_0 \delta(x)$ .

## 7.2 La ecuación de difusión en coordenadas polares

En la sección 2.4 se utilizó la ecuación de difusión en coordenadas polares. Veamos a continuación la deducción de dicha ecuación. Supondremos que el problema tiene simetría radial y por lo tanto el ángulo  $\theta$  es constante, y  $c(x, t) = c(r, t)$  donde  $x = r \cos \theta$ ,  $y = r \sin \theta$  con  $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ . Entonces

$$\frac{\partial c}{\partial y} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{\partial r}{\partial y} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{y}{r},$$

$$\frac{\partial c}{\partial x} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{\partial r}{\partial x} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{x}{r},$$

y las derivadas de segundo orden son

$$\frac{\partial^2 c}{\partial x^2} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{\partial^2 r}{\partial x^2} + \frac{\partial r}{\partial x} \frac{\partial c}{\partial r x} = \frac{1}{\partial r} \frac{\partial c}{\partial r} (1 - \cos^2 \theta) + \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} \cos^2 \theta$$

y

$$\frac{\partial^2 c}{\partial y^2} = \frac{\partial c}{\partial r} \frac{\partial^2 r}{\partial y^2} + \frac{\partial r}{\partial y} \frac{\partial c}{\partial r y} = \frac{1}{\partial r} \frac{\partial c}{\partial r} (1 - \sin^2 \theta) + \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} \sin^2 \theta.$$

Así, la ecuación de difusión homogénea en coordenadas polares esta dada por

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{1}{\partial r} \frac{\partial c}{\partial r} (\sin^2 \theta + \cos^2 \theta) \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} (\cos^2 \theta + \sin^2 \theta),$$

o de forma equivalente

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{D}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c}{\partial r} \right),$$

que es la ecuación usada en la sección 2.4



# Bibliografía

- [1] Bricio Hernández D., *Caminatas Aleatorias y Movimiento Browniano*, Monografías del Instituto de Matemáticas, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F, 1977.
- [2] Dienhart M.C., *Anatomía y Fisiología Humanas*, Editorial Interamericana, México, 1976.
- [3] Edelstein K., *Mathematical Models in Biology*, The Random House, New York, 1988.
- [4] Esteva L., Hernández J., Gómez G., Zepeda M., *Matemáticas y Epidemiología*, Ciencias, 24, 57-63, 1991.
- [5] Esteva L., Garduño F., *Ondas viajeras en ciencias químico-biológicas I: motivación y trabajos pioneros*, Ciencias, 36, 71-83, 1994.
- [6] Esteva L., Garduño F., *Ondas Viajeras II*, Ciencias, 37, 65-73, 1995.
- [7] Haberman R., *Elementary Applied Partial Differential Equations with Fourier Series and Boundary Value Problems*, Prentice Hall, New Jersey, 1998.
- [8] Kolmogorov A., Petrosky I., Piscunov N., *Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application a un problème biologique*, Bulletin Université d'Etat à Moscou, Sér. Internationale A 1 (1937), 1-26, 1937.
- [9] Lajmanovich A., Yok J. A., *A Deterministic Model for Gonorrhoea in a Nonhomogeneous Population*, Mathematical Biosciences, 28, 221-236, 1976.

- [10] Maidana A. N., Yang H. M., *Spatial spreading of West Nile Virus described by traveling waves*, Journal of Theoretical Biology, 258, 403-417, 2009.
- [11] Murray J.D., *Mathematical Biology I: An Introduction*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2002.
- [12] Murray J.D., *Mathematical Biology II: An Introduction*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2003.
- [13] Newton I., *Population Ecology of Raptors*, T&AD Poyser, London, 1979.
- [14] Okubo A., Levin S.A., *Diffusion and Ecological Problems, Modern Perspectives*, Springer-Verlag, New York, 2001.
- [15] Piskunov N., *Cálculo Diferencial e Integral tomo II*, Quinto Sol, México, 1979.
- [16] Takahashi L.T., Maidana N. A., Ferreira Jr C. W., Pulino P., Ferreira C.P., Yang H. M., *Mathematical Models for the Aedes Aegypti dispersal dynamics: Travelling waves by wing and wind*, Bulletin of Mathematical Biology, 67, 509-528, 2005.
- [17] Truskey A., Yuan F., Katz D.F., *Transport Phenomena in Biological Systems*, Duke University Durham N.C, Person Prentice Hall, New Jersey, 2004.
- [18] Vanden Driessche P., Watmough J., *Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission*, Mathematical Biosciences, 180, 29-48, 2002.
- [19] Velasco-Hernández J. X., *Sobre enfermedades infecciosas*, Miscelánea Matemática, 29, 51-72, 1999.