



¿CÓMO MODELAR UNA POBLACIÓN?

JOSUÉ MANIK NAVA SEDEÑO

RESUMEN. En varias disciplinas científicas, existen diferentes alternativas para modelar matemáticamente algún fenómeno temporal, por lo que podría preguntarse cuál es el modelo “correcto”. Este artículo examina el problema ecológico del crecimiento de una población con reproducción sexual, mediante tres modelos deterministas. Aun cuando la tasa de cambio poblacional es equivalente en todos los modelos examinados, observamos que en un modelo la población siempre tiende a un valor constante, en otro un comportamiento caótico en el cambio de la población, y en un tercero encontramos una fuerte dependencia de la evolución de la población en la distribución inicial de individuos.

INTRODUCCIÓN

Durante mucho tiempo, la biología fue una ciencia completamente cualitativa y descriptiva, y aún lo es en gran medida. Se hacen observaciones, se experimenta al cambiar de manera controlada alguna condición, y se obtienen conclusiones a partir del cambio entre ambas observaciones experimentales. En tiempos recientes, la biología se ha vuelto una disciplina mucho más cuantitativa, no sólo a través del análisis estadístico de datos experimentales, sino también a través de un estudio más teórico gracias a modelos matemáticos y de aprendizaje de máquina[11].

Una rama de estudio clásica en biología es la dinámica de poblaciones, es decir, cómo aumenta y disminuye el número de un conjunto de individuos. Esta rama aborda problemas importantes en varias subdisciplinas, tales como la conservación de especies en ecología[8], la deriva genética en biología evolutiva[1], y de la progresión tumoral en la biomedicina[18], por mencionar algunos ejemplos. Existen varias herramientas matemáticas que podrían usarse para modelar una población, tales como ecuaciones diferenciales y procesos estocásticos, entre otros. Puede resultar difícil identificar qué herramienta matemática es la más indicada para estudiar una población en específico, sobre todo sabiendo que cada modelo puede resultar en predicciones diferentes.

A continuación se presentarán tres modelos poblacionales basados en las mismas suposiciones generales, pero formulados a través de ecuaciones en diferencias, ecuaciones diferenciales ordinarias, y ecuaciones diferenciales parciales. Se explorarán las similitudes y diferencias en las predicciones de cada modelo, y como se relacionan los comportamientos predichos con los sistemas biológicos reales.

MODELO DE ECUACIONES EN DIFERENCIAS FINITAS

Supongamos que estamos estudiando un organismo que sólo se reproduce en una fecha específica en cierto periodo de tiempo, y muere inmediatamente después, tal como las cigarras[4]. Esto define generaciones secuenciales bien definidas, pues todos los individuos de cierta generación sólo son descendencia de los individuos de la generación pasada, ya que las generaciones anteriores ya han muerto.

En este caso, podemos considerar la evolución de una población en generaciones discretas. Sea $n \in \mathbb{N}_0$ la generación (ordenadas por números naturales, incluido el cero), y sea $u_n : \mathbb{N}_0 \mapsto \mathbb{R}_+$ la densidad poblacional (el número de individuos por unidad de área) en la generación n , descrita por un número positivo. Bajo

2010 *Mathematics Subject Classification.* 35Q92, 37N25, 39A60, 92D25, 97M10.

Palabras clave. Biología matemática, sistemas dinámicos, modelación, ecuaciones diferenciales, ecuaciones en diferencias finitas.

los supuestos anteriores, podemos modelar este fenómeno mediante la *ecuación en diferencias finitas*:

$$(1) \quad u_{n+1} = f(u_n),$$

donde $f : \mathbb{R}_+ \mapsto \mathbb{R}_+$ es una función tal que $f(u_n)$ representa la densidad de crías de los individuos de la generación n . Cabe mencionar que la solución a la Ec. 1 es la función u_n ; sin embargo, en general no es posible encontrar a la función u_n de manera explícita.

Adicionalmente, necesitamos especificar el tamaño de la población para una generación de referencia (una generación que hemos observado originalmente), a la que arbitrariamente llamaremos la generación cero:

$$(2) \quad u_0 = U,$$

donde $U \in \mathbb{R}_+$ es la densidad poblacional de la generación cero. A la Ec. 2 le llamamos la *condición inicial*. Para encontrar numéricamente la densidad poblacional en cada generación, no es necesario encontrar a u_n explícitamente como función de n , pues a partir de las Ecs. 1 y 2 vemos que la densidad u para cada n está dada por:

$$\begin{aligned} u_0 &= U, \\ u_1 &= f(u_0) = f(U), \\ u_2 &= f(u_1) = f(f(U)), \\ &\vdots \end{aligned}$$

es decir, sólo basta iterar f n veces para obtener la densidad poblacional de la generación n .

En este caso, el modelaje consiste en justificar una forma funcional específica para la función f . Recordando que queremos modelar una población animal (que, en muchos casos, se reproducen sexualmente), hacemos las siguientes suposiciones, conocidas en ecología como el *efecto Allee*[10]:

1. La densidad de crías es aproximadamente igual a la densidad de padres, con cierta diferencia que también depende de la densidad de los padres.
2. Si la población es muy pequeña, la endogamia produce un deterioro de la población que provoca su disminución.
3. Si la población es lo suficientemente grande, la población crece.
4. Si la población es demasiado grande, la competencia excesiva entre individuos provoca su disminución.
5. Si la población es cero, no hay individuos que se reproduzcan y la población permanece cero (no existe la generación espontánea).

La primera suposición nos permite reescribir la Ec. 1 como:

$$(3) \quad u_{n+1} = u_n + g(u_n),$$

donde $g : \mathbb{R}_+ \mapsto \mathbb{R}$ nos indica la diferencia entre una generación y la siguiente. Si $g(u_n) > 0$, la siguiente generación será más grande que la anterior, si $g(u_n) < 0$, la siguiente generación será menor que la anterior y si $g(u_n) = 0$ la siguiente generación tendrá el mismo tamaño que la anterior. De acuerdo a las suposiciones, la función g debe cumplir:

$$(4a) \quad g(x) < 0, \quad x < a, \quad x > b$$

$$(4b) \quad g(x) > 0, \quad a < x < b,$$

$$(4c) \quad g(x) = 0, \quad x = 0,$$

donde $0 < a < b$.

Aunque cualquier función g que cumpla con las condiciones anteriores resultaría en un modelo adecuado, por simplicidad consideremos la siguiente forma polinomial:

$$(5) \quad g(x) = cx(x-a)(b-x),$$

donde $c \in \mathbb{R}_+$ es un parámetro que representa la fecundidad de los individuos. Nuestro modelo poblacional es entonces:

$$(6) \quad u_{n+1} = u_n + cu_n(u_n - a)(b - u_n).$$

De la Ec. 5 vemos que si la condición inicial $u_0 = U$, $U \in \{0, a, b\}$, entonces $g(U) = 0$ y, por la Ec. 3, $u_1 = u_0 = U$ y en general:

$$(7) \quad u_n = U \quad \forall n \in \mathbb{N}_0.$$

éstas son soluciones constantes en n , y se les llama *soluciones de equilibrio*, pues la población no cambia (está “equilibrada”). Para encontrar las soluciones de equilibrio en ecuaciones dadas por la Ec. 3 basta con encontrar las raíces de la función g . Sin embargo, para ecuaciones en general, debemos suponer que la solución de equilibrio existe, es decir, que existe una solución $u_n = x \forall n \in \mathbb{N}_0$, $x \in \mathbb{R}$, y sustituir en la Ec. 1, lo que define la ecuación algebraica

$$(8) \quad x = f(x).$$

Vemos, entonces, que encontrar las soluciones de equilibrio es equivalente a encontrar las intersecciones entre la identidad, $y = x$ y la curva $y = f(x)$.

Resulta conveniente que podamos encontrar las soluciones de equilibrio y cualquier otra solución de manera gráfica usando el *método de cobwebbing*, el cual consiste en lo siguiente[7]:

1. Graficar $y = x$ y $y = f(x)$ en el plano. Las intersecciones de estas dos curvas corresponden a las soluciones de equilibrio.
2. Elegimos un valor U para la condición inicial sobre el eje x .
3. Dibujamos una línea vertical desde este punto hasta la curva $y = f(x)$. Esto corresponde a $f(U)$ en el eje y y, por lo tanto, al valor de u_1 , pues $u_1 = f(u_0) = f(U)$.
4. Dibujamos una línea horizontal desde el extremo de la línea vertical en $y = f(x)$, hasta la identidad $y = f(x)$. Dado que esta línea se encuentra en $y = u_1$, al tocar la identidad, garantizamos que $x = u_1$ también.
5. Iteramos los dos pasos anteriores n veces, con lo que obtenemos los valores de la solución para cada n , pues al extender líneas verticales hasta $y = f(x)$ siempre obtenemos el valor de la solución para el siguiente valor de n y el extender líneas horizontales hasta la identidad nos permite identificar este valor en el eje x para continuar con la evaluación.

Como vemos en la Fig. 1, si empezamos con una condición inicial U cercana a a (pero no exactamente a), la solución se aleja del valor de a . Por otro lado, dependiendo de si la condición inicial está a la derecha o a la izquierda de a , la solución toma valores cada vez más parecidos a las soluciones de equilibrio $u_n = 0$ y $u_n = b$. Se dice que una solución de equilibrio es *inestable*, cuando las soluciones se alejan de la solución de equilibrio, aun con condiciones iniciales arbitrariamente cercanas a la solución de equilibrio. Por otro lado, una solución de equilibrio es *estable* si las soluciones no se alejan de la solución de equilibrio, para toda condición inicial en cierta vecindad de la solución de equilibrio. Vemos entonces que, para este valor de c , $u_n = 0$ y $u_n = b$ son soluciones de equilibrio estables, mientras que $u_n = a$ es una solución de equilibrio inestable. Observemos que en 0 y b la identidad atraviesa a $f(x)$ de arriba hacia abajo, mientras que en a , la identidad atraviesa a $f(x)$ de abajo hacia arriba. Dado que la derivada nos dice la pendiente de una función en un punto, esto sugiere que la estabilidad tiene que ver con la relación entre la pendiente de la identidad y de $f(x)$ en el punto de equilibrio.

Heurísticamente, los individuos se reproducen moderadamente, es decir, tienen unas cuantas crías por individuo. Si la población es muy pequeña, la densidad de crías decrece en cada generación, pues los individuos no encuentran pareja o por efectos de endogamia, hasta extinguirse. Por otro lado, si la población es lo suficientemente grande, poco a poco van habiendo más crías en cada generación, hasta llegar a un punto

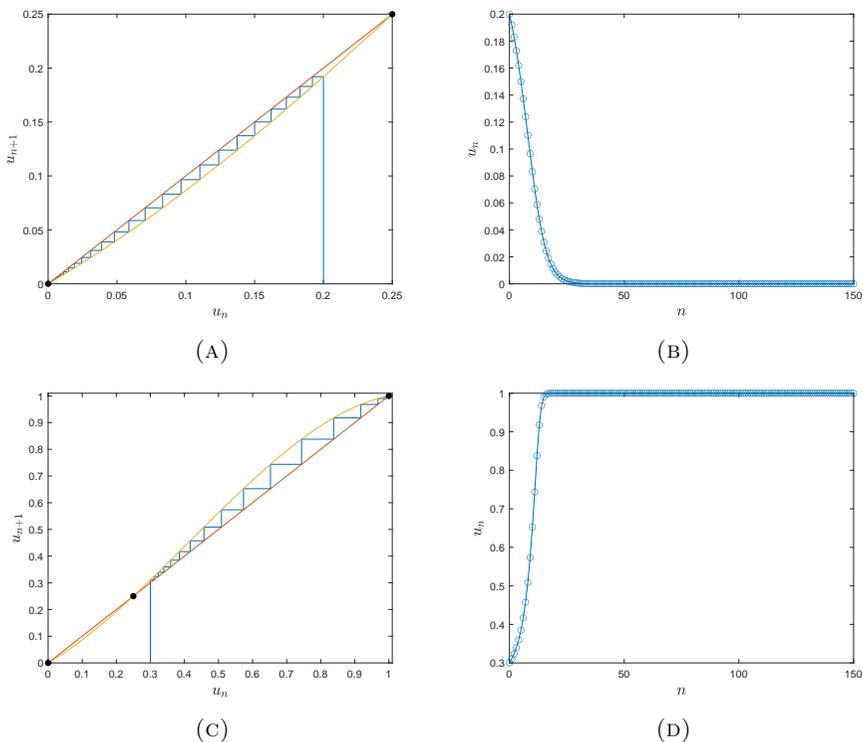


FIGURA 1. Soluciones gráficas y numéricas de la Ec. 6 con $c = 1$ en MATLAB. Las Figs. (a) y (c) muestran el método de cobwebbing[7]. Las Figs. (b) y (d) muestran las soluciones numéricas de u_n como función de n . Las condiciones iniciales son $u_0 = 0.2$ para las Figs. (a) y (b) y $u_0 = 0.3$ para las Figs. (c) y (d). En negro se muestran los puntos de equilibrio. Los valores de los parámetros son $a = \frac{1}{4}$ y $b = 1$ en todos los casos. Las líneas verticales desde el eje horizontal en los diagramas de cobwebbing representan la evaluación desde la condición inicial sobre el eje, al valor de la población en la primera generación, u_1 .

“ideal”, donde ya no pueden seguir creciendo por falta de recursos, y la población se equilibra.

Sin embargo, no siempre se obtiene este comportamiento, sino que depende de qué tan prolíficos sean los individuos, es decir, del valor de c . La Fig. 2 muestra el caso cuando los individuos son demasiado prolíficos. Vemos que, cuando la población es pequeña, pero lo suficientemente grande, la población crece rápidamente en cada generación. Sin embargo, la población es tan prolífica que, en algún punto, los individuos tienen demasiadas crías, más de lo que es sostenible. Por esta razón, las crías sufrirán por falta de recursos, lo que llevará a la muerte, canibalismo, o ausencia de descendencia para muchos de ellos. Consecuentemente, la generación posterior será más pequeña y por lo tanto no sufrirá de escasez, lo que, aunado a su gran fecundidad, resultará en una población demasiado grande para ser sostenible y el ciclo se repetirá. En este caso, la solución de equilibrio $u_n = b$ se vuelve inestable, pues aun cuando la solución pasa muy cerca del punto de equilibrio, eventualmente se aleja por varias generaciones antes de volver a acercarse. En este caso, la identidad atraviesa a $f(x)$ en b de arriba hacia abajo también, pero de manera muy extrema, casi ortogonalmente. Es posible mostrar que un punto de equilibrio de una ecuación en diferencias finitas es estable si la pendiente de $f(x)$ en el punto de equilibrio no es demasiado extrema;

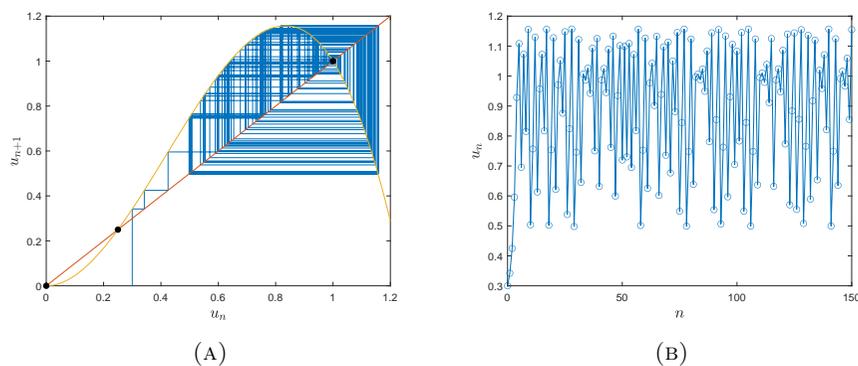


FIGURA 2. Soluciones gráficas y numéricas de la Ec. 6 con $c = 4$ en MATLAB. (a) Método de cobwebbing. (b) Solución numérica de u_n como función de n . En negro se muestran los puntos de equilibrio. La condición inicial es $u_0 = 0.3$. Los valores de los parámetros son $a = \frac{1}{4}$ y $b = 1$.



(A) Escarabajo de la harina *Tribolium castaneum*.



(B) Moscardón *Lucilia cuprina*.

FIGURA 3. Insectos cuyas poblaciones pueden ser modeladas a través de ecuaciones en diferencias finitas. Imágenes de Wikipedia.

es decir, si se cumple la desigualdad:

$$(9) \quad \left| \frac{df}{dx}(x^*) \right| < 1,$$

donde x^* es el valor del punto de equilibrio y $|\cdot|$ es el valor absoluto.

Matemáticamente, valores de c muy grandes resultan interesantes, pues las soluciones son *caóticas*, lo cual quiere decir que la tendencia de las oscilaciones es prácticamente impredecible (para la mayoría de los casos) y que la forma de oscilar de dos soluciones con condiciones iniciales arbitrariamente cercanas se vuelve completamente diferente para tiempos largos, entre otras características[16].

Es fácil rechazar estos comportamientos “exóticos” como efectos matemáticos originados sólo por nuestra elección de modelo; sin embargo, este tipo de comportamientos es realista siempre y cuando la población estudiada cumpla con las suposiciones que hicimos al principio de esta sección. De hecho, se ha comprobado experimentalmente que los comportamientos aquí discutidos se observan en varias especies de insectos (Fig. 3), tales como el escarabajo de la harina[5] y los moscardones[15].

MODELO DE ECUACIONES DIFERENCIALES ORDINARIAS

El modelo de ecuaciones en diferencias finitas fue propuesto bajo la suposición de que las generaciones no se traslapaban y por lo tanto podían ser enumeradas con

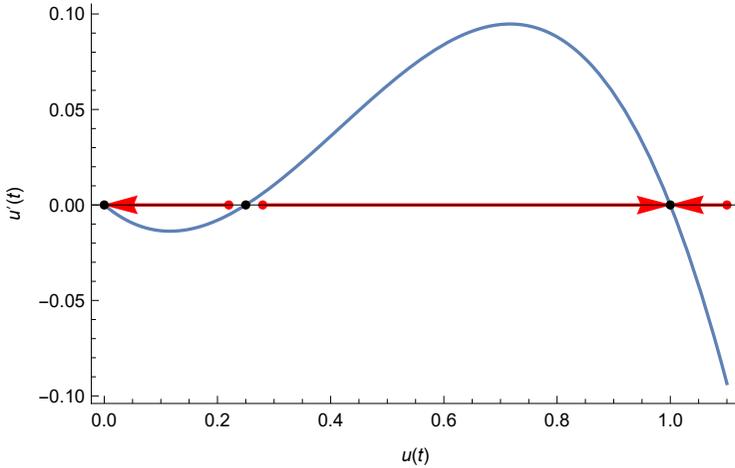


FIGURA 4. Gráfica de $\frac{du}{dt}$ como función del valor de u . La cúbica corresponde al lado derecho de la Ec. 11. Las líneas rojas indican si la función $u(t)$ es creciente o decreciente para cada rango de posibles valores de las condiciones iniciales. Los puntos negros denotan puntos de equilibrio. Los valores de los parámetros son $K = 1$, $a = \frac{1}{4}$ y $b = 1$. Gráfica hecha en Mathematica.

números naturales. Consideremos ahora el caso en el cual los organismos son capaces de reproducirse continuamente.

Supongamos que el intervalo de tiempo en el cual la población puede cambiar es $\tau \in \mathbb{R}_+$, y que la generación cero marca el tiempo cero. Bajo estas hipótesis, el tiempo y las generaciones están conectadas a través de la ecuación

$$(10) \quad t := n\tau.$$

Mediante esta relación *reescalamos* la Ec. 6, es decir, toda expresión que involucre a n la multiplicaremos por τ para convertir generaciones en tiempo real. Este procedimiento resulta en la ecuación

$$u(t + \tau) = u(t) + cu(t) [u(t) - a] [b - u(t)],$$

donde usamos la notación $u(t)$ para la densidad poblacional reescalada. Restando $u(t)$ y dividiendo entre τ , podemos aproximar la expresión resultante mediante la ecuación diferencial ordinaria:

$$(11) \quad \frac{d}{dt}u = Ku(u - a)(b - u),$$

donde la dependencia en t se ha omitido por facilidad de notación, y K es una constante que resulta de la razón c/τ , y la cual puede pensarse como una tasa de reproducción por unidad de tiempo. A este proceso, mediante el cual aproximamos a una ecuación diferencial al disminuir cada vez más los incrementos de una ecuación en diferencias se le conoce como el *límite continuo*.

Notemos que la Ec. 11 nos indica que el valor de la derivada de la función $u(t)$ depende del valor de la función misma y no del tiempo específico en el cual la función alcance este valor. Recordando también que la derivada de una función puede interpretarse como su pendiente en ese punto vemos que, cuando el lado derecho de la Ec. 11 es positivo, la función $u(t)$ es creciente, mientras que si es negativo, la función es decreciente. Esto nos permite examinar el comportamiento de $u(t)$ como función de los valores que toma; en específico, como función de la condición inicial $u(0) = U$ (ya que, en principio, ésta puede tener cualquier valor positivo, dependiendo de nuestras observaciones experimentales).

Como vemos en la Fig. 4, la solución $u(t)$ es creciente siempre que tome valores en el intervalo (a, b) y es decreciente cuando tiene valores en los intervalos $(0, a)$ y (b, ∞) . Vemos además que los valores 0 , a y b son los ceros de la parte derecha de la Ec. 11. La derivada de la función $u(t)$ debe ser cero cuando toma estos valores específicos. A primera vista podría pensarse que estos puntos corresponden a mínimos o máximos de la función. Sin embargo, la Ec. 11 revela que la derivada de la función $u(t)$ depende sólo del valor que toma u pero no del tiempo específico cuando la función alcanza este valor. Dicho de otra forma, si $\frac{d}{dt}u = 0$, esto debe cumplirse para cualquier $t \in \mathbb{R}$, y no sólo para un t en específico, como sucede para un máximo, mínimo, o punto de inflexión. Por lo tanto, la única opción es que la función $u(t) = U$ para toda t , es decir, que sea constante, siempre que la condición inicial $u(0)$ sea igual al valor de uno de estos tres puntos. Al igual que en el modelo anterior, a estas soluciones especiales les llamamos *soluciones de equilibrio*.

Como vemos en las Figs. 4 y 5, las soluciones con condiciones iniciales menores, pero arbitrariamente cercanas a a , son decrecientes. Por otro lado, las soluciones con condiciones iniciales mayores a a , pero menores a b , son crecientes, por lo que tenderán a alejarse de a mientras el tiempo aumenta. Decimos, entonces, que $u(t) = a$ es una *solución de equilibrio inestable*. La situación es contraria cuando consideramos a las soluciones de equilibrio $u(t) = 0$ y $u(t) = b$: las soluciones con condiciones iniciales menores a las soluciones de equilibrio son crecientes, mientras que con condiciones iniciales mayores a las soluciones de equilibrio son decrecientes, por lo que, mientras pasa el tiempo, estas soluciones $u(t)$ toman valores cada vez más cercanos a las soluciones de equilibrio. Por esta razón, $u(t) = 0$ y $u(t) = b$ son llamadas *soluciones de equilibrio estables*.

Nos gustaría tener un criterio con el cual poder discriminar soluciones de equilibrio estables de inestables. Es fácil ver que un punto de equilibrio es estable si la solución $u(t)$ es decreciente cuando ésta tiene valores mayores al punto de equilibrio, y creciente cuando tiene valores menores al punto de equilibrio. Por otro lado, un punto de equilibrio debe ser inestable si no cumple con estos requerimientos. Matemáticamente, esto se traduce al siguiente criterio: consideremos una ecuación diferencial $\frac{d}{dt}u = f(u)$, con solución de equilibrio $u(t) = U$, con U una constante tal que $f(U) = 0$, esta solución de equilibrio es estable si

$$(12) \quad \frac{df}{du}(U) < 0,$$

es decir, si la función $f(u)$ atraviesa al eje x en U de arriba hacia abajo. Observando las soluciones numéricas a la Ec. 11 con distintas condiciones iniciales, comprobamos el comportamiento que predice este criterio (Fig. 5): observamos que, siempre que la población tenga un tamaño inicial menor a a , la población se extingue, mientras que en cualquier otro caso, la población alcanza un tamaño “ideal” igual a b , el cual prácticamente no cambia después de un tiempo suficientemente largo.

Podríamos preguntarnos si existen soluciones oscilatorias como en el modelo anterior, es decir, si sería posible que un crecimiento demasiado rápido de la población “rebasara” a un punto de equilibrio. La respuesta es que no es posible tener oscilaciones cuando el modelo consta de una sola ecuación diferencial ordinaria.

En el caso de las ecuaciones en diferencias finitas, la solución cambia en “saltos” de un tiempo al siguiente, por lo que un crecimiento muy rápido podría resultar en superar al punto de equilibrio y provocar oscilaciones. En el caso de las ecuaciones diferenciales ordinarias, el cambio no se da en saltos, sino de manera continua en el tiempo. Esto quiere decir que, cuando una población se acerca cada vez más a un punto de equilibrio, ésta debe cambiar cada vez más lentamente (pues se acerca a un punto donde la derivada, o razón de cambio, es cada vez más cercana a cero). Es decir, al acercarse a un punto de equilibrio, las soluciones se van “frenando” cada vez más, lo que resulta en un crecimiento o decrecimiento monótono hacia el punto de equilibrio. De hecho, la solución nunca alcanza el valor del punto de equilibrio, sino

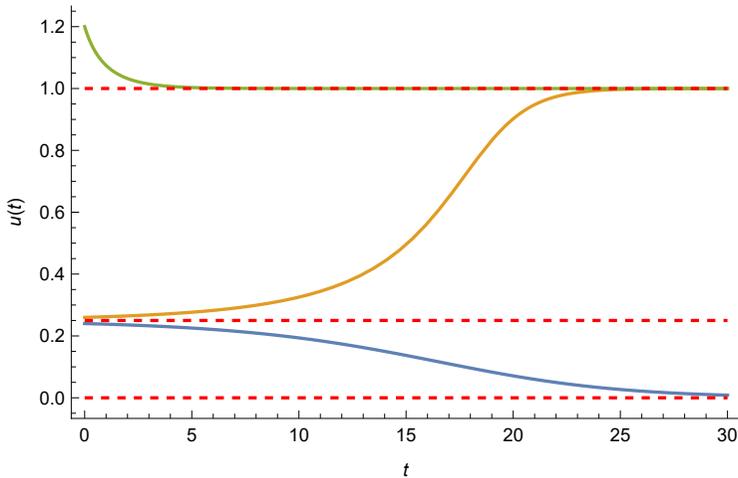


FIGURA 5. Soluciones de la Ec. 11 con diferentes condiciones iniciales en Mathematica. Las líneas rojas punteadas son las soluciones de equilibrio. La curva azul corresponde a la solución con $u(0) = 0.24$, la naranja a la solución con $u(0) = 0.26$, y la verde a aquella con $u(0) = 1.2$. Los valores de los parámetros fueron $K = 1$, $a = \frac{1}{4}$, y $b = 1$.

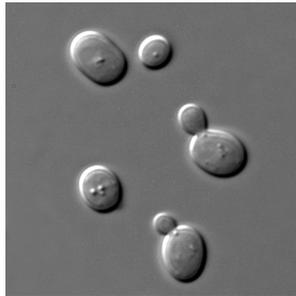


FIGURA 6. La dinámica de crecimiento poblacional de la levadura de la cerveza puede ser modelada a través de ecuaciones diferenciales ordinarias. Imagen de Wikipedia.

que tiende asintóticamente a éste (sólo se alcanza el valor del punto de equilibrio en casos patológicos tales como en la famosa ecuación $\frac{d}{dt}u = u^{\frac{1}{3}}$ [16], la cual va más allá del objetivo de este artículo).

Vemos, entonces, que el comportamiento del modelo de ecuaciones diferenciales ordinarias es más simple que el del modelo de ecuaciones en diferencias finitas: las soluciones sólo pueden converger monótonamente a un punto de equilibrio o diverger monótonamente a más/menos infinito.

Varias poblaciones de organismos pueden ser descritas a través de ecuaciones diferenciales. En específico, los organismos unicelulares, tales como la levadura (Fig. 6), se reproducen rápidamente de manera asíncrona y pueden reproducirse sexualmente.

MODELO DE ECUACIONES DIFERENCIALES PARCIALES

La mayoría de los individuos biológicos, tales como bacterias, animales, o seres humanos, no están inmóviles, sino que se mueven constantemente en su entorno. En la ausencia de estímulos y señales externas, tales como concentraciones de químicos, campos eléctricos, e interacciones con otros individuos, los organismos típicamente

se mueven aleatoriamente, es decir, sin preferencia en dirección[13]. A este tipo de movimiento se le conoce como *comportamiento difusivo*.

Tomando esto en cuenta, los modelos presentados en las ecuaciones anteriores implícitamente suponen que todos los individuos están homogéneamente distribuidos en todo el espacio y que se mueven de manera aleatoria y uniforme, o estudian la cambio en el tamaño total de la población en todo el espacio, una vez que ésta ya se encuentra bien establecida. Bajo estas suposiciones, el movimiento aleatorio no afecta a la densidad de individuos en el espacio, pues inicialmente todos se encuentran en la misma proporción en todo lugar y su movimiento aleatorio no tiene un efecto significativo en la densidad poblacional en promedio. Es por esta razón que la población puede ser descrita sólo en función del tiempo y no es necesario considerar el espacio que éstos ocupan.

Sin embargo, en la mayoría de poblaciones de individuos móviles, la población no comienza distribuida uniformemente. Quisiéramos investigar entonces si existe algún comportamiento poblacional que no haya sido tomado en cuenta al ignorar la dependencia espacial.

Por simplicidad, supongamos que la población vive en un espacio unidimensional. Sea $u(n, r)$ la densidad poblacional al tiempo $n \in \mathbb{N}$ en una posición $r \in \mathbb{Z}$. Ahora, supongamos que en cada tiempo, hay cambio en la población por nacimientos/muertes, y migración de individuos provenientes de posiciones adyacentes de manera aleatoria. En una dimensión, cada posición r tiene sólo dos posiciones adyacentes: $r + 1$ y $r - 1$. Además, si el movimiento de todos los individuos es completamente aleatorio (la dirección de movimiento es una variable aleatoria uniforme discreta), entonces en promedio la mitad de todos los individuos se moverá a la derecha y la otra mitad a la izquierda. Denotando por $f[u(n, r)]$ la densidad de individuos al tiempo n en la posición r después de los eventos de nacimiento y muerte, el modelo poblacional con movimiento aleatorio en promedio está dado por

$$(13) \quad u(n + 1, r) = f[u(n, r)] + \frac{1}{2}u(n, r + 1) + \frac{1}{2}u(n, r - 1).$$

A este tipo de modelo con espacio y tiempo discreto se le conoce como *ecuaciones en diferencias parciales* o *red de mapeo acoplado*[9], y pueden heredar las características caóticas de las ecuaciones en diferencias finitas[20]. Aun cuando este tipo de modelos es increíblemente simple de simular en una computadora (pues consta sólo de sumas de entradas de una matriz), y que también es posible realizar predicciones analíticas [3], procederemos al límite continuo puesto que comúnmente hay más familiaridad con las ecuaciones diferenciales. Supongamos que la longitud de tiempo entre cada paso de tiempo discreto es $\tau \in \mathbb{R}_+$ y que la distancia entre cada posición discreta es $\varepsilon \in \mathbb{R}_+$, de tal manera que el tiempo y espacio reescalados están dados por $t := n\tau$ y $x := r\varepsilon$. Aplicando este reescalamiento a la Ec. 13, restando $u(t, x)$ de ambos lados de la igualdad, asociando este último término con los términos provenientes de la migración y multiplicándolo por $1 = \frac{\varepsilon^2}{\varepsilon^2}$, y dividiendo de ambos lados de la igualdad por $\frac{1}{\tau}$, obtenemos la ecuación

$$\frac{u(t + \tau, x) - u(t, x)}{\tau} = \frac{1}{\tau}f[u(t, x)] + \frac{\varepsilon^2}{2\tau} \frac{u(t, x + \varepsilon) - 2u(t, x) + u(t, x - \varepsilon)}{\varepsilon^2}.$$

Elijiendo a $f(x) = g(x)$, con $g(x)$ dada por la Ec. 5, podemos aproximar la ecuación anterior cuando $\tau, \varepsilon \ll 1$ mediante la *ecuación diferencial parcial*

$$(14) \quad \frac{\partial}{\partial t}u = Ku(u - a)(b - u) + D \frac{\partial^2}{\partial x^2}u,$$

donde la dependencia en t y x está implícita. Como en el caso anterior, $K = \frac{c}{\tau}$ y a la constante $D = \frac{\varepsilon^2}{2\tau}$ se conoce como *coeficiente de difusión*[6].

Para caracterizar el comportamiento de las soluciones de la Ec. 14, primero tenemos que tomar en cuenta dos aspectos importantes. Uno, al igual que en el modelo de ecuaciones diferenciales ordinarias necesitamos una condición inicial, es decir, el

valor de la solución en $t = 0$. Sin embargo, como la solución $u(t, x)$ es una función $u : \mathbb{R}_+ \times \Omega \mapsto \mathbb{R}_+$, donde $\Omega \subseteq \mathbb{R}$ se conoce como el *dominio*, la condición inicial es también una función, es decir, $u(0, x) = U(x)$, $U : \Omega \mapsto \mathbb{R}_+$. Segundo, el dominio Ω puede ser un intervalo acotado o no acotado $(a, b) \subseteq \mathbb{R}$. Debemos especificar cómo se comporta la solución en a y b . Si $a = \infty$ y/o $b = \infty$, opcionalmente pueden definirse condiciones de frontera asintóticas.

Las *condiciones de frontera de Dirichlet* especifican el valor de la solución en una frontera. Matemáticamente, si $\ell \in \mathbb{R}$ es una de las fronteras del dominio, las condiciones de frontera de Dirichlet dictan que $u(t, \ell) = C$ para alguna $C \in \mathbb{R}_+$ y $\forall t > 0$. En modelos poblacionales, comúnmente $C = 0$; es decir, las condiciones de Dirichlet indican que la población no puede sobrevivir en las fronteras. Esto modela condiciones adversas, tales como serían las costas para una población de animales terrestres, o un cultivo bacteriano con antibiótico en las paredes, por ejemplo.

Las *condiciones de frontera de Neumann* dictan el valor de las primeras derivadas espaciales en la frontera, es decir, tienen la forma $\frac{\partial}{\partial x} u(t, \ell) = C$. Dado que podemos pensar en las primeras derivadas espaciales como el *gradiente*, las condiciones de Neumann en modelos poblacionales nos indican si hay inmigración/emigración de individuos hacia/desde el dominio. Comúnmente se toman condiciones de Neumann con $C = 0$. Esto modela fronteras físicas, tales como muros, cercas, montañas, etc, que impiden la entrada y salida de individuos por las fronteras.

En muchos casos, el comportamiento de las soluciones depende fuertemente de las condiciones iniciales y de frontera. Además, las herramientas matemáticas necesarias para poder estudiar las soluciones de manera teórica son un poco avanzadas[14]. Aquí se comentarán dos casos interesantes.

Para el primer ejemplo, supongamos un dominio infinito, sin fronteras. Como condición inicial, supongamos una población bien establecida en el límite izquierdo, pero ausente en el límite derecho. Matemáticamente, consideramos una condición inicial $u(0, x) = U(x)$ tal que

$$(15a) \quad \lim_{x \rightarrow -\infty} U(x) = b,$$

$$(15b) \quad \lim_{x \rightarrow \infty} U(x) = 0,$$

donde b corresponde a la solución de equilibrio estable de la ecuación diferencial ordinaria (Ec. 11).

Dado que la población es más o menos homogénea en $x \rightarrow -\infty$, debe comportarse como dicta la ecuación diferencial ordinaria, y debe mantenerse estable. Lo mismo pasa en el límite $x \rightarrow \infty$, pues $u(t) = 0$ también es una solución de equilibrio de la ecuación diferencial ordinaria. Sin embargo, en cierto punto intermedio debe haber un cambio de la población de tamaño b a tamaño 0, y en esta región, la ecuación diferencial ordinaria deja de ser una buena aproximación, y debemos considerar a la Ec. 14. Recordemos que este modelo espacial es muy similar al de ecuaciones diferenciales ordinarias, con la característica adicional de que los individuos se mueven aleatoriamente en el modelo espacial. Por lo tanto, algunos individuos de la parte poblada se moverán a la parte vacía, se reproducirán, y empezarán a colonizar cada vez más regiones del espacio. Podemos imaginarnos entonces que la región con una población establecida empezará a “invadir” la región sin población establecida. A este comportamiento se le conoce como *ola invasiva*. Entonces, supondremos que la solución consiste en una ola que va avanzando de la parte poblada a la parte sin poblar, es decir, la solución será idéntica en todo tiempo excepto por un desplazamiento con velocidad v . Matemáticamente, proponemos el siguiente Ansatz

$$(16) \quad u(t, x) = \phi(x - vt),$$

donde $\phi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_+$, es decir, la solución depende de x y de t exclusivamente a través de la nueva variable independiente $z := x - vt$. Usando la regla de la cadena, vemos que este cambio de variable transforma las derivadas parciales en derivadas ordinarias

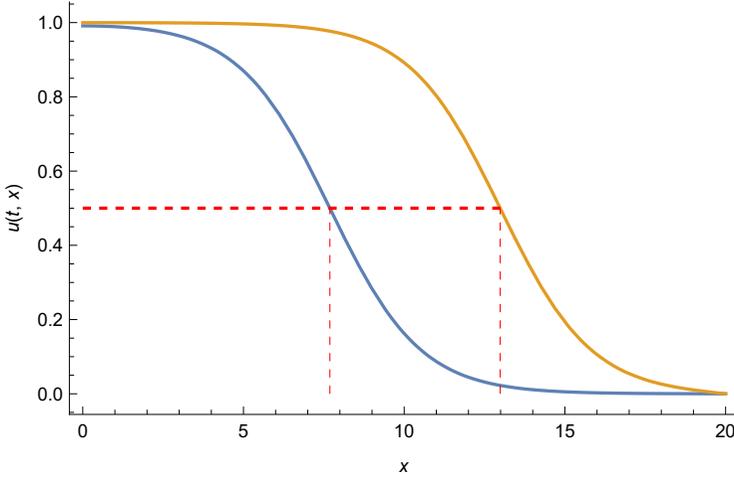


FIGURA 7. Soluciones de ola invasiva de la Ec. 14 en Mathematica. Se muestran las soluciones $u(t, x)$ para dos instantes de tiempo diferentes, $t_1 = 15$ (línea azul) y $t_2 = 30$ (línea naranja). Las líneas rojas punteadas indican el valor de x en el cual ambas curvas alcanzan el valor $\frac{1}{2}$; numéricamente se encuentran $x_1 = 7.689$ para la primera curva y $x_2 = 12.987$ para la segunda curva. La velocidad de invasión calculada por simulaciones es $v = \frac{x_2 - x_1}{t_2 - t_1} \approx 0.3532$. El valor de los parámetros es $K = 1$, $D = 1$, $a = \frac{1}{4}$, $b = 1$. De acuerdo a la Ec. 20, la velocidad de invasión teórica es $v = \frac{1}{2\sqrt{2}} \approx 0.3536$.

$$(17a) \quad \frac{\partial}{\partial t} u = -v \frac{d}{dz} \phi,$$

$$(17b) \quad \frac{\partial}{\partial x} u = \frac{d}{dz} \phi.$$

Usando el Ansatz y las identidades anteriores, transformamos la ecuación diferencial parcial (Ec. 14) en la ecuación diferencial ordinaria con condiciones de frontera

$$(18a) \quad -v \frac{d}{dz} \phi = K\phi(\phi - a)(b - \phi) + D \frac{d^2}{dz^2} \phi,$$

$$(18b) \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} \phi(z) = b,$$

$$(18c) \quad \lim_{z \rightarrow \infty} \phi(z) = 0,$$

donde usamos que $\lim_{x \rightarrow -\infty} z = -\infty$ y $\lim_{x \rightarrow \infty} z = \infty$, dado que $z = x - vt$. El problema, entonces, se reduce “sólo” a resolver la ecuación diferencial ordinaria y encontrar una constante v tal que:

1. $\phi(z) \geq 0 \forall z \in \mathbb{R}$, puesto que las densidades poblacionales no pueden ser negativas, y
2. $\phi(z)$ cumpla con las condiciones de frontera.

En general, no es posible encontrar una solución explícita, pero afortunadamente en el caso particular de la Ec. 14 (y en general, siempre que $f(u)$ sea un polinomio de tercer orden), es posible encontrar la velocidad de invasión v usando un segundo Ansatz

$$(19) \quad \frac{d}{dz} \phi = B\phi(\phi - b),$$

donde $B \in \mathbb{R}$ es una constante por determinar. Observando cuidadosamente la Ec. 19, este segundo Ansatz simplemente expresa que $\phi(z) = 0$ y $\phi(z) = b$ son soluciones de equilibrio, la primera estable y la segunda inestable. Puede parecer

contraintuitivo, pero las condiciones de frontera requieren que $\phi(z)$ tome valores cada vez más cercanos a 0, y por consecuencia cada vez más diferentes a b , mientras z crece, lo cual corresponde a la estabilidad e inestabilidad de las soluciones de equilibrio, respectivamente.

Derivando la Ec. 19 para obtener la segunda derivada, y sustituyendo las expresiones para las derivadas en la Ec. 18a, agrupando los términos con la misma potencia en ϕ , y comparando los términos de la misma potencia en ambos lados de la igualdad, llegamos a que la velocidad de invasión v está dada por^[12]¹

$$(20) \quad v = \sqrt{\frac{KD}{2}}(b - 2a).$$

En la Fig. 7 se puede apreciar que el valor teórico de la velocidad de invasión es bastante cercano al valor encontrado resolviendo la ecuación de manera numérica. Esto es notable, sobre todo dado que, por razones computacionales, las soluciones no fueron calculadas en un dominio infinito, sino en el intervalo $[0, 20]$ con condiciones de Neumann en $x = 0$ y de Dirichlet en $x = 20$.

La Ec. 20 tiene interpretaciones biológicas interesantes:

1. Una población bien establecida en cierta región del espacio, pero no en otras, tiende a moverse con cierta velocidad v .
2. Si $b > 2a$, es decir, si el tamaño óptimo de la población es al menos el doble del tamaño crítico debajo del cual la población tiende a extinguirse, entonces la población *invade* o coloniza nuevas áreas donde antes no se encontraba, con velocidad proporcional al coeficiente de difusión y a la tasa de crecimiento K .
3. Si $b = 2a$, es decir, si el tamaño óptimo de la población es exactamente el doble del tamaño crítico, la población no invade, y se queda restringida a su rango original. Es decir, tiende a una solución de equilibrio.
4. Si $b < 2a$, es decir, si el tamaño óptimo de la población es comparable al tamaño crítico, el rango de la población se encoge, es decir, empieza a desaparecer de áreas en las cuales se encontraba previamente. Esto sucede porque la población es demasiado sensible a cambios importantes en la densidad poblacional, y el movimiento de individuos fuera de la población establecida es suficiente para llevar a la población por debajo de este tamaño crítico.

Estas consecuencias son importantes para las iniciativas de protección de especies en peligro de extinción, por ejemplo. No basta con reproducir a la especie y reintroducirla a su hábitat en grandes números, también es necesario aumentar el tamaño óptimo de la población, o reducir el tamaño crítico, por ejemplo, conservando las fuentes de alimento y agua en condiciones óptimas, y/o reduciendo la actividad de depredadores en el área.

Un ejemplo de un organismo que muestra comportamiento invasivo en la naturaleza, el cual puede ser modelado a través de ecuaciones diferenciales parciales, es el enrollador de hojas (Fig. 8).

Para el segundo ejemplo, supongamos que tenemos una población de tamaño mayor o igual al tamaño óptimo, con $b > 2a$. En este caso, sin embargo, no supondremos que ya se encuentra establecida en toda una semirecta, sino que se encuentra mayormente restringida a una región determinada, es decir, a un subintervalo finito de \mathbb{R} . Esto es más realista puesto que el espacio disponible para una población siempre es finito. La pregunta es ¿la población sobrevivirá independientemente del tamaño del intervalo inicialmente poblado?

Responder esta pregunta de manera teórica es un poco complicado. De la Ec. 14 puede comprobarse fácilmente que $u(t, x) = 0 \forall t, x$ es una solución de equilibrio independientemente del valor de los parámetros K , a , b y D . Dado que las soluciones

¹El valor de la velocidad de invasión reportado en el texto citado es incorrecto, sin embargo el valor aquí reportado fue calculado correctamente por el alumno Alam Ponce Quiñones, de la Facultad de Ciencias de la UNAM en su tesis de licenciatura, en revisión.



FIGURA 8. Las polillas del género *Choristoneura* son una plaga de las coníferas del continente americano. Su propagación a través del bosque es una ola invasiva. Imagen del dominio público.

de la Ec. 14 se mantienen ordenadas en el tiempo, para que una población sobreviva, debe mostrarse que la solución de onda viajera puede ser alcanzada a partir de la condición inicial. De lo contrario sólo puede tender a la solución trivial, $u(t, x) = 0$.

Dado que esta prueba no es posible de manera exacta para la mayoría (si no es que para todas) las condiciones iniciales, las condición inicial crítica que separa a aquellas condiciones iniciales que resultan en extinción de las que resultan en supervivencia se suele realizar de manera numérica.

Aquí nos limitamos a proporcionar un par de ejemplos en los cuales una población sobrevive, y en donde se extingue, en el límite de tiempos “largos”. En la Fig. 9a podemos observar dos soluciones obtenidas de manera numérica con diferentes condiciones iniciales. En un caso, la mayoría de la población se encuentra inicialmente contenida en un intervalo de longitud seis. Después de cierto tiempo, la población alcanza su tamaño óptimo en un intervalo de longitud considerablemente mayor. En este caso, la población sobrevive y se propaga. En el segundo caso, la mayoría de la población se encuentra inicialmente contenida en un intervalo de longitud dos. Al pasar un poco de tiempo, la población es tan pequeña en todo el espacio, que eventualmente se extingue. En la Fig. 9b vemos que, si definimos a la familia de condiciones iniciales

$$u(0, x) = 2 \exp \left[-\frac{(x - \mu)^2}{2\sigma^2} \right],$$

parametrizada por σ (con μ fija igual a la posición del máximo de la población), el valor crítico del parámetro $\sigma_{\text{crit}} \approx 4.4483$ divide al conjunto de condiciones iniciales que resultan en supervivencia, de las que resultan en extinción, cuando el valor de los demás parámetros está fijo.

Aun cuando las poblaciones tienen la misma constante de difusión, tasa de reproducción, tamaños de población óptimo y crítico, y distribuciones iniciales mayores al tamaño óptimo en cierta región, una se extingue y la otra prospera, puesto que como se observa en la Fig. 9b, el máximo del perfil poblacional para $\sigma < \sigma_{\text{crit}}$ tiende a cero, mientras que para $\sigma > \sigma_{\text{crit}}$ tiende a uno en el límite de tiempos largos. ¿Por qué?

En el primer caso, la población se encuentra presente en una región extendida, por lo que varios individuos se moverán a regiones con una población ya establecida, lo que estabilizará a la población en esta región. Sólo una pequeña fracción de la población en los extremos se moverá a regiones sin colonizar, por lo que no habrá una pérdida importante de individuos en la región inicialmente colonizada.

En el segundo caso, la población es densa, pero espacialmente restringida. Cuando el tiempo pasa, la densidad empieza a disminuir hacia su tamaño óptimo, pero los individuos se empiezan a dispersar rápidamente hacia otros lugares, lo cual hace que la población decrezca aún más. La pérdida de individuos por dispersión es más rápida que el aumento por reproducción, por lo que la población se extingue.

Con este ejemplo vemos que la extensión espacial inicial de la población puede provocar la extinción de una población que prosperaría bajo otras circunstancias. Esto es importante, pues el pronóstico es exactamente opuesto al que habríamos obtenido

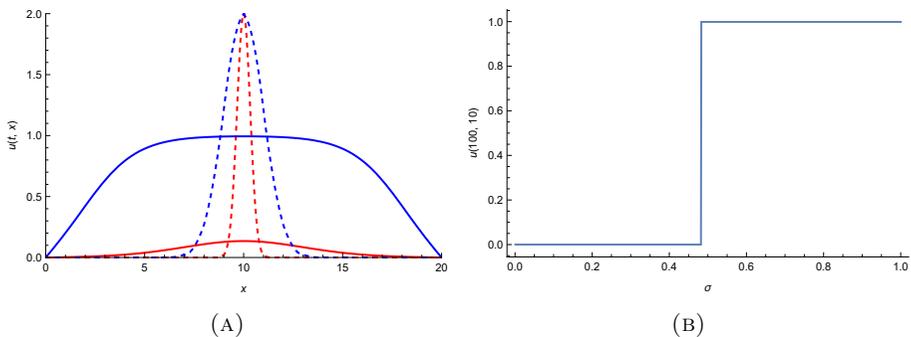


FIGURA 9. Comportamiento de la Ec. 14 con poblaciones iniciales localizadas. Las condiciones iniciales usadas son reescalmientos de la función de densidad de la distribución normal con media μ y desviación estándar σ , denotada por $f_{\mathcal{N}}(x; \mu, \sigma)$. (a) Dos soluciones con diferentes condiciones iniciales a tiempos distintos. Las líneas azules corresponden a la solución para diferentes instantes de tiempo $t = 0$ (línea punteada) y $t = 20$ (línea continua) con condición inicial $u(0, x) = 2\sqrt{2\pi}f_{\mathcal{N}}(x; 10, 1)$. Las líneas rojas corresponden a la solución para $t = 0$ (línea punteada) y $t = 7$ (línea continua) con condición inicial $u(0, x) = 2\sqrt{\frac{2\pi}{9}}f_{\mathcal{N}}(x; 10, \frac{1}{3})$. (b) Valor de la solución en el centro del dominio para tiempos largos. Se evaluó $u(t, x)$ en $t = 100$ y $x = 10$ con condición inicial $u(0, x) = 2\sqrt{2\pi\sigma^2}f_{\mathcal{N}}(x; \mu, \sigma)$ como función del parámetro σ . El valor de los parámetros en todos los casos es $K = 1$, $D = 1$, $a = \frac{1}{4}$ y $b = 1$. Se usaron condiciones de frontera de Dirichlet $u(t, 0) = u(t, 20) = 0$ en todos los casos. Gráficas hechas en Mathematica.

si hubiéramos ignorado el espacio y usado el modelo de ecuaciones diferenciales ordinarias.

Este resultado también es de importancia en ecología, pues para que una población sobreviva, no sólo es importante que tenga muchos individuos, también es necesario que se encuentre presente en un rango lo suficientemente amplio. Por lo tanto, para especies vulnerables, podría ser importante introducir colonias en un área amplia para asegurar su supervivencia.

CONCLUSIONES

Todos los modelos poblacionales expuestos hasta el momento están fundamentados en los mismos principios generales; específicamente, que la población necesita una cantidad mínima de individuos para sobrevivir, y que una vez superado este mínimo, la población crece hasta alcanzar un nivel de saturación. Sin embargo, cada uno difiere en su formulación matemática (ecuaciones en diferencias, ecuaciones diferenciales ordinarias, y ecuaciones diferenciales parciales), lo cual también se traduce en suposiciones adicionales (poblaciones homogéneas con generaciones diferenciadas, poblaciones homogéneas con generaciones continuas, y poblaciones no homogéneas, respectivamente).

Para mantener el tema a un nivel introductorio y breve, el contenido del texto se limitó a modelos deterministas, es decir, modelos cuyas trayectorias temporales son idénticas si las condiciones iniciales también lo son, y macroscópicos, lo cual quiere decir que se modela el comportamiento de toda la población en conjunto, en lugar de modelar el comportamiento de cada individuo que compone a la misma. Es posible obtener información y predicciones adicionales, así como observar comportamientos interesantes y diferentes, al considerar modelos probabilistas, como procesos estocásticos, y microscópicos, tales como autómatas celulares, entre otros [2, 17].

Cada modelo presenta comportamientos particulares y diferentes a los demás, y hasta predicciones contradictorias entre sí. Por esta razón es que existe una gran discusión respecto al “realismo” de un modelo y de comportamientos artificiales de los mismos (*model artifacts*, en inglés)[19].

Sin embargo, esto es una manera negativa de juzgar el valor de un modelo. Como ya lo hemos comentado, las predicciones del modelo son realistas para poblaciones específicas que cumplen con las suposiciones biológicas particulares a cada tipo de modelo.

Para responder a la pregunta que titula a este artículo ¿cómo modelar una población?, la respuesta depende del organismo a modelar. Como hemos visto, un modelo discreto como las ecuaciones en diferencias finitas son adecuados para modelar el crecimiento de una población con generaciones separadas y bien diferenciadas. Un modelo continuo sin espacio, como las ecuaciones diferenciales ordinarias, son adecuados cuando los individuos se reproducen continuamente, el espacio no se considera importante y la población se encuentra localizada en un área suficientemente grande. Un modelo espacio-temporal, como las ecuaciones diferenciales parciales, son útiles cuando queremos estudiar la propagación de una especie, o la ecología de una especie aislada.

No existe un modelo “superior” al tratar de modelar un fenómeno biológico. Un buen modelo se obtiene al empatar las suposiciones subyacentes a cada metodología matemática con las características biológicas del sistema modelado, y al identificar y reconocer las diferencias entre ambos cuando no se tiene este empate.

REFERENCIAS

- [1] Bonhomme, M., Blancher, A., Cuartero, S., Chikhi, L. & Crouau-Roy, B. *Origin and number of founders in an introduced insular primate: estimation from nuclear genetic data*. Mol. Ecol., 17, no.4, 1009–1019, 2008.
- [2] Böttger, K., Hatzikirou, H., Voss-Böhme, A., Cavalcanti-Adam, E.A., Herrero, M.A. & Deutsch, A. *An emerging allee effect is critical for tumor initiation and persistence*. PLoS Comput. Biol., 11 no.9, e1004366, 2015.
- [3] Cherati, Z.R. & Motlagh, M.R.J. *Control of spatiotemporal chaos in coupled map lattice by discrete-time variable structure control*. Phys. Lett. A, 370, no.3-4, 302–305, 2007.
- [4] Cooley, J.R., Simon, C. & Marshall, D.C. *Temporal separation and speciation in periodical cicadas*. Bioscience, 53, no.2, 151–157, 2003.
- [5] Cushing, J.M. Costantino, R.F., Dennis, B., Desharnais, R.A. & Henson, S.M. *Nonlinear population dynamics: Models, experiments and data*. J. Theor. Biol., 194, no.1, 1–9, 1998.
- [6] Deutsch, A. & Dormann, S. *Cellular Automaton Modeling of Biological Pattern Formation: Characterization, Examples, and Analysis*. Birkhäuser, 2018.
- [7] Iannelli, M. & Pugliese, A. *An Introduction to Mathematical Population Dynamics*, Springer, 2014.
- [8] Jentsch, P.C., Bauch, C.T. & Anand, M. *Fire mitigates bark beetle outbreaks in serotinous forests*. Theor. Ecol., 14, no.4, 611–621, 2021.
- [9] Kaneko, K. *Overview of coupled map lattices*. Chaos, 2, no.3, 279–282, 1992.
- [10] Kramer, A.M., Dennis, B., Liebhold, A.M. & Drake, J.M. *The evidence for allee effects*. Popul. Ecol., 51, no.3, 341–354, 2009.
- [11] May, R.M. *Uses and abuses of mathematics in biology*. Science, 303, no.5659, 790–793, 2004.
- [12] Mikhailov, A.S. *Foundations of synergetics I: Distributed active systems*. Springer Science & Business Media, 2012.
- [13] Mitchell, J.G. *The energetics and scaling of search strategies in bacteria*. Am. Nat., 160, no.6, 727–740, 2002.
- [14] Murray, J.D. *Mathematical biology: I. An introduction*. Springer, 2002.
- [15] Nicholson, A.J.. *Compensatory reactions of populations to stresses, and their evolutionary significance*. Aust. J. Zool., 2, no.1, 1–8, 1954.
- [16] Strogatz, S.H. *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*, CRC press, 2018.
- [17] Sun, G.Q. *Mathematical modeling of population dynamics with allee effect*. Nonlinear Dynam., 85, no.1, 1–12, 2016.
- [18] Vaghi, C., Rodallec, A., Fanciullino, R., Ciccolini, J., Mochel, J.P, Mastri, M., Poignard, C., Ebos, J.M.L. & Benzekry, S. *Population modeling of tumor growth curves and the reduced gompertz model improve prediction of the age of experimental tumors*. PLoS Comput. Biol., 16, no.2, e1007178, 2020.

- [19] Van Liedekerke, P., Palm, M.M., Jagiella, N. & Drasdo, D. *Simulating tissue mechanics with agent-based models: concepts, perspectives and some novel results*. *Comp. Part. Mech.*, 2, no.4, 401–444, 2015.
- [20] Xu, L., Zhang, G., Han, B., Zhang, L., Li, M.F. & Han. Y.T. *Turing instability for a two-dimensional logistic coupled map lattice*. *Phys. Lett. A*, 374, no.34, 3447–3450, 2010.

Josué Manik Nava Sedeño,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Facultad de Ciencias,
Departamento de Matemáticas.
Circuito exterior, Ciudad Universitaria.
C.P. 04510 Ciudad de México.
e-mail: `manikns@ciencias.unam.mx`