



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS MATEMÁTICAS

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE SISTEMAS BIOLÓGICOS USANDO
MODELOS DE REACCIÓN - DIFUSIÓN: BIFURCACIONES DE TURING-
HOPF E INESTABILIDADES GENERADAS POR DIFUSIÓN EN DOMINIOS
QUE CRECEN.

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
JORGE ANTONIO CASTILLO MEDINA

DIRECTOR TESIS
DR. PABLO PADILLA LONGORIA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
MATEMÁTICAS APLICADAS Y EN SISTEMAS.

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. FAUSTINO SÁNCHEZ GARDUÑO
FACULTAD DE CIENCIAS

DR. RAMÓN GABRIEL PLAZA VILLEGAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
MATEMÁTICAS APLICADAS Y EN SISTEMAS.

MÉXICO, D. F. (Febrero de 2014).



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Thinks

“If we knew what it was we were doing, it would not be called research, would it?” — Albert Einstein.

“Learn from yesterday, live for today, hope for tomorrow. The important thing is to not stop questioning.” —Albert Einstein.

“An expert is a person who has made all the mistakes that can be made in a very narrow field” — Niels Bohr.

There are sadistic scientists who hurry to hunt down errors instead of establishing the truth. — Marie Curie.

“You cannot teach a man anything; you can only help him discover it in himself.” —Galileo.

“An investment in knowledge pays the best interest.” —Benjamin Franklin.

“Science is built up of facts, as a house is built of stones; but an accumulation of facts is no more science than a heap of stones a house.” — Jules - Henri Poincare.

Resumen

En el presente trabajo estamos interesados en describir la dinámica espaciotemporal de sistemas biológicos usando modelos de reacción-difusión: bifurcaciones de Turing-Hopf e inestabilidades generadas por la difusión en dominios que crecen. Para dar una breve introducción a lo que nos referimos ocupamos el capítulo uno reportado en [9].

En el capítulo dos, nos centramos en dominios estáticos, aquí explicamos en qué consiste y determinamos las condiciones que se requieren para obtener una bifurcación de Hopf, una bifurcación de Turing y definimos lo que entenderemos por bifurcación de Turing-Hopf.

En el tercer capítulo, consideramos dominios que crecen, particularmente nos enfocamos en el crecimiento exponencial del tipo isotrópico. De igual manera que en el caso sin crecimiento, también determinamos las condiciones requeridas para que se dé una bifurcación de Hopf, de Turing y de tipo Turing-Hopf.

La forma en cómo se hace la discretización del sistema para obtener las simulaciones numéricas es presentada en el capítulo cuatro, las que se complementan con un apéndice en donde se incluye un código en Matlab para la generación de las imágenes instantáneas donde aparecen los patrones obtenidos.

Una vez hecho esto, en el capítulo cinco, que constituye la parte central del presente trabajo, procedemos a aplicar estos conceptos en sistemas de reacción-difusión del tipo FitzHugh-Nagumo, tomando como dominios: el rectángulo (véase [11]), el toro (véase [10]) y la esfera, esto con la finalidad de valorar la influencia de la geometría del dominio en la formación de patrones.

Además exhibimos varias simulaciones numéricas donde se logran apreciar los patrones emergentes debido a las bifurcaciones del tipo Turing y Turing-Hopf en los diferentes dominios ya mencionados. Hacemos las comparaciones entre el caso estático y con crecimiento, esto nos permite observar la influencia

que tiene el crecimiento del dominio en la selección de patrones.

Finalmente presentamos algunos avances de trabajos que están en desarrollo, el primero, a finales del capítulo cinco, mostramos simulaciones numéricas que semejan la distribución de los surcos, en espirales y verticales, que aparecen en la superficie de la cactácea llamada biznaga.

En el capítulo seis, obtenemos mediante expansión asintótica una solución simplificada a la ecuación de difusión del calor en dimensiones uno y dos. La generalización de estos resultados se dan de forma inmediata y natural. Cabe mencionar que estos avances no fueron usados para la determinación de los patrones de Turing y Turing-Hopf, sin embargo son presentados como parte de las investigaciones llevadas a cabo durante el transcurso de este trabajo de investigación.

Índice general

| | |
|---|-----------|
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. Forma, función y crecimiento en los seres vivos | 3 |
| 1.2. El mecanismo de Turing | 4 |
| 1.3. Reacción-difusión-quimiotaxis: Otro mecanismo morfogénético | 5 |
| 1.3.1. La quimiotaxis en la <i>Dictyostelium discoideum</i> | 5 |
| 1.3.2. Patrones en organismos: serpientes | 7 |
| 1.4. Patrones de vegetación en zonas semiáridas | 8 |
| 1.5. La filotaxia de Fibonacci | 9 |
| 1.6. La filotaxia en cactáceas | 9 |
| 2. Modelos matemáticos de morfogénesis en dominios estáticos | 12 |
| 2.1. Bifurcación de Hopf | 14 |
| 2.2. Bifurcación de Turing | 16 |
| 2.3. Bifurcación de Turing-Hopf | 17 |
| 3. Modelos matemáticos de morfogénesis en dominios con crecimiento | 18 |
| 3.1. Efectos del crecimiento del dominio en la formación de patrones | 18 |
| 3.2. Condiciones para la bifurcación de Hopf | 21 |
| 3.3. Condiciones para la bifurcación de Turing | 22 |
| 3.4. Condiciones para la bifurcación de Turing-Hopf | 26 |
| 4. Métodos numéricos | 27 |
| 4.1. Fuente de errores y estabilidad | 29 |
| 4.2. La condición CFL (Courant, Friedrichs, Lewy) | 30 |
| 4.3. Implementación de las condiciones de frontera de Neumann . . | 32 |

| | |
|---|------------|
| 5. Sistemas tipo FitzHugh-Nagumo | 33 |
| 5.1. Caso sin crecimiento | 34 |
| 5.1.1. Bifurcación de Hopf | 34 |
| 5.1.2. Bifurcación de Turing-Hopf | 40 |
| 5.2. Caso con crecimiento (exponencial) | 41 |
| 5.2.1. Condiciones para la bifurcación de Hopf | 42 |
| 5.2.2. Condiciones para la bifurcación de Turing-Hopf | 45 |
| 5.3. Ejemplos | 46 |
| 5.3.1. Sin crecimiento | 47 |
| 5.3.2. Con crecimiento | 49 |
| 5.3.3. El plano | 52 |
| 5.3.4. El toro | 61 |
| 5.3.5. La esfera | 71 |
| 5.4. Conclusiones | 79 |
| | |
| 6. Métodos asintóticos en morfogénesis | 85 |
| 6.1. La ecuación del calor | 86 |
| 6.1.1. Caso $n = 1$ | 87 |
| 6.1.2. Caso $n = 2$ | 90 |
| | |
| 7. Conclusiones | 92 |
| | |
| Bibliografía | 93 |
| | |
| Apéndices | 100 |
| | |
| A. Código Matlab para patrones de Turing-Hopf | 101 |
| | |
| B. Expansión Asintótica | 104 |
| B.1. El principio de la fase estacionaria | 104 |
| B.2. Método del descenso rápido | 105 |
| B.3. Método de Laplace | 107 |
| B.3.1. Caso general | 107 |
| | |
| C. Simulaciones | 110 |
| C.1. El plano | 111 |
| C.1.1. Sin crecimiento | 111 |
| C.1.2. Con crecimiento | 116 |
| C.2. La esfera | 120 |

| | |
|----------------------------------|-----|
| C.2.1. Sin crecimiento | 120 |
| C.2.2. Con crecimiento | 122 |
| C.3. El toro | 126 |
| C.3.1. Sin crecimiento | 126 |
| C.3.2. Con crecimiento | 130 |

Capítulo 1

Introducción

La naturaleza muestra una diversidad de tamaños, formas, colores, regularidades que conducen inevitablemente a hacer una serie de preguntas sobre los mecanismos mediante los cuales dichas regularidades surgen. En efecto, ¿Qué mecanismos o procesos hacen que a lo largo del desarrollo de variedad de mamíferos, en la piel de éstos aparezcan franjas de colores o motas salpicando su atuendo? ¿Qué mecanismos subyacentes son capaces de producir patrones de colores con una simetría asombrosa en las mariposas monarca? ¿Qué restricciones físicas hacen que, dependiendo de la concentración del sustrato y del alimento, las colonias de la bacteria *Bacillus subtilis* crezcan siguiendo variedad de patrones entre los que destacan los ramificados de tipo fractal cuando se cultivan en una caja de Petri?

En el caso de los vertebrados —como los humanos— que provenimos de la fecundación de un óvulo por un espermatozoide, a lo largo de nuestro desarrollo se produce una serie de transformaciones fascinantes. Ciertamente, el óvulo fecundado (huevo) transita por una serie de estadios (mórula y blástula) hasta que se produce la *diferenciación celular*, proceso mediante el cual, de ser un conjunto de células prácticamente idénticas, pasan a formar parte de tejidos, de órganos y de sistemas, los cuales conforman al individuo propiamente dicho. La biología del desarrollo plantea, aun hoy día, problemas de los que poco se sabe.

Por otro lado, el mundo inerte también está lleno de regularidades y de simetrías igualmente sorprendentes. Citemos algunos ejemplos. El primero de ellos es de hecho simple y se puede reproducir en casa. Se vierte un poco de licor de café en un vaso y se agrega leche condensada; después de unos instantes, lo que se observará en el vaso será una intensa actividad caracterizada

por la emergencia de una serie de remolinos o vórtices en lugares diferentes de la mezcla. ¿Qué mecanismos hacen que se produzcan exactamente estos patrones espaciales?

Cambiando de escala espacial y de sistema, consideremos las dunas de arena en el desierto. Estos cúmulos arenosos de ninguna manera están dispuestos al azar, con frecuencia se muestran formando ondulaciones. La pregunta natural es: ¿Cómo es que la interacción del viento con la arena del desierto produce esos cúmulos ondulados?

La lista de ejemplos podría incrementarse y diversificarse, tanto en escalas espaciales como en el sustrato físico en el que las regularidades espaciales se manifiestan. Se puede decir que los *patrones* son ubicuos en la Naturaleza.

Siendo la matemática la ciencia de las pautas, no es de sorprender que esta rama científica sea capaz de penetrar en el ámbito de la morfogénesis y, en su caso, a la biología del desarrollo y a través de su lenguaje, sus conceptos y sus teorías, intente —y en muchos casos lo logre exitosamente— explicar el vasto mundo de las formas... las vivas y las no vivas; las pequeñas y las muy grandes. Una pregunta que surge enseguida: ¿Cómo lo hace? ¿Cómo la matemática se interna en los distintos sistemas para discernir en ellos los procesos fundamentales subyacentes a la emergencia de las formas, escribirlos en forma de ecuaciones que deja en manos del investigador para que éste interroge a la Naturaleza?

La historia del cómo la matemática ha sido usada en la explicación del origen y evolución de las regularidades (simetrías) en la Naturaleza, se remonta en los años. Los personajes y metodologías usadas, han sido variados. Dentro de los primeros científicos interesados en el tema, lugar especial ocupa D'Arcy Wentworth Thompson (véase [2]) quien en su obra magna *On Growth and Form* [16], escribió:

Tejido y célula, concha y hueso, hoja y flor, también son materia y, obedeciendo las leyes de la física, sus partes se mueven, se moldean, se ajustan. No hay excepciones a la regla: Dios siempre hace geometría. Los problemas de cómo se genera la forma son, en primera instancia, problemas matemáticos; los de su crecimiento, problemas físicos y el morfólogo es *ipso facto*, un estudioso de las ciencias físicas.

La cita es elocuente: la explicación de la emergencia de las formas en la Naturaleza debe estar basada en la interpretación y formulación matemática de éstas.

1.1. Forma, función y crecimiento en los seres vivos

La historia sugiere preguntas aparentemente sencillas, pero que no tienen respuestas fáciles: ¿cómo y por qué surgen estructuras biológicas que tienen cierto orden espacial? ¿Es posible entender la gran complejidad de las formas y estructuras en los seres vivos? ¿Qué mecanismos hacen posible que surjan estructuras espacialmente ordenadas en la naturaleza?

La embriología estudia el desarrollo del embrión, desde la fertilización hasta el nacimiento. En el contexto de la embriología, es central la pregunta de cómo se origina a partir de una sola célula, el cigoto, la gran variedad de estructuras, tipos celulares y la enorme diversidad de posibles funciones que desempeñan los organismos ... y no sólo tiene un interés teórico, sino que en la práctica está relacionada con el estudio de las células madre y la posible regeneración de tejidos u órganos, y de enfermedades como el cáncer.

El mecanismo de formación de patrones está controlado genéticamente. Pero, ¿cómo es que la información genética se traduce en forma y función? Aquí la contribución de Turing es muy significativa, pues permite relacionar la información genética con el contexto físico-químico del desarrollo. Los modelos matemáticos juegan un papel esencial, pues el sólo poseer la información genética “en bruto”, es decir, la estructura del código, no es suficiente para entender los mecanismos del desarrollo y de la evolución. A partir de la secuenciación del genoma de varias especies, y en particular del ser humano, se pensó que se tendrían respuestas inmediatas a muchas preguntas fundamentales. La realidad ha mostrado ser más compleja; será imposible desentrañar las relaciones y mecanismos de control básicos del desarrollo en los seres vivos sin usar herramientas matemáticas y computacionales de modelación.

Aldama y colaboradores (véase [2]) comentan: “Los epígrafes de cada uno de los doce capítulos de los que consta el libro *Life’s other secret: the new mathematics of the living world*, —una de las obras de Ian Stewart— son citas de *On growth and form*. El primer secreto, dice Stewart, fue develado por Watson y Crick al descubrir la estructura de la molécula del DNA; el otro es el que explica cómo emerge el orden, la estructura y la forma en todas las manifestaciones de la vida”.

1.2. El mecanismo de Turing

Alan Turing, en su trabajo *The chemical basis of morphogenesis*, ubicándose en la postura de Thompson —autor a quien leyó en su infancia— propone un mecanismo morfogenético, que con el tiempo se convirtió en piedra angular en la modelación matemática de la emergencia de patrones en la naturaleza. Centra su atención en dos procesos básicos: la reacción química de sustancias (a las que llama morfógenos) y la difusión de éstas por el tejido. El mecanismo morfogenético de Turing se origina de un estado de concentración de los morfógenos que es estacionario (no cambia con el tiempo) y es homogéneo (no varía en el espacio), y que es estable ante perturbaciones temporales, pero inestable ante perturbaciones espaciotemporales. Una vez que éste se dispara, habiendo transcurrido un tiempo “suficientemente grande”, culmina en la distribución espacial no homogénea de los morfógenos que es “ordenada”: ¡éste es un patrón de Turing! Con este enfoque se ha estudiado la emergencia de patrones en sistemas químicos, biológicos y físicos; por ejemplo un sistema para describir los patrones de coloración en la concha de un molusco. En la figura 1.1 se ven dos fotos: de un molusco real y de uno obtenido por medio de simulaciones numéricas de un sistema de Turing (véase [40]).



Figura 1.1: Molusco *Amoria Elliotti*. A la izquierda el molusco real y a la derecha se muestra la simulación numérica obtenida basándose en un sistema activador-sustrado tipo Turing (véase [40]).

1.3. Reacción-difusión-quimiotaxis: Otro mecanismo morfogénico

Gran variedad de organismos se mueven en respuesta a diferentes estímulos ambientales (luz, sustancias químicas, etc.) o por cuestiones de comportamiento (apareamiento, conductas gregarias). En caso de que, como resultado del movimiento de los individuos, éstos se agrupan, es frecuente que el conglomerado exhiba diversas geometrías, resultado de un efecto cooperativo en el que participan todos los miembros de la población.

Por ejemplo, las colonias de la bacteria *Bacillus subtilis*, dependiendo de la concentración de alimento y del sustrato en el que se realice el cultivo, pueden formar patrones espaciales con diferentes geometrías, entre los que se incluyen algunos con morfología tipo montículos circulares, enjambres que forman ondas surcadas y otros con estructura fractal ramificada (figura 1.2).

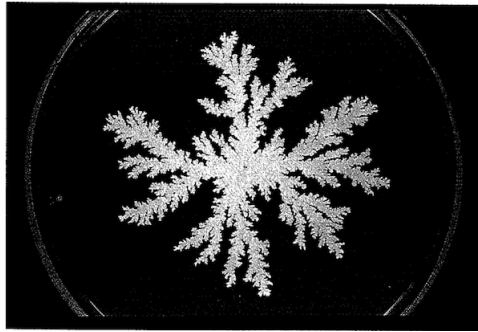


Figura 1.2: Patrón espacial fractal ramificado (dendritas) de colonias de la bacteria *Bacillus subtilis* (véase [39]).

1.3.1. La quimiotaxis en la *Dictyostelium discoideum*

Hay organismos que emiten una sustancia química que es percibida por otros individuos de su misma especie y que los atrae hacia el sitio en que se emite, ésta es la base del proceso llamado *quimiotaxis*. La amiba *Dictyostelium discoideum* es particularmente interesante.

La *Dictyostelium* es un moho que vive en suelos fangosos, y durante su ciclo de vida lleva a cabo una serie de procesos fundamentales, como agrega-

1.3. Reacción-difusión-quimiotaxis: Otro mecanismo morfogénico

ción, adhesión, migración, etc. El ciclo de vida de esta amiba se ilustra en la figura 1.3.

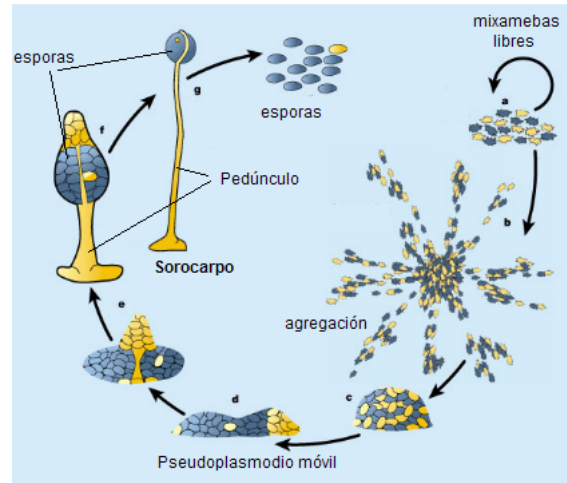


Figura 1.3: Ciclo de la vida de la amiba *Dictyostelium discoideum*. En escasez de alimento usa un ciclo de vida alternativo con etapas de: agregación, adhesión, desarrollo, diferenciación, amontonamiento, babosa, culminante, migración, tallo y cuerpo fructífero, nueva amiba.

En condiciones favorables, la espora germinará y dará origen a una amiba. La escasez de nutrientes origina cambios, tanto en cada individuo como en el conglomerado. Si el alimento escasea, se inicia un proceso de agregación de estos organismos hacia sitios con características particulares. Inmediatamente después de la agregación, se forma una masa babosa compuesta de muchas células, que se dirige hacia lugares con más luz y humedad. Una vez que este movimiento cesa, a partir del cuerpo baboso se forma un tallo muy delgado coronado por una capucha, que contiene esporas. Si una de éstas se coloca en un medio favorable, germinará, repitiéndose el ciclo.

Durante mucho tiempo se conjeturó que la agregación de *Dictyostelium* se debía a la quimiotaxis, pero no se conocía la sustancia quimioatrayente. Hoy ha sido identificada: es el monofosfato de adenosina cíclico (cAMP). Algunas células pioneras liberan periódicamente cAMP, que es detectado por las amibas cercanas, éstas siguen la estela correspondiente hacia los lugares en los que se emite más cAMP. En respuesta al estímulo, la amiba se mueve cierto tiempo y después permanece quieta algunos minutos, para iniciar de

1.3. Reacción-difusión-quimiotaxis: Otro mecanismo morfogénico

nueva cuenta el movimiento. Así, ciclos repetidos de movimiento y pausa llevan a la amiba al sitio desde el que surge la mayor cantidad de cAMP. Se trata de verdaderas ondas de concentración de amibas, que viajan desde sitios alejados hacia el centro emisor del quimioatrayente. En la figura 1.4 aparece una secuencia de formaciones espaciales de *Dictyostelium*.

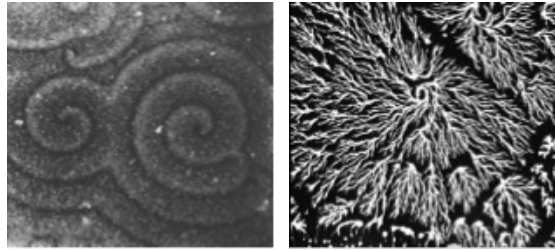


Figura 1.4: Patrones espaciales en el movimiento de colonias de las amibas *Dictyostelium discoideum*. De espirales que rotan a patrones ramificados.

1.3.2. Patrones en organismos: serpientes

Las células precursoras del pigmento de las serpientes, cromatoblastos, migran de la cresta neural durante el desarrollo embrionario y se distribuyen en la dermis. Diversas interacciones pueden dar lugar tanto a células pigmentadas como a células no pigmentadas, produciendo franjas o motas. Murray y Myerscough (véase [46]) propusieron que la concentración de cromatoblastos se regula debido a que éstos, además de producir la sustancia quimioatrayente, también responden a ella.

Las simulaciones numéricas realizadas usando un sistema de reacción-difusión-quimiotaxis, reprodujeron una gama de patrones que van desde bandas longitudinales, franjas transversales, rombos, motas, hasta otros más complejos que nos recuerdan a algunas serpientes de aspecto muy vistoso. Véase la figura 1.5.



Figura 1.5: Distintos patrones de coloración en serpientes, obtenidos mediante simulaciones numéricas realizadas por Murray y Myerscough (véase [46]).

1.4. Patrones de vegetación en zonas semiáridas

Pasemos ahora al nivel de los paisajes en la naturaleza. En éstos la vegetación no se distribuye en el espacio al azar, sino que forma patrones regulares. Un ejemplo son los patrones bandeados que forman los macollos del pasto *Hilaria mutica*, en el desierto de Mapimí, Durango, en el norte de México.

En la última década se han usado ecuaciones de tipo reacción-difusión-advección para describir la interacción entre la masa de vegetación y el agua disponible (que proviene de la lluvia) que hace posible la emergencia de patrones de vegetación en zonas semiáridas.



Figura 1.6: Patrones que se forman con los pastizales en zonas semiáridas.

1.5. La filotaxia de Fibonacci

La palabra filotaxia viene de las raíces griegas *phyllos*, hoja, y *taxis*, orden, por lo que podríamos decir que significa “el orden de las hojas”. En un sentido más general, este concepto podría aplicarse al orden en el que aparecen los brotes (ramas, hojas, pétalos, etc.) en las plantas.

Si uno observa la disposición que tienen las florecillas del girasol, se da cuenta de que forman arreglos cuya disposición espacial no es arbitraria: los surcos tienen la forma de espirales logarítmicas, y el número de estas curvas es grande. Unas abren a la izquierda, mientras que otras lo hacen a la derecha. Sin embargo, su número no es arbitrario: las que abren hacia la izquierda y las que lo hacen a la derecha son dos números consecutivos de la sucesión de Fibonacci clásica: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55... Desde temprana edad, este problema también atrajo la atención de Turing, y en la etapa final de su vida contribuyó de forma notable a su comprensión.

Para ello, usó tanto su propio enfoque como otro que, de forma sorprendente, conjunta a la botánica con la cristalografía, y que fue introducida por los hermanos Bravais. Ésta es la teoría de las retículas (véase [56]).

1.6. La filotaxia en cactáceas

La familia Cactaceae es originaria del continente americano, y agrupa a unas dos mil especies, que viven en climas desérticos o semidesérticos. México es el país con mayor riqueza de estas plantas.

La morfología de su tallo es una de las características que distingue a una especie de otra. Por ejemplo, en algunos cactus el tallo tiene forma de columna (con o sin ramificaciones); otros, como las biznagas, tienen un tallo prácticamente esférico. En éste, las “costillas” de las biznagas también exhiben una organización espacial de tipo espiral, como la mencionada antes, o surcos verticales. Aquí es muy importante el factor crecimiento, y el cambio en la curvatura de la superficie.

Aunque habría mucho más que decir, nos limitaremos a mencionar que aplicando las ideas de Turing en regiones que crecen y cambian su curvatura se obtienen simulaciones que semejan los patrones que surgen en la biznaga, estos resultados serán presentadas en la subsección 5.3.5 del capítulo 5. En ellas se observa que conforme el tiempo avanza se van definiendo más nítidamente las formaciones y dependiendo de la velocidad a la que la esfera

(biznaga) crece se determina el tipo de arreglo principal de los surcos, por ejemplo en espiral o verticalmente. En la figura 1.7 se ve una comparación entre una biznaga “adulta” y su correspondiente simulación numérica.



Figura 1.7: Comparación entre una biznaga, que aparece a la izquierda, y una simulación numérica, a la derecha, obtenida con un modelo de reacción-difusión en una esfera con crecimiento.

El presente trabajo está organizado como sigue: en el primer capítulo se da una introducción de patrones en la naturaleza, ya sea en seres vivos o inertes.

En el segundo capítulo se dan las definiciones básicas de bifurcación de Hopf, de Turing y se presenta el análisis para obtener una bifurcación de Turing-Hopf en el caso de dominios estáticos que nos servirá de contraste para el caso con crecimiento, que se aborda en el tercer capítulo.

En el cuarto capítulo hacemos la discretización de sistemas de reacción-difusión mediante el método de diferencias finitas para el Laplaciano y el método de Euler para la derivada respecto al tiempo.

En el quinto capítulo aplicamos la teoría desarrollada y verificamos que los sistemas de reacción-difusión del tipo FitzHugh-Nagumo satisfacen una bifurcación del tipo Turing-Hopf en el caso donde el dominio crece, así mismo se muestran simulaciones numéricas hechas con Matlab en donde se exhiben los patrones obtenidos. Aquí también se presentan avances de un trabajo en desarrollo, el cual versa sobre la filotaxia de la cactácea llamada biznaga, se trata de semejar mediante sistemas de reacción-difusión, del tipo FitzHugh-Nagumo en dominios con crecimiento, el arreglo de los surcos que presenta la biznaga, esto se logra al variar la tasa de crecimiento.

Finalmente en el capítulo seis se dan avances sobre el trabajo en proceso que se refiere a la obtención de una aproximación a la solución de un sistema

de difusión del calor mediante expansión asintótica usando el método de Laplace, aquí la idea es interpretar las concentraciones de los morfógenos como picos, de tal forma que el sistema completo sea el resultado de la suma de la aportación que da cada uno de estos picos. Estos resultados no fueron aplicados en la obtención de los patrones de Turing y Turing-Hopf, sin embargo son presentados como parte de las investigaciones realizadas en el transcurso de este trabajo y considerando que pueden ser de utilidad para el lector.

Capítulo 2

Modelos matemáticos de morfogénesis en dominios estáticos

En muchos modelos de sistemas de reacción-difusión en diversas aplicaciones la comprensión del comportamiento de las soluciones se basa en la aparición de patrones. Estos patrones en variadas ocasiones resultan de la interacción de estructuras coherentes: frentes, ondas viajeras, soluciones que exhiben concentraciones, ondas espirales, etc.

La motivación fundamental de este trabajo es determinar la dinámica espacio-temporal de sistemas biológicos usando modelos de reacción-difusión: Bifurcaciones de Turing-Hopf e inestabilidades generadas por difusión en dominios que crecen.

En el artículo *The Chemical Basis of Morphogenesis* (véase [59]), Turing propuso un mecanismo morfogenético. Éste se basa en la ocurrencia simultánea de dos procesos físico-químicos: la reacción de dos sustancias (a las que llamó morfógenos) y la difusión de ellas por el tejido. Así, dándose ambos procesos y escogiendo “adecuadamente” los parámetros (en el espacio de Turing) cinéticos y de difusión, se da origen —para tiempos grandes— a una distribución espacial de los morfógenos perfectamente discernibles: esos son los patrones de Turing.

Considerando que la difusión tiende a homogeneizar, este proceso no es suficiente para describir la emergencia de patrones, por ello la suya, al incorporar ambos procesos (reacción y difusión), fue una propuesta novedosa. Dicho en forma resumida, un patrón de Turing se origina de un estado (en el

espacio de las concentraciones) homogéneo y estacionario que es estable en ausencia de difusión, pero inestable cuando ésta está presente.

Aunque durante algunos años este trabajo de Turing permaneció un tanto abandonado, en las últimas cuatro décadas —además de ser muy citado en la literatura— ha sido punto de partida para hacer extensiones a su propuesta original a fin de incorporar otros factores que influyen de forma determinante en la selección de patrones en sistemas biológicos y que — en la versión original — no fueron considerados.

Por otro lado, una de las formas en las que aparece un comportamiento periódico aislado (ciclo límite) en sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias autónomos planos al variar un parámetro, es la *bifurcación de Hopf*. Si a un sistema de este tipo que describe la cinética de dos sustancias, se le añaden términos difusivos que satisfacen la ley de Fick, el sistema de reacción-difusión resultante puede exhibir patrones espaciales que sean oscilantes en tiempo.

Ahora bien, hay sistemas de reacción-difusión en los cuales existen valores de los parámetros para los que ambas conductas espacio-temporales ocurren: los patrones de Turing y los patrones oscilatorios, en tiempo, originados por la bifurcación de Hopf.

En esta línea de la bifurcación de Turing-Hopf, se ha mostrado que la bifurcación de Turing cerca de una bifurcación de Hopf en una región muy pequeña del espacio de parámetros en sistemas de reacción-difusión puede producir patrones espacio-temporales complejos en 1 y 2 dimensiones (ver [55]); por ejemplo en sistemas depredador-presa generalizados (ver [8], [65]). Mientras que estos sistemas en el caso discreto aplicados a la dinámica de poblaciones en un hábitat fragmentado es analizado por Rodrigues *et al* (ver [54]), encontrando que patrones estacionarios asintóticamente aparecen como una transición repentina entre dos patrones.

También en dimensión 1 se ha verificado que el modo mixto Turing-Hopf conduce a la transición de turbulencia débil y defectuosa (ver [18]) siendo ésta continua o histéresis, dependiendo del valor de los parámetros.

Además, se ha visto que si las inestabilidades pueden romper la simetría espacial y temporal, esto conlleva a la formación de patrones, incluyendo picos subarmónicos. Estos comportamientos son genéricos cerca de bifurcaciones de Turing-Hopf (ver [42]). De igual forma, en sistemas químicos se han estudiado patrones espacialmente extendidos forzando soluciones tiempo-periódicas cerca de una bifurcación Turing-Hopf, haciendo análisis en su forma normal basado en simetría, predicen y clasifican los comportamientos haciendo

perturbación a la amplitud (ver [58]).

Métodos analíticos han sido aplicados para el estudio de las estructuras en semiconductores en vecindades de una inestabilidad de Turing-Hopf, mostrando que las ecuaciones de la amplitud predicen la ausencia de modos mixtos, pero se tienen intervalos extendidos de biestabilidad entre estados de oscilación homogénea y patrones hexagonales de Turing (ver [30]).

Cuando se le hacen perturbaciones finitas a la amplitud se logran patrones espacio-temporales que semejan experimentos de un gel reactor (ver [50]).

Se puede especular que la interacción de inestabilidades espaciales y temporales en sistemas de Turing puede dar ideas sobre patrones temporales en la piel de animales (ver [34]).

Se muestra que la existencia de inestabilidades de Turing no son ni necesarias ni suficientes para la existencia de soluciones tipo Turing, además que los patrones de Turing puede existir en ambos lados de la bifurcación de Hopf, y dependiendo de las condiciones iniciales, soluciones periódicas y estables pueden coexistir (ver [20]). También se han encontrado patrones oscilantes en regiones donde el análisis lineal predice sólo inestabilidad de Turing y no de Hopf (ver [35]).

Se ha hecho un análisis asintótico de las soluciones ciclo límite, entonces expanden en modos normales asociados con las inestabilidades de Turing que provienen de soluciones periódicas debido al ciclo límite como consecuencia de una bifurcación de Hopf (ver [53]). También estudian su posible aplicación en la Biología y Química.

2.1. Bifurcación de Hopf

Denotando por $u(\vec{r}, t)$ y $v(\vec{r}, t)$ a la concentración de los reactivos en el punto \vec{r} al tiempo t , con $(\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+$, siendo $\Omega \subset \mathbb{R}^2$, los sistemas de reacción-difusión lineales en la difusión y no lineales en la parte reactiva, mediante un reescalamiento apropiado, pueden llevarse a la forma general

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta u + f(u, v; c), \\ v_t &= d\Delta v + g(u, v; c), \end{aligned} \tag{2.1}$$

donde $d = D_v/D_u$ siendo D_u y D_v los coeficientes respectivos de difusión, c es un parámetro cinético y Δ el operador Laplaciano en dos dimensiones.

Al agregarle las condiciones iniciales y de frontera, completamos el problema matemático por estudiar. En nuestro caso usamos condiciones de frontera de Neumann homogéneas, i.e.,

$$(\mathbf{n} \cdot \nabla) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = 0 \quad \text{en } \partial\Omega, \quad (2.2)$$

donde $\partial\Omega$ es la frontera del dominio y \mathbf{n} es la normal unitaria exterior a la frontera; y como condiciones iniciales usamos una perturbación aleatoria de un estado estacionario y homogéneo, misma que no excederá $\pm 10\%$ de éste.

El análisis que conduce a establecer las condiciones suficientes para que del sistema (2.1) emerja un patrón espacial se inicia considerando el caso homogéneo descrito por el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u, v; c), \\ \dot{v} &= g(u, v; c), \end{aligned} \quad (2.3)$$

donde el punto sobre u y v denota la derivada respecto al tiempo de estas variables.

El sistema lineal que aproxima a (2.3) en el punto de equilibrio, (u_0, v_0) , lo define la matriz de Jacobi

$$J = J(u_0, v_0) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{bmatrix} \Big|_{(u_0, v_0)} = \begin{bmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{bmatrix}, \quad (2.4)$$

cuyos valores propios, λ_1 y λ_2 , son las raíces de su polinomio característico

$$\lambda^2 - \lambda \operatorname{tr} J + \det J, \quad (2.5)$$

es decir,

$$\lambda_{1,2} = \frac{\operatorname{tr} J \pm \sqrt{(\operatorname{tr} J)^2 - 4 \det J}}{2}, \quad (2.6)$$

donde $\operatorname{tr} J$ y $\det J$ son la traza y el determinante de la matriz de Jacobi J , respectivamente.

Con la finalidad de que los valores propios de $J(u_0, v_0)$ sean complejos, requerimos que tengan la forma

$$\lambda_1(c) = \alpha(c) + i\beta(c) \quad \text{y} \quad \lambda_2(c) = \bar{\lambda}_1(c),$$

lo cual ocurre siempre que

$$\{(\mathbf{tr}J)^2 - 4 \det J\} < 0, \quad (2.7)$$

y que para un valor crítico, c^* , de c su parte real, α , sea cero por lo que

$$\lambda_1(c^*), \lambda_2(c^*) = \pm i \beta(c^*), \quad \beta(c^*) \neq 0.$$

Según [22], necesitamos, además, que se cumpla la condición de transversalidad

$$\frac{d\alpha}{dc}(c^*) \neq 0, \quad (2.8)$$

ocurriendo que la parte real, $\alpha(c)$, de λ_1 y λ_2 cambie de signo para los valores de c en un intervalo centrado en c^* . Véase [22].

2.2. Bifurcación de Turing

Turing (1952) sugirió que, bajo ciertas condiciones, algunos químicos pueden reaccionar y difundirse en tal forma que produzcan estados estacionarios de patrones espaciales heterogéneos de concentración de químicos o morfógenos.

La idea de Turing es simple, pero profunda. Él dijo que, si en ausencia de difusión (efectivamente cuando los coeficientes de difusión $D_u = D_v = 0$), u y v tienden a un estado estacionario linealmente estable, entonces bajo ciertas condiciones, patrones espaciales inhomogéneos pueden involucrar inestabilidad de “difusión controlada” si $D_u \neq D_v$.

Un sistema de reacción-difusión exhibe inestabilidades de difusión controlada, algunas veces llamada inestabilidad de Turing, si el estado estacionario homogéneo es estable a pequeñas perturbaciones en la ausencia de difusión, pero inestable a pequeñas perturbaciones espacio-temporales cuando la difusión está presente.

Estamos interesados en que haya estabilidad lineal en ausencia de difusión e inestabilidad cuando está presente. Por lo tanto, para que el sistema sin variación espacial (2.3) satisfaga tal condición se requiere que $\text{Re } \lambda < 0$. Por (2.4), (2.5) y (2.6) esto se logra si

$$\mathbf{tr}J = f_u + g_v < 0 \quad \text{y} \quad |J| = f_u g_v - f_v g_u > 0. \quad (2.9)$$

Ahora consideremos el sistema completo (2.1) linealizado alrededor de (u_0, v_0) sujeto a las condiciones de frontera (2.2) y a condiciones iniciales

$$w_t = Jw + D\Delta w,$$

donde

$$w = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}.$$

Requerimos que los valores propios de $J - D\kappa^2$, los cuales son las raíces del polinomio característico $|\lambda I - J + D\kappa^2| = 0$, sean inestables, lo que implica que la parte real de estos valores propios sea positiva, sujetos a las condiciones (2.9).

En resumen, de acuerdo con Murray [44], las condiciones suficientes para tener una bifurcación de Turing son:

$$\begin{aligned} \text{I. } (f_u + g_v < 0), \quad \text{II. } (f_u g_v - f_v g_u) > 0, \\ \text{III. } (df_u + g_v) > 0, \quad \text{IV. } [(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u)] > 0. \end{aligned} \tag{2.10}$$

2.3. Bifurcación de Turing-Hopf

Las inestabilidades de Turing-Hopf para sistemas de reacción-difusión dan patrones espacialmente inhomogéneos tiempo-periódicos de concentraciones químicas. Estas inestabilidades difusivas están generadas por el ciclo límite, las cuales eventualmente resultan en patrones inhomogéneos oscilatorios.

El estudio de las inestabilidades de Turing-Hopf es frecuentemente hecho determinando la región del espacio del parámetro en el cual las bifurcaciones e inestabilidades coexisten.

Para que se dé la bifurcación de Turing-Hopf, requerimos que se mantengan las condiciones **II-IV** anteriores y la condición **I** sea cambiada por **I'**: *los valores propios, (2.6), de la matriz de Jacobi satisfagan las condiciones para la bifurcación de Hopf y la traza $(f_u + g_v)$ cambie de signo, de negativo a positivo, al variar el parámetro de bifurcación de Hopf.*

Capítulo 3

Modelos matemáticos de morfogénesis en dominios con crecimiento

3.1. Efectos del crecimiento del dominio en la formación de patrones

A la fecha hay investigaciones de los efectos del crecimiento del dominio en la formación de patrones en modelos matemáticos. En particular los sistemas de reacción-difusión han tomado nuevamente importancia en el ámbito de la investigación de aplicaciones a la vida real buscando generar sucesiones de patrones consistentes con observaciones experimentales, hay ejemplos de formación de patrones biológicos donde un patrón cambia cualitativamente mientras que el dominio crece. Uno de los seres vivos donde podemos observar tales cambios es en el pez *Pomacanthus Imperator*.

Entre los estudios realizados en dominios que crecen encontramos los que tienen que ver con el tipo de crecimiento exponencial, lento e isotrópico en una dimensión consiguiendo una sucesión de patrones de doble frecuencia, lo cual incrementa la robustez para la selección de patrones, este estudio fue hecho por Crampin *et al.* (ver [15]). Ahora bien, si se considera la tasa de crecimiento suficientemente lenta el modo doble se rompe en la presencia de pequeñas perturbaciones de la dinámica, esto tiene implicaciones en su comportamiento y aumenta la fiabilidad de la selección del patrón (ver [5]). Si por otra parte se hacen perturbaciones al cociente de difusividad se consigue



Figura 3.1: Pez *Pomacanthus Imperator*

analizar la transición de patrones, de igual manera también como consecuencia de un tipo de simetría en el término de reacción es posible encontrar los modo triples. (ver [13]).

Jacobsen y Gjorgjieva, para el caso bidimensional, determinan las condiciones para que se dé una bifurcación de Turing en un dominio con crecimiento exponencial e isotrópico, en la esfera, lo que conduce a un sistema con coeficientes constantes (ver [27])¹. Las condiciones generalizadas requeridas para la existencia de patrones de Turing en dominios que crecen son estudiadas por Madzvamuse *et al* (ver [37]). Cabe señalar que cuando la función de crecimiento isotrópico es exponencial, las inecuaciones que son las condiciones para que se dé una bifurcación de Turing que aparecen en [37], se reducen a las que aparecen en [27] despreciando en estas últimas los términos de orden superior a uno en r .

De lo anterior podemos decir que los modelos de Turing con dominios crecientes generan sucesiones de patrones que rompen la simetría o que insertan picos de concentración, que son consistentes con experimentos. La transición de estos patrones ha sido estudiada en cuadrados considerando que un cuadrado de longitud l , con condiciones de frontera de Neumann puede ser encajado en un cuadrado de longitud $2l$ con condiciones de frontera periódicas (ver [12]), presentándose patrones que en un caso existen, mientras que en el otro no, y viceversa. Cuando el crecimiento del dominio no es uniforme y éste es sólo en algunas partes, da lugar a patrones que no se ven en el caso de crecimiento uniforme (ver [14]). Esto tiene aplicaciones para determinar la relación evolucionaria entre diferentes familias de moluscos así como con la

¹Salvo por los errores algebraicos que existen en el artículo de Jacobsen y Gjorgjieva [27], los cuales son fácilmente detectados y corregidos, de tal manera que se lleguen a las mismas 4 condiciones que aparece en Madzvamuse *et al.*[37] para que se dé la bifurcación de Turing.

sucesión espacio-temporal compleja de la generación del tejido de los dientes del cocodrilo.

Estudios sobre autoorganización se han hecho tanto estocásticamente, para controlar la longitud de cada compartimento discretizado (ver [63]); como donde los morfógenos regulan el crecimiento del dominio incorporando retardo en la retroalimentación entre señalización y crecimiento del dominio, como también en la expresión del gen (ver [57]).

Como es conocido, los patrones de Turing han servido para modelar la pigmentación de la piel de los animales, en particular para analizar la formación de rayas en el pez *Pomacanthus*, durante las etapas juvenil y adulta las que contemplan tamaño, número y orientación, requiere incorporar, por ejemplo, crecimiento y movimiento de la célula; observando que los modelos clásicos de Turing son limitados a causa de la sensibilidad de los patrones a los parámetros del modelo (ver [49]). Si el caso es estudiar desarrollo embrionario, u otro tipo de desarrollo, éste se dá en dominios espacialmente heterogéneos, así que se sugiere considerar que los parámetros del sistema pueden variar espacial y heterogéneamente, esto incrementa el intervalo y la complejidad de los posibles patrones, al mismo tiempo que se mejora la robustez de la selección del patrón (ver [48]).

En Plaza *et al.* [51], los autores proponen un marco teórico que incorpora el crecimiento del dominio en el que los morfógenos reaccionan y se difunden, así como la curvatura de éste. Esto con la finalidad de estudiar el efecto que ambos factores tienen en la selección de los patrones. En el mismo trabajo, Plaza *et al.* realizaron un conjunto de simulaciones numéricas considerando dominios con diferente geometría y constataron que los dos, crecimiento y curvatura, influyen de forma determinante en el tipo de patrones espaciales que surgen.

Según el artículo de Plaza *et al.*, tenemos que si una superficie, X , es parametrizada de la siguiente forma

$$X(\xi, \eta, t) = (x(\xi, \eta, t), y(\xi, \eta, t), z(\xi, \eta, t)),$$

y definiendo $h_1 = |X_\xi|$, $h_2 = |X_\eta|$, entonces el sistema (2.1) queda como

$$u_t = \frac{1}{h_1 h_2} \left[\left(\frac{h_2}{h_1} u_\xi \right)_\xi + \left(\frac{h_1}{h_2} u_\eta \right)_\eta \right] - \partial_t(\ln(h_1 h_2))u + f(u, v; c), \quad (3.1)$$

$$v_t = \frac{d}{h_1 h_2} \left[\left(\frac{h_2}{h_1} v_\xi \right)_\xi + \left(\frac{h_1}{h_2} v_\eta \right)_\eta \right] - \partial_t(\ln(h_1 h_2))v + g(u, v; c).$$

Este sistema ya incorpora el efecto del crecimiento y de la curvatura del dominio. Tomando el crecimiento isotrópico, el sistema (3.1) toma la forma

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta_s u - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} u + f(u, v; c), \\ v_t &= \Delta_s v - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} v + g(u, v; c), \end{aligned} \quad (3.2)$$

donde $\Delta_s = \frac{1}{h_1 h_2} \left[\left(\frac{h_2}{h_1} \partial_\xi \right)_\xi + \left(\frac{h_1}{h_2} \partial_\eta \right)_\eta \right]$ es el operador de Laplace-Beltrami.

3.2. Condiciones para la bifurcación de Hopf

Por cuestiones de simplicidad en los cálculos, consideremos como función de crecimiento isotrópico (véase [51]) a la función $\rho(t) = e^{kt}$. En efecto, suponer esta función de crecimiento, dada la forma como ésta entra en los penúltimos términos de (3.2), ello permite con sólo redefinir la parte cinética como

$$\begin{aligned} \tilde{f}(u, v; c) &= f(u, v; c) - 2ku, \\ \tilde{g}(u, v; c) &= g(u, v; c) - 2kv \end{aligned} \quad (3.3)$$

simplificar los cálculos.

Luego, para obtener las condiciones a fin de que ocurra la bifurcación de Hopf, obtengamos los valores propios de la matriz de Jacobi

$$J(u_0, v_0) = \left[\begin{array}{cc} \frac{\partial f}{\partial u} - 2k & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} - 2k \end{array} \right] \Big|_{(u_0, v_0)} = \left[\begin{array}{cc} f_u - 2k & f_v \\ g_u & g_v - 2k \end{array} \right], \quad (3.4)$$

los cuales son las raíces de su polinomio característico

$$\lambda^2 - \lambda[f_u + g_v - 4k] + (f_u g_v - f_v g_u) - 2k(f_u + g_v) + 4k^2, \quad (3.5)$$

es decir,

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 - 4\gamma}}{2}, \quad (3.6)$$

donde

$$\alpha = [f_u + g_v - 4k] \quad \text{y} \quad \gamma = (f_u g_v - f_v g_u) - 2k(f_u + g_v) + 4k^2.$$

Requerimos que los valores propios, λ_1 y λ_2 , de $J(u_0, v_0)$, tengan la forma

$$\lambda_{1,2}(c) = \frac{1}{2}\alpha(c) \pm \frac{1}{2}i\beta(c),$$

esto ocurre siempre y cuando se cumpla la desigualdad

$$\alpha^2 - 4\gamma = \left\{ [f_u + g_v - 4k]^2 - 4[(f_u g_v - f_v g_u) - 2k(f_u + g_v) + 4k^2] \right\} < 0, \quad (3.7)$$

y satisfagan que para un valor crítico (valor de bifurcación), c^* , de c , tengamos que $\frac{1}{2}\alpha$, la parte real de λ_1 y λ_2 , sea cero, de donde

$$\lambda(c^*) = \pm \frac{1}{2}i\beta(c^*), \quad \beta \neq 0;$$

al mismo tiempo es requerido que se cumpla la condición

$$\frac{1}{2} \frac{d\alpha}{dc}(c^*) \neq 0.$$

3.3. Condiciones para la bifurcación de Turing

En esta subsección determinamos las condiciones para que se dé la bifurcación de Turing en el sistema (3.1).

Ahora consideremos el sistema completo (3.2) con $\rho(t) = e^{kt}$ este se puede escribir como

$$\begin{aligned} u_t &= \frac{1}{\rho^2} \Delta_s u - 2ku + f(u, v), \\ v_t &= \frac{d}{\rho^2} \Delta_s v - 2kv + g(u, v). \end{aligned} \quad (3.8)$$

3.3. Condiciones para la bifurcación de Turing

Requerimos que el sistema sea estable en ausencia de la difusión, es decir, que los valores propios de la matriz de Jacobi (3.4) tengan parte real negativa, los cuales son las raíces del polinomio característico (3.5). Esto se logra cuando

$$\alpha = [f_u + g_v - 4k] < 0, \quad (3.9)$$

$$\gamma = (f_u g_v - f_v g_u) - 2k(f_u + g_v) + 4k^2 > 0. \quad (3.10)$$

Al linealizar (3.8) alrededor del punto singular, (u_0, v_0) , se puede llevar a la forma

$$W_t = AW + D\Delta W - 2kW,$$

donde

$$W = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad D = e^{-2kt} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}.$$

Si consideramos soluciones espacialmente inhomogéneas de la forma

$$W(x, t) = \sum_l c_l e^{\lambda t} W_l(x),$$

entonces tenemos

$$\lambda W_l = AW_l - D l^2 W_l - 2kW_l.$$

Para tener soluciones no triviales W_l , se requiere que λ sea solución de

$$\det(\lambda I - A + D l^2 + 2kI) = 0,$$

es decir,

$$\begin{vmatrix} \lambda - f_u + e^{-2kt} l^2 + 2k & -f_v \\ -g_u & \lambda - g_v + d e^{-2kt} l^2 + 2k \end{vmatrix} = 0,$$

lo que implica,

$$\lambda^2 + [e^{-kt} l^2 (1 + d) - (f_u + g_v) + 4k] \lambda + H(l^2) = 0, \quad (3.11)$$

donde

$$H(l^2) = de^{-4kt}(l^2)^2 - e^{-2kt}[(df_u + g_v) - 2k(1+d)]l^2 + |A| - 2k(f_u + g_v) + 4k^2,$$

y $|A| = f_u g_v - f_v g_u$.

Al considerar el sistema con difusión requerimos que al menos una de las raíces del polinomio característico (3.11) tengan parte real positiva, es decir, el sistema sea inestable. Para lograr esto se requiere que se cumpla una de las siguientes condiciones

$$[e^{-kt}l^2(1+d) - (f_u + g_v) + 4k] < 0, \quad (3.12)$$

$$H(l^2) < 0, \quad (3.13)$$

por la condición (3.9) impuesta anteriormente, la inecuación (3.12) no puede ser, por lo tanto debemos pedir que $H(l^2) < 0$, a consecuencia de (3.10) esto se satisface si se cumple que

$$[(df_u + g_v) - 2k(1+d)] > 0, \quad (3.14)$$

i. e., se requiere que el mínimo de $H(l^2)$ sea negativo para lograr la inestabilidad controlada (inestabilidad de Turing).

Tomando la derivada con respecto a l^2

$$H' = 2de^{-4kt}l^2 + e^{-2kt}[-(df_u + g_v) + 2k(1+d)].$$

Buscando que $H' = 0$ obtenemos

$$l^2 = l_m^2 = -\frac{[-(df_u + g_v) + 2k(1+d)]e^{2kt}}{2d}.$$

Y como $H'' = 2de^{-4kt} > 0$, entonces H tiene un mínimo en l_m^2 .

$$H(l_m^2) = H_{\min} =$$

$$-\frac{[-(df_u + g_v) + 2k(1+d)]^2}{4d} + f_u g_v - f_v g_u - 2k(f_u + g_v) + 4k^2.$$

Al imponer que $H_{\min} < 0$ requerimos que

$$-[(df_u + g_v) - 2k(1+d)]^2 + 4d[f_u g_v - f_v g_u - 2k(f_u + g_v) + 4k^2] < 0. \quad (3.15)$$

Ahora, escribimos l_m^2 de acuerdo a nuestro problema

$$\begin{aligned}
 l_m^2 &= \frac{e^{2kt}}{2d} [(df_u + g_v) - 2k(1 + d)] \\
 &= \frac{e^{2kt}}{2d} \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 2k(1 + d) \right] \\
 &= \frac{e^{2kt}}{2dc} [dc^2(1 - u_0^2) - b - 2kc(1 + d)]. \quad (3.16)
 \end{aligned}$$

Dado que estamos interesados en los intervalos de modos inestables, $l_1^2 < l^2 < l_2^2$, éstos están dados por las raíces de la ecuación para H

$$\begin{aligned}
 l_{1,2}^2 &= \frac{e^{2kt}}{2d} [df_u + g_v - 2k(1 + d)] \\
 &\quad \pm \frac{e^{2kt}}{2d} \sqrt{[df_u + g_v - 2k(1 + d)]^2 - 4d[|A| - 2k(f_u + g_v) + 4\mathbf{k}^2]} \\
 &= \frac{e^{2kt}}{2d} \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 2k(1 + d) \right] \pm \frac{e^{2kt}}{2d} \left\{ \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 2k(1 + d) \right]^2 \right. \\
 &\quad \left. - 4d \left[1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} \right] \right\}^{1/2}. \quad (3.17)
 \end{aligned}$$

El valor crítico de l^2 está dado por

$$\begin{aligned}
 l_c^2 &= e^{2kt} \left[\frac{f_u g_v - f_v g_u - 2k(f_u + g_v) + 4\mathbf{k}^2}{d} \right]^{1/2} \\
 &= e^{2kt} \left[\frac{c - c(1 - u_0^2)(b + 2kc) + 2bk + 4\mathbf{c}\mathbf{k}^2}{dc} \right]^{1/2}. \quad (3.18)
 \end{aligned}$$

En resumen, de acuerdo con Gjorgjieva y Jacobsen (véase [27]) y Madzvamuse *et al.* (véase [37]) para que se dé la bifurcación de Turing, se requiere que se satisfagan las siguientes desigualdades,

$$(f_u + g_v) - 2h_* < 0, \quad (3.19)$$

$$(f_u g_v - f_v g_u) - h_*(f_u + g_v) > 0, \quad (3.20)$$

$$(df_u + g_v) - h_*(1 + d) > 0, \quad (3.21)$$

$$[(df_u + g_v) - h_*(1 + d)]^2 - 4d[(f_u g_v - f_v g_u) - h_*(f_u + g_v)] > 0, \quad (3.22)$$

donde $h_* = 2k$.

Cabe mencionar que en Madzvamuse *et al.* los términos de orden mayor que uno, en k^2 , son despreciados.

3.4. Condiciones para la bifurcación de Turing-Hopf

Ahora bien, para tener una bifurcación de Turing-Hopf, las condiciones estarán restringidas por aquellas requeridas para que se dé la bifurcación de Hopf.

Al igual que en el caso sin crecimiento, requerimos cambiar la condición (3.19) pidiendo que los valores propios de la matriz de Jacobi satisfagan las condiciones para la bifurcación de Hopf y que la traza cambie de signo y lo haga exactamente de negativo a positivo, cuando es variado el parámetro de bifurcación de Hopf, mientras que el resto de las condiciones, (3.20), (3.21) y (3.22) se siguen manteniendo.

Capítulo 4

Métodos numéricos

Con el fin de realizar las simulaciones numéricas discretizamos el dominio mediante una malla rectangular y utilizamos diferencias finitas para aproximar tanto el Laplaciano como las derivadas, respecto al tiempo, que aparecen en el sistema (3.2). Hecho esto, llegamos a un sistema de ecuaciones algebraicas en la concentración de los morfógenos en cada vértice de la malla y en cada instante (véase [51]).

Aproximaciones de Taylor a tercer orden en la primera variable conducen a

$$u(i+1, j) = u(i, j) + (\delta x) \frac{\partial}{\partial x} u(i, j) + \frac{(\delta x)^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(i, j) + \frac{(\delta x)^3}{6} \frac{\partial^3}{\partial x^3} u(i, j) + \mathcal{R}, \quad (4.1)$$

$$u(i-1, j) = u(i, j) - (\delta x) \frac{\partial}{\partial x} u(i, j) + \frac{(\delta x)^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(i, j) - \frac{(\delta x)^3}{6} \frac{\partial^3}{\partial x^3} u(i, j) + \mathcal{R}, \quad (4.2)$$

restando (4.2) de (4.1), resolviendo para ∂u , eliminando derivadas de orden tres y los residuos obtenemos para x y análogamente para y

$$\frac{\partial}{\partial x} u(i, j) = \frac{1}{2\delta x} [u(i+1, j) - u(i-1, j)],$$

$$\frac{\partial}{\partial y} u(i, j) = \frac{1}{2\delta y} [u(i, j+1) - u(i, j-1)].$$

Sumando (4.2) y (4.1), resolviendo para $\partial^2 u$ y eliminando residuos obte-

nemos, para la segunda derivada,

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2}{\partial x^2}u(i, j) &= \frac{1}{(\delta x)^2}[u(i+1, j) - 2u(i, j) + u(i-1, j)], \\ \frac{\partial^2}{\partial y^2}u(i, j) &= \frac{1}{(\delta y)^2}[u(i, j+1) - 2u(i, j) + u(i, j-1)],\end{aligned}$$

de donde

$$\Delta u(i, j, l+1) \approx \frac{u(i+1, j, l) + u(i-1, j, l) - 2u(i, j, l)}{(\delta x)^2} + \frac{u(i, j+1, l) + u(i, j-1, l) - 2u(i, j, l)}{(\delta y)^2}.$$

Para la parte temporal aplicaremos el método de Euler hacia adelante, i.e.,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{u(i, j, l+1) - u(i, j, l)}{\delta t} + \mathcal{O}(\delta t).$$

Así, para un sistema de reacción-difusión en el caso sin crecimiento, una variación de las concentraciones es calculada con un incremento de tiempo discreto δt , la cual puede ser escrita como

$$\begin{aligned}u(i, j, l+1) &= u(i, j, l) + [\Delta u + f(u, v)] \delta t, \\ v(i, j, l+1) &= v(i, j, l) + [d\Delta v + g(u, v)] \delta t,\end{aligned}\tag{4.3}$$

con $1 \leq i \leq M$, $1 \leq j \leq N$ y $1 \leq l \leq L$.

Cuando el dominio está creciendo isotrópicamente el sistema (3.2) queda como

$$\begin{aligned}u(i, j, l+1) &= u(i, j, l) + \left[\frac{\delta_0}{h_1 h_2} \Delta u - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} u + f(u, v) \right] \delta t, \\ v(i, j, l+1) &= v(i, j, l) + \left[\frac{\delta_0 d}{h_1 h_2} \Delta v - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} v + g(u, v) \right] \delta t,\end{aligned}\tag{4.4}$$

con $1 \leq i \leq M$, $1 \leq j \leq N$ y $1 \leq l \leq L$. δ_0 es el tamaño inicial del dominio.

4.1. Fuente de errores y estabilidad

En los esquemas de diferencias finitas, hay dos tipos fundamentales de error: error de truncamiento en el espacio y discretizaciones. La implicación del error de truncamiento es que el esquema numérico resuelve un problema que no es exactamente el mismo que el problema que estamos tratando de resolver. La solución aproximada de nuestra EDP obtenida con el esquema numérico puede ser vista como la solución exacta de un problema diferente. Para caracterizar qué hace un esquema numérico, necesitamos abordar tres cuestiones fundamentales:

- 1. Consistencia:** Un esquema numérico se dice que es consistente si la representación en diferencia finita converge a la EDP que estamos tratando de resolver cuando el tamaño del paso del espacio y del tiempo tiende a cero. Cuando la discretización del espacio y la del tiempo son mantenidas por separado (como es en el caso general) la consistencia no parece ser relevante, pero tiene que ser verificada cuando ambas discretizaciones están mezcladas.
- 2. Estabilidad** Un esquema numérico se dice que es estable si la diferencia entre la solución numérica y la solución exacta permanece acotada cuando el número de pasos tiende a infinito.
- 3. Convergencia** Un esquema numérico se dice que converge si la diferencia entre la solución numérica a un punto fijo en el dominio de interés tiende a cero uniformemente cuando las discretizaciones en espacio y en tiempo tienden a cero (no necesariamente independientemente una de otra).

Observación 1 *El teorema de equivalencia de Lax liga ambos problemas: dado un problema de valor inicial lineal bien planteado y un esquema de diferencias finitas consistente, la estabilidad es el único requerimiento para la convergencia.*

El problema de la *exactitud* de un esquema no es muy relevante por sí mismo. Un esquema consistente se puede ir haciendo cada vez más exacto al decrementar el tamaño del paso del tiempo y del espacio. Lo que importa es el costo de la exactitud (esfuerzo de codificación, requerimiento de memoria y los requerimientos computacionales).

4.2. La condición CFL (Courant, Friedrichs, Lewy)

Una condición necesaria para que un esquema de diferencias finitas explícito, para un problema parabólico de ecuaciones diferenciales parciales, sea estable es que para cada punto de la malla el dominio de dependencia de la EDP debe estar en el dominio discreto de dependencia.

El problema de estabilidad aparece porque estamos usando aritmética de computadoras de precisión finita para resolver ecuaciones en diferencias, las cuales introducen errores de redondeo en la solución numérica. El sistema se dice estable si los errores de redondeo no se magnifican en cada iteración. Nos hacemos la siguiente pregunta ¿si un pequeño error es introducido en la solución, éste es magnificado por el método numérico o éste decae?

El método de Fourier está basado en descomponer la solución numérica en armónicos de Fourier en la malla espacial. Aunque este método no captura la influencia de las condiciones de frontera, éste es totalmente fácil para formular y usualmente bastante exacto para dar criterios de estabilidad prácticos.

Sea $u_{n,j}$ la solución aproximada en $x_n = x_0 + n\Delta x$ y $t_j = t_0 + j\Delta t$.

Podemos descomponer las soluciones en modos de Fourier en la malla:

$$u_{n,j} = \sum_m u_m(t_j) e^{ik_m(n\Delta x)},$$

donde $u_m(t_j)$ es la amplitud y k_m es el número de onda del modo m . Una simplificación más es que para ecuaciones lineales, los modos de Fourier son desacoplados, de tal forma que podemos considerar éstos individualmente.

Escribiendo la dependencia del tiempo de la amplitud en términos del factor de amplificación, $\xi(k)$ el cual es un número complejo que depende de k , $u_{n,j} = \xi^j(k) e^{ikn\Delta x}$. Si llegamos a que $|\xi(k)| > 1$ entonces éste es inestable.

Si para el esquema numérico

$$\begin{aligned} u(n, j+1) &= u(n, j) + d\Delta u \Delta t \\ &= u(n, j) + \frac{d\Delta t}{\Delta x^2} [u(n+1, j) - 2u(n, j) + u(n-1, j)] \end{aligned} \quad (4.5)$$

intentamos soluciones independientes de la forma

$$u_{n,j} = \xi^j(k) e^{ikn\Delta x},$$

sustituyendo en (4.5) llegamos a

$$\begin{aligned}\xi^j e^{ikn\Delta x} (\xi - 1) &= \frac{d\Delta t \xi^j}{\Delta x^2} e^{ikn\Delta x} (e^{ik\Delta x} + e^{-ik\Delta x} - 2) \\ \xi &= 1 + \frac{2\Delta t}{\Delta x^2} (\cos(k\Delta x) - 1) \\ &= 1 - \frac{4\Delta t}{\Delta x^2} \operatorname{sen}^2\left(\frac{k\Delta x}{2}\right),\end{aligned}$$

es decir,

$$\xi(k) = 1 - \frac{4D\Delta t}{(\Delta x)^2} \operatorname{sen}^2\left(\frac{k\Delta x}{2}\right),$$

de tal manera que el requerimiento $|\xi(k)| \leq 1$, conduce al criterio de estabilidad

$$\frac{2D\Delta t}{\Delta x^2} \leq 1,$$

lo que implica que el máximo tamaño de paso de tiempo permitido es el tiempo de difusión a través de una celda de ancho Δx . Ésta es la condición CFL.

Es importante señalar que esta condición implica grandes limitaciones sobre los procedimientos de cálculos. Por ejemplo, si deseamos analizar con gran detalle en espacio $\Delta x \ll 1$ implica que $\Delta t \ll 1$ de tal manera que un gran número de pasos será requerido hasta que algo interesante pase.

Para el caso bidimensional se proponen soluciones de la forma

$$u_{m,n,j} = \xi^j(k) e^{ikn\Delta x} e^{ikm\Delta x},$$

y llegamos a que al sustituir en (4.3)

$$\xi(k) = 1 - \frac{4D\Delta t}{(\Delta x)^2} \operatorname{sen}^2\left(\frac{k\Delta x}{2}\right) - \frac{4D\Delta t}{(\Delta y)^2} \operatorname{sen}^2\left(\frac{k\Delta y}{2}\right),$$

y la condición CFL llega a ser

$$\frac{2D\Delta t}{(\Delta x)^2} + \frac{2D\Delta t}{(\Delta y)^2} < 1.$$

4.3. Implementación de las condiciones de frontera de Neumann

Al igual que en [51]¹ en el Laplaciano aplicamos las condiciones de frontera de cero flujo

$$\Delta u = ar(i, j)[u(i + 1, j) - u(i, j)] + al(i, j)[u(i - 1, j) - u(i, j)] \\ + au(i, j)[u(i, j + 1) - u(i, j)] + ad(i, j)[u(i, j - 1) - u(i, j)],$$

donde

$$al = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 \\ 1 & \cdots & 1 \\ & \vdots & \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}; \quad ar = \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ & \vdots & \\ 1 & \cdots & 1 \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}; \\ au = \begin{pmatrix} 1 \cdots 1 & 0 \\ & \vdots \\ 1 \cdots 1 & 0 \end{pmatrix}; \quad ad = \begin{pmatrix} 0 & 1 & \cdots 1 \\ & & \vdots \\ 0 & 1 & \cdots 1 \end{pmatrix}.$$

¹Obsérvese que se corrigió el error tipográfico.

Capítulo 5

Sistemas tipo FitzHugh-Nagumo

Hemos hecho estudios sobre patrones de Turing-Hopf en dominios que crecen, habiendo obtenido resultados de esta clase de patrones en modelos del tipo FitzHugh-Nagumo en dominios crecientes como son el plano, el toro y la esfera.

Se presenta un análisis del modelo, primeramente en dominios fijos, con la finalidad de poder hacer posteriormente el contraste del tipo de patrones obtenidos, en dominios crecientes. Con tal fin, se presentan simulaciones numéricas, para darse una idea geométrica del tipo de patrones que emergen.

El contenido del capítulo fue estructurado como sigue. En la sección 1 se hace el análisis de un sistema de reacción-difusión con dos morfógenos en un dominio estático, esto con el fin de que nos sirva de comparación con el caso en el que se incluye el crecimiento del dominio, mismo que se aborda en la sección 2. En la tercera sección se presenta un juego de simulaciones numéricas a fin de tener una idea geométrica de las soluciones considerando el efecto del crecimiento.

Usando el programa Matlab para las simulaciones, los patrones oscilantes se encuentran con condiciones iniciales que son una perturbación aleatoria del punto de equilibrio positivo tomada de manera que, en ambas componentes, no se exceda de $\pm 10\%$ de éste y condiciones de frontera de Neumann.

Hemos seleccionado al par de funciones, f y g , correspondientes a la

cinética del sistema de FitzHugh - Nagumo,

$$\begin{aligned} f(u, v) &= c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z(t) \right), \\ g(u, v) &= -\frac{u - a + bv}{c}, \end{aligned} \tag{5.1}$$

donde a, b, c y d son parámetros cuyo valor es positivo. Mientras que $z(t)$ será tomada como el valor constante $z(t) = z_0 = -0.6$.

Por lo que (2.1) toma la forma

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta u + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z(t) \right), \\ v_t &= d\Delta v - \frac{u - a + bv}{c}. \end{aligned} \tag{5.2}$$

5.1. Caso sin crecimiento

5.1.1. Bifurcación de Hopf

En esta subsección se determinará si las condiciones requeridas para que el sistema (5.2) tenga una bifurcación de Hopf se satisfacen. Como antes lo mencionamos, c es el parámetro y estamos interesados en determinar el valor de éste en el que ocurre una bifurcación de Hopf. Con tal finalidad, por (2.3) y (5.2), tenemos el sistema sin difusión

$$\begin{aligned} \dot{u} &= c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z_0 \right), \\ \dot{v} &= -\frac{u - a + bv}{c}, \end{aligned} \tag{5.3}$$

cuyas ceroclinas son

$$v_1(u) = \frac{u^3}{3} - u - z_0, \quad v_2(u) = \frac{a - u}{b},$$

y los valores de u para los cuales $v_1(u) = v_2(u)$ satisfacen

$$\frac{u^3}{3} - u - z_0 = \frac{a - u}{b},$$

es decir,

$$\frac{u^3}{3} + u \left(\frac{1}{b} - 1 \right) - \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) = 0. \quad (5.4)$$

Al imponer las condiciones

$$0 < b < 1 \quad \text{y} \quad z_0 + \frac{a}{b} > 0, \quad (5.5)$$

y usar la regla de los signos de Descartes, se garantiza que (5.4) tenga una única raíz positiva u_0 y dos raíces complejas conjugadas. Así, como consecuencia, el sistema (5.3) tiene un único punto de equilibrio real positivo.

Entonces aplicando las fórmulas de Gerolamo Cardano (véase [1]), las raíces del polinomio (5.4) son

$$\begin{aligned} u_0 = & \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) + \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}} \\ & + \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) - \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}}, \end{aligned} \quad (5.6)$$

$$\begin{aligned} u_1 = & \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) + \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}} \left(-\frac{1}{2} + i \frac{\sqrt{3}}{2} \right) \\ & + \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) - \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}} \left(-\frac{1}{2} - i \frac{\sqrt{3}}{2} \right), \end{aligned} \quad (5.7)$$

$$u_2 = \bar{u}_1. \quad (5.8)$$

De donde, como $v_0 = (a - u_0)/b$,

$$\begin{aligned} v_0 = & \frac{a}{b} - \frac{\sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) + \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}}}{b} \\ & + \frac{\sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b} \right) - \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b} \right)^2 + 4 \left(\frac{1}{b} - 1 \right)^3}}}{b}. \end{aligned} \quad (5.9)$$

El sistema lineal que aproxima (5.3) en (u_0, v_0) lo define la matriz de Jacobi

$$J(u_0, v_0) = \begin{bmatrix} c(1 - u_0^2) & c \\ -\frac{1}{c} & -\frac{b}{c} \end{bmatrix},$$

cuyos valores propios, λ_1 y λ_2 , son las raíces de su polinomio característico

$$\lambda^2 - \lambda \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right] + 1 - b(1 - u_0^2), \quad (5.10)$$

es decir,

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \pm \sqrt{\left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right]^2 - 4[1 - b(1 - u_0^2)]}}{2}. \quad (5.11)$$

Requerimos que los valores propios de $J(u_0, v_0)$ tengan la forma

$$\lambda_1(c) = \alpha(c) + i\beta(c) \quad \text{y} \quad \lambda_2(c) = \bar{\lambda}_1(c),$$

lo cual ocurre siempre que

$$\left\{ \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right]^2 - 4[1 - b(1 - u_0^2)] \right\} < 0, \quad (5.12)$$

y que para un valor crítico, c^* , de c su parte real, α , sea cero por lo que

$$\lambda_1(c^*), \lambda_2(c^*) = \pm i\beta(c^*), \quad \beta(c^*) \neq 0.$$

En este caso, a partir de la forma explícita de λ_1 y λ_2 se tiene que el valor crítico de c , es

$$c^* = \sqrt{\frac{b}{1 - u_0^2}}.$$

A fin de que el valor de c^* esté definido en el conjunto de los números reales, es necesario que u_0 satisfaga $u_0^2 < 1$.

Según [22], necesitamos, además, que se cumpla la condición de transversalidad

$$\frac{d\alpha}{dc}(c^*) \neq 0,$$

lo cual, en este caso, es

$$\frac{d\alpha}{dc}(c^*) = \frac{1}{2} \left[(1 - u_0^2) + \frac{b}{c^2} \right] \Big|_{c=c^*} = (1 - u_0^2),$$

y como ya antes supusimos $u_0^2 < 1$, entonces dicha condición se satisface.

Requerimos, además, que la parte real, $\alpha(c)$, de λ_1 y λ_2 cambie de signo para los valores de c en un intervalo centrado en c^* . Véase [22].

La desigualdad (5.12) conduce a que c debe pertenecer a uno de los siguientes intervalos

$$\left(\frac{1 - \sqrt{1 - b(1 - u_0^2)}}{1 - u_0^2}, \frac{1 + \sqrt{1 - b(1 - u_0^2)}}{1 - u_0^2} \right), \left(\frac{-1 - \sqrt{1 - b(1 - u_0^2)}}{1 - u_0^2}, \frac{-1 + \sqrt{1 - b(1 - u_0^2)}}{1 - u_0^2} \right). \quad (5.13)$$

Igual que antes, para que c esté definida en los números reales, es necesario que se satisfaga $b(1 - u_0^2) < 1$.

Con la finalidad de encontrar el tipo de estabilidad del ciclo límite usaremos el criterio presentado en el libro de texto de Marsden y McCracken (véase [38]) el cual, resulta, venir de escribir la forma normal de los términos de orden superior del sistema (5.3) alrededor de (u_0, v_0) . Dado que $c = c^*$ la parte real $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) = \alpha(c^*) = 0$, esto se reduce a la investigación del signo del término

$$\begin{aligned} V'''(c^*) &= \frac{3\pi}{4\|\lambda_1(c^*)\|} (f_{uuu} + f_{uvv} + g_{uuv} + g_{vvv}) \\ &\quad + \frac{3\pi}{4\|\lambda_1(c^*)\|^2} [-f_{uv}(f_{uu} + f_{vv}) + g_{uv}(g_{uu} + g_{vv}) + (f_{uu}g_{uu} - f_{vv}g_{vv})], \end{aligned}$$

donde ''' sobre V denota la derivada de tercer orden con respecto de c y todas las derivadas de f y g son evaluadas en el punto de equilibrio (u_0, v_0) , para $c = c^*$. Para la cinética dada en (5.3) un cálculo directo da

$$\begin{bmatrix} f_u = c - cu^2, & f_v = c \\ f_{uu} = -2cu, & f_{vv} = 0 \\ f_{uuu} = -2c, & f_{vvv} = 0 \\ f_{uv} = 0, & f_{uvv} = 0 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad \begin{bmatrix} g_u = -1/c, & g_v = -b/c \\ g_{uu} = 0, & g_{vv} = 0 \\ g_{uuu} = 0, & g_{vvv} = 0 \\ g_{uv} = 0, & g_{uuv} = 0 \end{bmatrix}.$$

Entonces $V'''(c^*)$ se reduce a

$$V'''(c^*) = \frac{3\pi}{4\|\lambda_1(c^*)\|} (-2c^*) < 0.$$

Por lo tanto, uniendo todos los análisis previos y usando el criterio de estabilidad dado en la sección 4A en el libro de Marsden y McCracken, actualmente hemos probado el siguiente lema:

Lema 1 Si los parámetros, a, b y z_0 satisfacen las condiciones: (5.5), $0 < u_0 < 1$ y (5.12). Entonces para cada $c > c^*$ el sistema (5.3) tiene un ciclo límite estable el cual emerge de una bifurcación supercrítica de Hopf.

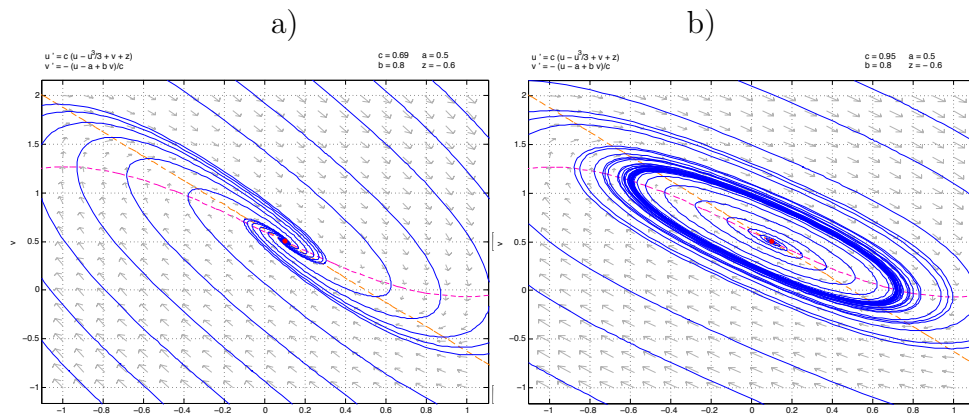


Figura 5.1: a) Atractor donde $c < c^*$, b) Ciclo límite donde $c^* < c$

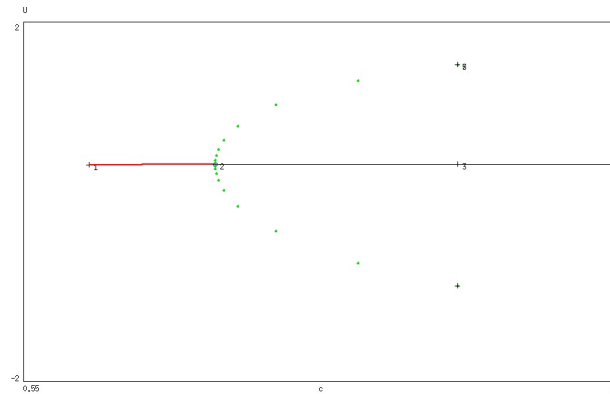


Figura 5.2: Diagrama de bifurcación obtenido mediante el software AUTO

Por (5.6), sabemos que u_0 depende de a, b y z_0 , fijando $z_0 = -0.6$ e imponiendo (5.5), en la figura 5.3 se observa la región en la que se cumple dicho requerimiento. Aquí las regiones que están determinadas por dichas condiciones son como sigue:

l_1 es la frontera de la región del primer cuadrante que está determinada por la condición $0 < z_0 + \frac{a}{b}$, la cual consiste de la porción a la derecha de l_1 .

l_2 es la frontera de la región del primer cuadrante que está determinada por la condición $0 < u_0 < 1$, con u_0 dado por (5.6), la cual consiste de la porción a la izquierda de l_2 .

Por lo tanto la región de interés donde se satisfacen ambas condiciones es la sombreada en color azul en la figura 5.3

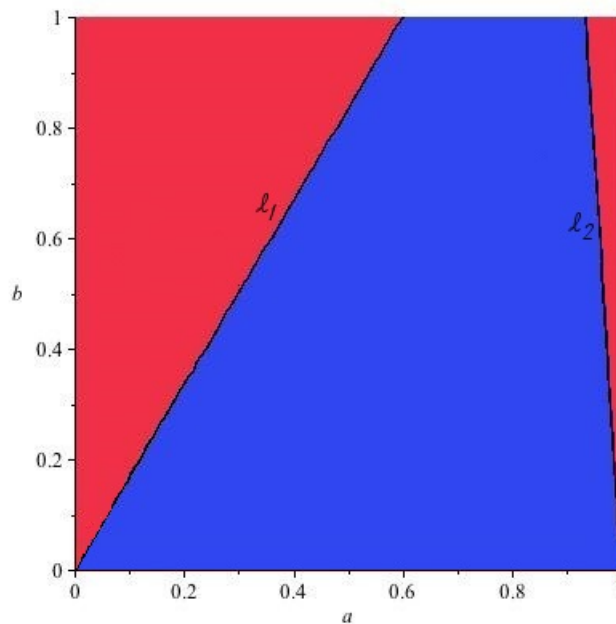


Figura 5.3: Región en el plano ab para la cual en el punto singular (u_0, v_0) , $0 < u_0 < 1$.

5.1.2. Bifurcación de Turing-Hopf

De (2.10), (5.2) y (5.12) las condiciones, **I'**, **II-IV**, escritas para el modelo que estamos estudiando, se traducen como sigue:

$$\begin{aligned} \text{I. } & \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right] < 0, & \text{II. } & [1 - b(1 - u_0^2)] > 0, \\ \text{III. } & \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right] > 0, & \text{IV. } & \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right]^2 - 4d [1 - b(1 - u_0^2)] > 0, \end{aligned}$$

respectivamente.

Las dos primeras se obtienen de calcular la traza y el determinante de la matriz $J(u_0, v_0)$. En efecto, por la condición **I'**

$$c < \sqrt{\frac{b}{(1 - u_0^2)}} = c^*; \quad (5.14)$$

mientras que, por la condición **II**, se tiene que $b(1 - u_0^2) < 1$, requerimiento que ya había sido impuesto en la subsección anterior. Ahora, de la condición **III** se sigue

$$1 < \frac{b}{c^2(1 - u_0^2)} = \left(\frac{c^*}{c} \right)^2 < d. \quad (5.15)$$

Finalmente, de la condición **IV** se tiene que d debe pertenecer al complemento del conjunto

$$\left[\frac{bu_0^2 - b + 2 - 2\sqrt{1 - b + bu_0^2}}{(1 - 2u_0^2 + u_0^4)c^2}, \frac{bu_0^2 - b + 2 + 2\sqrt{1 - b + bu_0^2}}{(1 - 2u_0^2 + u_0^4)c^2} \right]. \quad (5.16)$$

Por lo tanto, las regiones de los parámetros para que se cumpla la bifurcación del tipo Turing-Hopf están dadas por (5.13), (5.14), (5.15) y (5.16).

Ahora presentamos la región donde coexisten ambas bifurcaciones, la de Turing y la de Hopf, véase figura 5.4, aquí las líneas

l_1 corresponden a la condición para tener bifurcación de Hopf (5.12), esta región comprende la franja entre las líneas l_{1a} y l_{1b} .

l_2 está asociadas a la condición **i')** de Turing, $c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} < 0$, esta región es la franja entre el eje d y la línea l_2

l_3 es la que impone la condición **iii)** de Turing, $dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} > 0$, es la región comprendida de la línea l_3 hacia la derecha.

l_4 están asociadas a la condición **iv)** de Turing,

$$\left\{ \left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} \right]^2 - 4d(1 - b - bu^2) \right\} > 0.$$

Las dos regiones que comprende son: 1. entre el eje d y la línea l_{4a} . 2. la sección a la derecha de la línea l_{4b} .

Por lo tanto la región donde se dan las condiciones para tener una bifurcación de Turing-Hopf es la intersección de todas las regiones, la cual es la parte sombreada en azul.

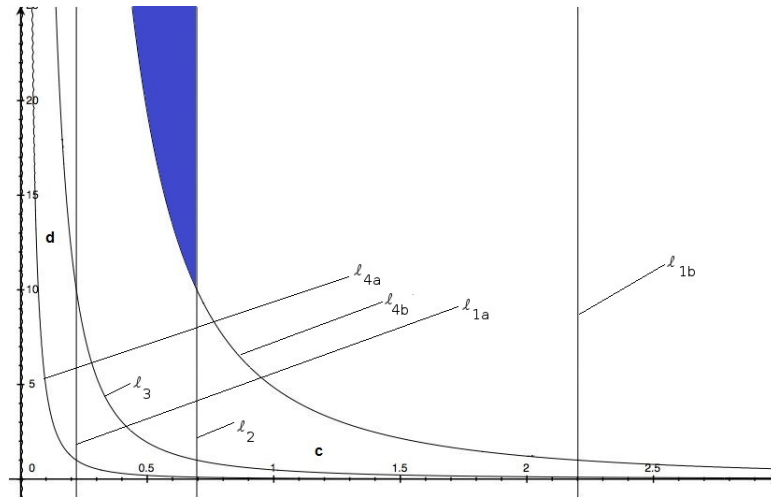


Figura 5.4: Región de la bifurcación Turing-Hopf.

5.2. Caso con crecimiento (exponencial)

Se considera como función de crecimiento isotrópico (véase [51]) a la función $\rho(t) = e^{kt}$. Así el sistema (5.2) usando (3.2), toma la forma

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta_s u - 2ku + f(u, v; c), \\ v_t &= \Delta_s v - 2kv + g(u, v; c), \end{aligned} \tag{5.17}$$

y por lo tanto (3.3) toma la forma

$$\begin{aligned}\tilde{f}(u, v; c) &= c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z(t) \right) - 2ku, \\ \tilde{g}(u, v; c) &= -\frac{u - a + bv}{c} - 2kv.\end{aligned}$$

5.2.1. Condiciones para la bifurcación de Hopf

En esta subsección determinamos las condiciones suficientes para que se dé la bifurcación de Hopf.

Luego, para obtener las condiciones a fin de que ocurra la bifurcación de Hopf, consideremos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{u} &= c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z_0 \right) - 2ku, \\ \dot{v} &= -\frac{u - a + bv}{c} - 2kv.\end{aligned}\tag{5.18}$$

Las ceroclinas de (5.18) son

$$v_1(u) = \frac{u^3}{3} + \left(\frac{2k}{c} - 1 \right) u - z_0, \quad v_2(u) = \frac{a - u}{b + 2kc},$$

y los valores de u para los cuales $v_1(u) = v_2(u)$ satisfacen

$$\frac{u^3}{3} + \left(\frac{2k}{c} - 1 \right) u - z_0 = \frac{a - u}{b + 2kc},$$

es decir,

$$\frac{u^3}{3} + u \left(\frac{2k}{c} - 1 + \frac{1}{b + 2kc} \right) - \left(z_0 + \frac{a}{b + 2kc} \right) = 0.\tag{5.19}$$

Al imponer las condiciones

$$\left(\frac{2k}{c} - 1 + \frac{1}{b + 2kc} \right) > 0 \quad \text{y} \quad \left(z_0 + \frac{a}{b + 2kc} \right) > 0,\tag{5.20}$$

y usar la regla de los signos de Descartes, se garantiza que (5.19) tenga una única raíz positiva u_0 y dos raíces complejas conjugadas así, como consecuencia, el sistema (5.18) tiene un único punto de equilibrio real positivo.

Entonces, al aplicar las fórmulas de Gerolamo Cardano, las raíces del polinomio (5.19) son

$$u_0 = A + B, \quad (5.21)$$

$$u_1 = A \left(-\frac{1}{2} + i\frac{\sqrt{3}}{2} \right) + B \left(-\frac{1}{2} - i\frac{\sqrt{3}}{2} \right), \quad (5.22)$$

$$u_2 = \bar{u}_1, \quad (5.23)$$

donde

$$A = \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b+2kc} \right) + \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b+2kc} \right)^2 + 4 \left(\frac{2k}{c} - 1 + \frac{1}{b+2kc} \right)^3}},$$

$$B = \sqrt[3]{\frac{3}{2} \left(z_0 + \frac{a}{b+2kc} \right) - \frac{1}{2} \sqrt{9 \left(z_0 + \frac{a}{b+2kc} \right)^2 + 4 \left(\frac{2k}{c} - 1 + \frac{1}{b+2kc} \right)^3}}.$$

De donde, como $v_0 = (a - u_0)/(b + 2kc)$,

$$v_0 = \frac{a}{b+2kc} - \frac{A+B}{b+2kc}. \quad (5.24)$$

El sistema lineal que aproxima (5.18) en (u_0, v_0) , por (3.4), lo define la matriz de Jacobi

$$J(u_0, v_0) = \begin{pmatrix} c(1 - u_0^2) - 2k & c \\ -\frac{1}{c} & -\frac{b}{c} - 2k \end{pmatrix}.$$

Obtengamos los valores propios de ésta, los cuales son las raíces de su polinomio característico, en este caso por, (3.5), obtenemos

$$\lambda^2 - \lambda \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 4k \right] + 1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} + 4k^2, \quad (5.25)$$

es decir,

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 - 4\gamma}}{2}, \quad (5.26)$$

donde

$$\alpha = \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 4k \right] \quad \text{y} \quad \gamma = 1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} + 4k^2.$$

Requerimos que los valores propios, λ_1 y λ_2 , de $J(u_0, v_0)$, tengan la forma

$$\lambda_{1,2}(c) = \frac{1}{2}\alpha(c) \pm \frac{1}{2}i\beta(c),$$

lo que ocurre siempre y cuando se cumpla la desigualdad

$$\left\{ \left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 4k \right]^2 - 4 \left[1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} + 4k^2 \right] \right\} < 0, \quad (5.27)$$

y satisfagan que para un valor crítico (valor de bifurcación), c^* , de c , tengamos que α la parte real de λ_1 y λ_2 sea cero. Es decir, para $c = c^*$, λ_1 y λ_2 deben tener la forma

$$\lambda(c^*) = \pm \frac{1}{2}i\beta(c^*), \quad \beta \neq 0.$$

Aquí, de la forma explícita de λ_1 y λ_2 en (5.26), se tiene que el valor crítico de c mencionado, es

$$c^* = \frac{2k + \sqrt{4k^2 + b(1 - u_0^2)}}{1 - u_0^2}. \quad (5.28)$$

A fin de que c^* sea un número real, se debe cumplir que:

$$4k^2 + b - bu_0^2 \geq 0 \quad \text{y} \quad u_0^2 \neq 1.$$

También es requerido, que se cumpla la condición

$$\frac{1}{2} \frac{d\alpha}{dc}(c^*) \neq 0,$$

la cual para el sistema en cuestión, toma la forma

$$\frac{d\alpha}{dc}(c^*) = \frac{1}{2} \left[1 - u_0^2 + \frac{b(1 - u_0^2)^2}{\left[2k + \sqrt{4k^2 + b(1 - u_0^2)} \right]^2} \right].$$

Por la condición impuesta a u_0 , ocurre que $\frac{d\alpha}{dc}(c^*) \neq 0$.

Con el fin de investigar la estabilidad del ciclo límite cuya existencia ya hemos probado, procederemos como lo hicimos en la sección 5.1.1. Para este objetivo, calcularemos las siguientes derivadas

$$\begin{bmatrix} \tilde{f}_u = c - cu^2 - 2k, & \tilde{f}_v = -c \\ \tilde{f}_{uu} = -2cu, & \tilde{f}_{vv} = 0 \\ \tilde{f}_{uuu} = -2c, & \tilde{f}_{vvv} = 0 \\ \tilde{f}_{uv} = 0, & \tilde{f}_{uvv} = 0 \end{bmatrix} \text{ y } \begin{bmatrix} \tilde{g}_u = -1/c, & \tilde{g}_v = -b/c - 2k \\ \tilde{g}_{uu} = 0, & \tilde{g}_{vv} = 0 \\ \tilde{g}_{uuu} = 0, & \tilde{g}_{vvv} = 0 \\ \tilde{g}_{uv} = 0, & \tilde{g}_{uvv} = 0 \end{bmatrix},$$

donde todas las derivadas son evaluadas en el punto de equilibrio (u_0, v_0) , para $c = c^*$. Por lo tanto, sustituyendo las derivadas anteriores en los términos correspondientes de $V'''(c^*)$, obtenemos

$$V'''(c^*) = \frac{3\pi}{4\|\lambda_1(c^*)\|}(-2c^*) < 0.$$

Por lo tanto rephraseando el lema 1, nuestra conclusión es: si los parámetros a, b, c, k y z_0 son tal que $0 < u_0 < 1$, entonces para cada $c > 0$ que satisfacen $c > c^*$, el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (5.18) tiene un ciclo límite estable que rodea el punto de equilibrio positivo (u_0, v_0) . Tal ciclo límite emerge de una bifurcación de Hopf supercrítica.

5.2.2. Condiciones para la bifurcación de Turing-Hopf

En esta subsección determinamos las condiciones suficientes para que la bifurcación de Turing-Hopf se dé en el sistema (5.42). De acuerdo con Gjorgjieva y Jacobsen [27] y Madzvamuse *et al.* [37], para que la bifurcación de Turing aparezca se requiere que se satisfagan las siguientes desigualdades, donde $h_* = 2k$:

$$(f_u + g_v) - 2h_* < 0, \quad (5.29)$$

$$(f_u g_v - f_v g_u) - h_*(f_u + g_v) > 0, \quad (5.30)$$

$$(df_u + g_v) - h_*(1 + d) > 0, \quad (5.31)$$

$$[(df_u + g_v) - h_*(1 + d)]^2 - 4d[(f_u g_v - f_v g_u) - h_*(f_u + g_v)] > 0, \quad (5.32)$$

Al igual que en el caso sin crecimiento, la «ruta» que seleccionamos para que ocurra la bifurcación de Turing-Hopf es variar el parámetro c , de manera que la parte real de los valores propios de la matriz de Jacobi del sistema

(5.18) cambie de signo y lo haga exactamente de negativo a positivo. Esto conduce a estudiar el comportamiento de (5.29) a medida que c cambia.

Al escribir cada una de estas condiciones para el sistema que se está estudiando y hacer algunos arreglos, las desigualdades (5.29) – (5.32) toman la siguiente forma

$$\left[c(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 4k \right] < 0, \quad (5.33)$$

$$\left[1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} \right] > 0, \quad (5.34)$$

$$\left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 2k(1 + d) \right] > 0, \quad (5.35)$$

$$\left[dc(1 - u_0^2) - \frac{b}{c} - 2k(1 + d) \right]^2 - 4d \left[1 - (1 - u_0^2)(b + 2kc) + \frac{2bk}{c} \right] > 0, \quad (5.36)$$

respectivamente. De las desigualdades (5.33) y (5.35) se tiene que los parámetros c y d deben satisfacer

$$c < c^* \quad \text{y} \quad d > \frac{b + 2kc}{c^2(1 - u_0^2) - 2kc}. \quad (5.37)$$

Una vez determinadas las condiciones suficientes para que ocurra la bifurcación de Turing-Hopf, procedemos a presentar unas simulaciones numéricas. Para esto consideramos dos casos particulares.

5.3. Ejemplos

Consideremos dos casos particulares del sistema (5.2) con $z_0 = -0.6$, $a = 0.5$, a saber $b = 0.4$ y $b = 0.8$, entonces tomaremos valores para c antes y después del valor crítico c^* . Verificaremos que, en ambos casos, se satisfacen las condiciones para que se dé una bifurcación de Turing, de Hopf y de Turing-Hopf.

Las aproximaciones a los valores de los parámetros, a las condiciones requeridas y a los intervalos son realizadas con el programa Maple.

Una vez que verifiquemos, numéricamente, que se cumplen las condiciones para tener las bifurcaciones de Hopf y de Turing-Hopf, procedemos a exhibir a través de juegos de simulaciones numéricas los patrones obtenidos. En el apéndice C mostramos otros juegos de simulaciones con diferente tamaño inicial del dominio, δ_0 , éste fue introducido en 4.4.

Observación 1 Cuando el valor de c es seleccionado de tal manera que $c^* < c$, la traza cambia de signo, ahora es positiva y estamos en la región donde existe el ciclo límite.

5.3.1. Sin crecimiento

En el caso sin crecimiento, con esta elección de parámetros se garantiza que el sistema (5.3) tenga un solo punto de equilibrio real positivo, dado que se satisfacen las desigualdades (5.5). El sistema (5.2) queda como

a) $b = 0.4$,

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta u + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v - 0.6 \right) \\ v_t &= d\Delta v - \frac{u - 0.5 + 0.4v}{c}. \end{aligned}$$

Los valores de u en el que las ceroclinas del sistema (5.3) se tocan son los que satisfacen al polinomio

$$\frac{u^3}{3} - u + 0.6 = \frac{0.5 - u}{0.4}, \quad \text{i.e.,} \quad \frac{u^3}{3} + 1.5u - 0.65 = 0.$$

El punto de equilibrio positivo del sistema homogéneo (5.3) se calcula de forma aproximada. El resultado es $(u_0, v_0) \approx (0.41720, 0.20701)$ y, por lo tanto al sustituir en (5.14), $c^* \approx 0.69591$.

Tomaremos para c los valores de $c = 0.68$ y $c = 0.8$.

Sustituyendo en (5.13), obtenemos los intervalos en los que c toma sus valores a fin de que exista la bifurcación de Hopf. Éstos son

$$(-2.20148, -0.21999), \quad (0.21999, 2.20148).$$

Dado que estamos interesados en valores de c positivos, tomamos el segundo intervalo.

Ahora bien, por las condiciones para que ocurra la bifurcación de Hopf y por la condición **I** para que se dé la bifurcación de Turing, se tiene

$$0.21999 < c < c^* = 0.69591.$$

Tomemos por ejemplo $c = 0.68$.

Utilizando (5.16) obtenemos los intervalos de variación de d en los que existe la bifurcación de Turing

$$(-\infty, 0.10466) \cup (10.48120, \infty).$$

Por (5.15), se debe cumplir que $d > \frac{b}{c^2(1-u_0^2)} = 1.04735$; en particular al tomar $d = 11$, se obtiene

$$\begin{aligned} (f_u + g_v) &= -0.02660 < 0, & (f_u g_v - f_v g_u) &= 0.66962 > 0, \\ (df_u + g_v) &= 5.58985 > 0 & [(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u)] &= 1.78305 > 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto, todas las condiciones se satisfacen para que ocurra la bifurcación de Turing-Hopf.

b) $b = 0.8$,

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta u + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v - 0.6 \right) \\ v_t &= d\Delta v - \frac{u - 0.5 + 0.8v}{c}. \end{aligned}$$

Los valores de u en el que las ceroclinas del sistema (5.3) se tocan son los que satisfacen al polinomio

$$\frac{u^3}{3} - u + 0.6 = \frac{0.5 - u}{0.8}, \quad \text{i.e.,} \quad \frac{u^3}{3} + 0.25u - 0.025 = 0.$$

El punto de equilibrio positivo del sistema homogéneo (5.3) se calcula de forma aproximada. El resultado es $(u_0, v_0) \approx (0.09871, 0.50160)$ y, por lo tanto al sustituir en (5.14), $c^* \approx 0.89881$.

Tomaremos para c los valores de $c = 0.89$ y $c = 1.5$.

Sustituyendo en (5.13), obtenemos los intervalos en los que c toma sus valores a fin de que exista la bifurcación de Hopf. Éstos son

$$(-1.47017, -0.54950), (0.54950, 1.47017).$$

Dado que estamos interesados en valores de c positivos, tomamos el segundo intervalo.

Ahora bien, por las condiciones para que ocurra la bifurcación de Hopf y por la condición **I** para que se dé la bifurcación de Turing, se tiene

$$0.54950 < c < c^* = 0.89881.$$

Tomemos por ejemplo $c = 0.89$.

Utilizando (5.16) obtenemos los intervalos de variación de d en los que existe la bifurcación de Turing

$$(-\infty, 0.38121) \cup (2.72870, \infty).$$

Por la segunda desigualdad de (5.37), se debe cumplir que $d > \frac{b}{c^2(1-u_0^2)} = 1.01991$; en particular al tomar $d = 3$, se obtiene

$$\begin{aligned} (f_u + g_v) &= -0.01755 < 0, & (f_u g_v - f_v g_u) &= 0.20780 > 0, \\ (df_u + g_v) &= 1.74510 > 0, & [(df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u)] &= 0.55184 > 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto, todas las condiciones se satisfacen para que ocurra la bifurcación de Turing-Hopf.

Usando el *software* Matlab obtuvimos la solución numérica de un problema de condiciones iniciales y de frontera asociado con el sistema (5.2). Las condiciones iniciales son una perturbación aleatoria del punto de equilibrio positivo tomada de manera que, en ambas componentes, no se exceda de $\pm 10\%$ de éste y condiciones de frontera de Neumann homogéneas.

5.3.2. Con crecimiento

Tomamos la tasa de crecimiento $k = 0.001$.

a) $b = 0.4$,

$$\begin{aligned} u_t &= \Delta u - 0.002u + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v - 0.6 \right) \\ v_t &= d\Delta v - 0.002v - \frac{u - 0.5 + 0.4v}{c}. \end{aligned}$$

Los valores de u en el que las ceroclinas del sistema (5.3) se tocan son los que satisfacen al polinomio

$$\frac{u^3}{3} + \left(\frac{0.002}{c} - 1 \right) u + 0.6 = \frac{0.5 - u}{0.4 + 0.002c}, \quad \text{i. e.}$$

$$\frac{u^3}{3} + u \left(\frac{0.002}{c} - 1 + \frac{1}{0.4 + 0.002c} \right) + 0.6 - \frac{0.5}{0.4 + 0.002c} = 0.$$

El punto de equilibrio positivo del sistema homogéneo (5.3) se calcula de forma aproximada. El resultado es $(u_0, v_0) \approx (0.41604, 0.20919)$ y, por lo tanto al sustituir en (5.28), $c^* \approx 0.69793$.

Por la condición (5.34)

$$c \in (\infty, -0.0012) \cup (0, 404.66421).$$

Tomaremos para c los valores de $c = 0.68$ y $c = 0.8$.

Sustituyendo en (5.27), obtenemos los intervalos en los que c toma sus valores a fin de que exista la bifurcación de Hopf. Éstos son

$$(-2.19863, -0.22001), (0.22001, 2.19863).$$

Dado que estamos interesados en valores de c positivos, tomamos el segundo intervalo.

Ahora bien, por las condiciones para que ocurra la bifurcación de Hopf y por la condición **I** para que se dé la bifurcación de Turing, se tiene

$$0.22001 < c < c^* = 0.69793.$$

Usando por ejemplo $c = 0.68$.

Utilizando (5.36) obtenemos los intervalos de variación de d en los que existe la bifurcación de Turing

$$(-\infty, 0.10540) \cup (10.52919, \infty).$$

Por la segunda desigualdad de (5.37), se debe cumplir que $d > \frac{b+2kc}{c^2(1-u_0^2)-2kc} = 1.05343$; por lo que debe pertenecer al segundo intervalo y, en particular al tomar $d = 11$, se obtiene que la aproximación numérica de

(5.33)-(5.36) es

$$\begin{aligned}(f_u + g_v - 2k) &= -0.02794 < 0, \\ (f_u g_v - f_v g_u) - 2k(f_u + g_v) &= 0.66929 > 0, \\ (df_u + g_v) - 2k(1 + d) &= 5.57305 > 0, \\ [df_u + g_v - 2k(1 + d)]^2 - 4d[f_u g_v - f_v g_u - 2k(f_u + g_v)] &= 1.61025 > 0.\end{aligned}$$

Por lo tanto, todas las condiciones se satisfacen para que ocurra la bifurcación de Turing-Hopf.

b) $b = 0.8$,

$$\begin{aligned}u_t &= \Delta u - 2ku + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v - 0.6 \right) \\ v_t &= d\Delta v - 2kv - \frac{u - 0.5 + 0.8v}{c}.\end{aligned}$$

Para el juego de parámetros mencionados, el punto de equilibrio positivo es $(u_0, v_0) \approx (0.09356, 0.50693)$. Luego, tomando $c = 0.89$ y usando la expresión (5.28) para c^* tenemos que $c^* \approx 0.90039$.

Por la condición (5.34)

$$c \in (\infty, -0.00773) \cup (0, 104.42471).$$

Tomaremos para c los valores de $c = 0.89$ y $c = 1.5$.

Sustituyendo en (5.27) obtenemos los intervalos donde existe la bifurcación de Hopf. Estos son

$$(-1.46782, -0.54984) \quad \text{y} \quad (0.54984, 1.46782).$$

Dado que estamos interesados en valores de $c > 0$, tomamos el segundo intervalo.

Ahora bien, por las condiciones para que se dé la bifurcación de Hopf y por la condición (5.33) para que se dé la correspondiente bifurcación de Turing, tenemos que los valores de c quedan restringidos como sigue

$$0.54984 < c < c^* = 0.90039.$$

Tomemos por ejemplo $c = 0.89$; mientras que para d , al usar la segunda desigualdad de (5.37) se tiene

$$d > 1.02348.$$

Ahora, utilizando (5.36), se puede refinar el rango de variación de d . De hecho, obtenemos los intervalos donde existe la bifurcación de Turing. Estos son

$$(\infty, 0.38335) \quad \text{y} \quad (2.73249, \infty).$$

Pero como d debe ser mayor que uno, entonces $d \in (2.73309, \infty)$.

Por lo tanto, ahora tenemos todas las condiciones para que ocurra una bifurcación de Turing-Hopf.

5.3.3. El plano

Aquí presentamos simulaciones obtenidas en el plano, el cual es discretizado mediante una malla rectangular. El tamaño inicial del dominio es $\delta_0 = 0.5$.

Parametrizamos el dominio, el plano, por

$$X(\xi, \eta, t) \equiv \rho(t)X_0(\xi, \eta) = \rho(t) \begin{bmatrix} \xi \\ \eta \\ 0 \end{bmatrix}, \quad (5.38)$$

donde $\rho(t)$ es la función de crecimiento isotrópico.

Sin crecimiento

Cuando $\rho(t) \equiv 1$, el dominio es estático y el sistema (5.2) obtiene la forma

$$\begin{aligned} u_t &= (u_{\xi\xi} + u_{\eta\eta}) + f(u, v; c), \\ v_t &= d(v_{\xi\xi} + v_{\eta\eta}) + g(u, v; c). \end{aligned} \quad (5.39)$$

A continuación mostramos las simulaciones numéricas obtenidas al usar los valores de b y c mencionados arriba.

Caso I: $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, d = 15$

$c = 0.68 < c^*$

Si hacemos que c tome el valor de **0.68**, como ya fue verificado anteriormente en la sección 5.3.1, se satisfacen todas las condiciones para tener patrones de Turing. En este caso son motitas que llegan a configurarse en forma hexagonal (ver figura 5.5).

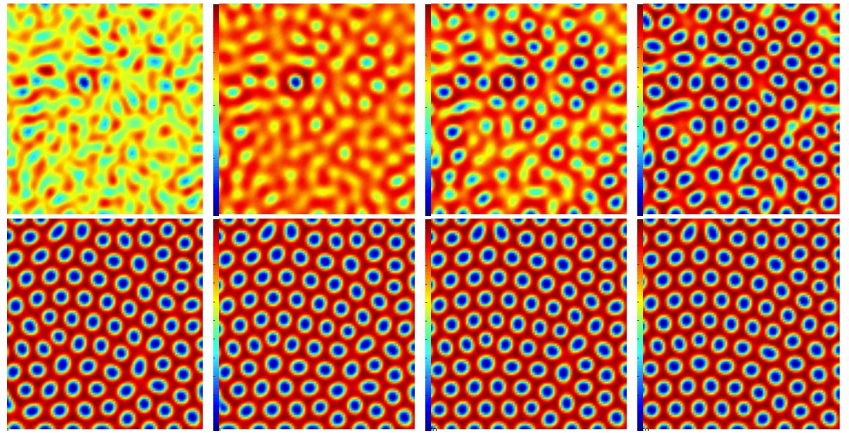


Figura 5.5: Patrones de Turing que son arreglos hexagonales, obtenidos con la configuración de parámetros $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, d = 15, c = 0.68$. Las imágenes instantáneas están tomadas en la primera fila cada 1250 iteraciones; en la segunda fila comenzando en la iteración 50000 son tomadas cada 50000 iteraciones.

$c^* < c = 0.8$

Al considerar $c = 0.8$ estamos posicionados después del valor de bifurcación de Hopf, lo que implica que se satisfacen las condiciones para obtener patrones de Turing-Hopf (ver figura 5.6). Dicho patrón consiste de la combinación de motitas y bandas cortas.

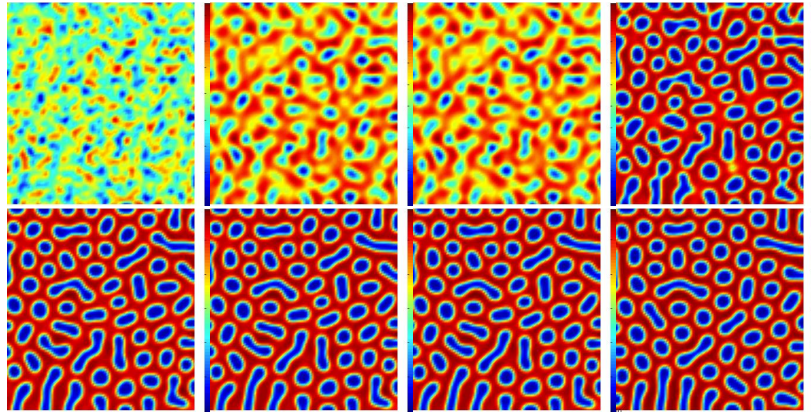


Figura 5.6: Patrones de Turing-Hopf consistentes de motitas y bandas cortas que surgen con la configuración de parámetros $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, d = 15, c = 0.8$. Las imágenes instantáneas están tomadas en la primera fila cada 1250 iteraciones, en la segunda fila son tomadas cada 2500 iteraciones iniciando en la iteración 5000.

Caso II: $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.8, d = 5$

$c = 0.89 < c^*$

Ahora tomamos la segunda configuración de parámetros, al igual que en el caso anterior consideramos el valor del parámetro de bifurcación de Hopf c , antes y después del valor crítico. Primero consideramos $c = 0.89 < c^*$. Los patrones de Turing obtenidos en este caso son tipo laberintos formados por líneas suaves, es decir, no forman picos ni esquinas (ver figura 5.7).

$c^* < c = 1.5$

En este caso tomando $c^* < c = 1.5$ para esta configuración de parámetros tenemos bifurcación de Turing-Hopf los patrones obtenidos son del tipo laberinto con caminos con muchos cambios de dirección en un ángulo casi recto (ver figura (5.8)).

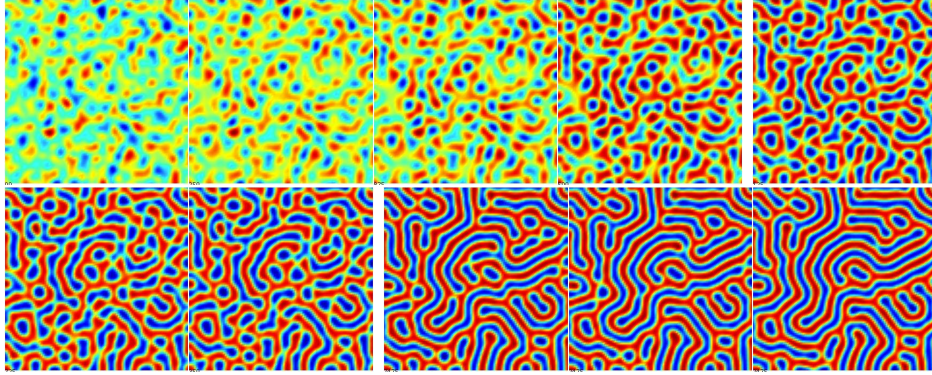


Figura 5.7: Patrones de Turing laberínticos formados por líneas que no hacen picos ni esquinas. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $c = 0.89$, $d = 5$.

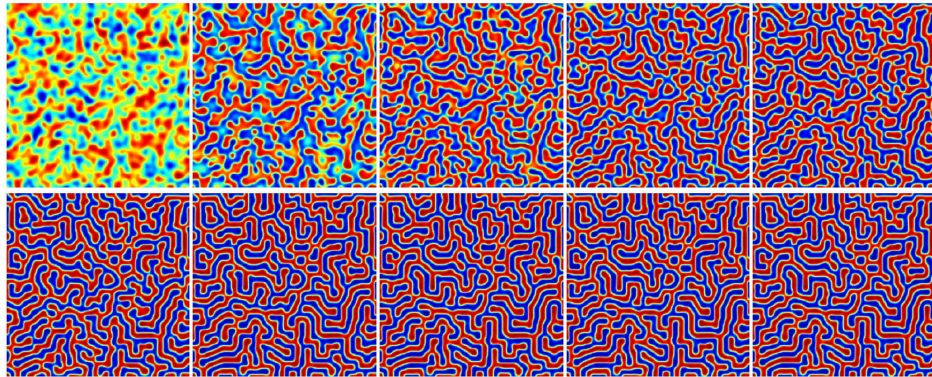


Figura 5.8: Patrones de Turing-Hopf, son laberintos con caminos con muchos cambios de dirección en un ángulo casi recto. El valor de los parámetros es: $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $d = 5$, $c = 1.5$.

Con crecimiento

Usamos (5.38) y sustituyendo en (3.2) se llega a que el sistema (5.17) toma la forma

$$\begin{aligned} u_t &= \frac{1}{\rho^2} (u_{\xi\xi} + u_{\eta\eta}) - 2ku + f(u, v; c), \\ v_t &= \frac{d}{\rho^2} (v_{\xi\xi} + v_{\eta\eta}) - 2kv + g(u, v; c). \end{aligned} \quad (5.40)$$

Nuevamente consideraremos dos juegos de valores para los parámetros z_0, a, b y d . Contemplando valores para c antes y después del valor de bifurcación c^* . En estas simulaciones se aprecia que la influencia del crecimiento del dominio es fundamental en la selección del patrón.

Caso I: $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, d = 15$

Si c toma el valor de $\mathbf{c} = 0.68 < \mathbf{c}^*$, tenemos las condiciones para que se dé una bifurcación de Turing, en este caso consideramos el dominio con crecimiento exponencial isotrópico. Aquí se puede apreciar la influencia del crecimiento en el dominio. Se obtienen patrones de Turing que inician con la distribución hexagonal de motitas como en el caso sin crecimiento (5.5), después se observan parejas de espirales, una roja y una azul, aproximadamente una espiral a 180° de la otra, van creciendo y girando, luego se forma un contorno cerrado en cada pareja de éstas, chocan y se vuelve un solo contorno que contiene las espirales, permanecen girando (ver figura 5.9).

$\mathbf{c}^* < \mathbf{c} = 0.8$

Cuando hacemos que el valor de c sea igual a 0.8 estamos más allá de la posición del valor de bifurcación de Hopf y obtenemos patrones de Turing-Hopf, los que consisten de fuentes de espirales dobles girando, las cuales cambian de color a través del espectro de rojo-azul-rojo (ver figura 5.10). Estos patrones se debe comparar con el caso sin crecimiento que se muestra en la figura 5.6 en el que se obtienen configuraciones hexagonales de motitas, al igual que en el inicio de este caso con crecimiento.

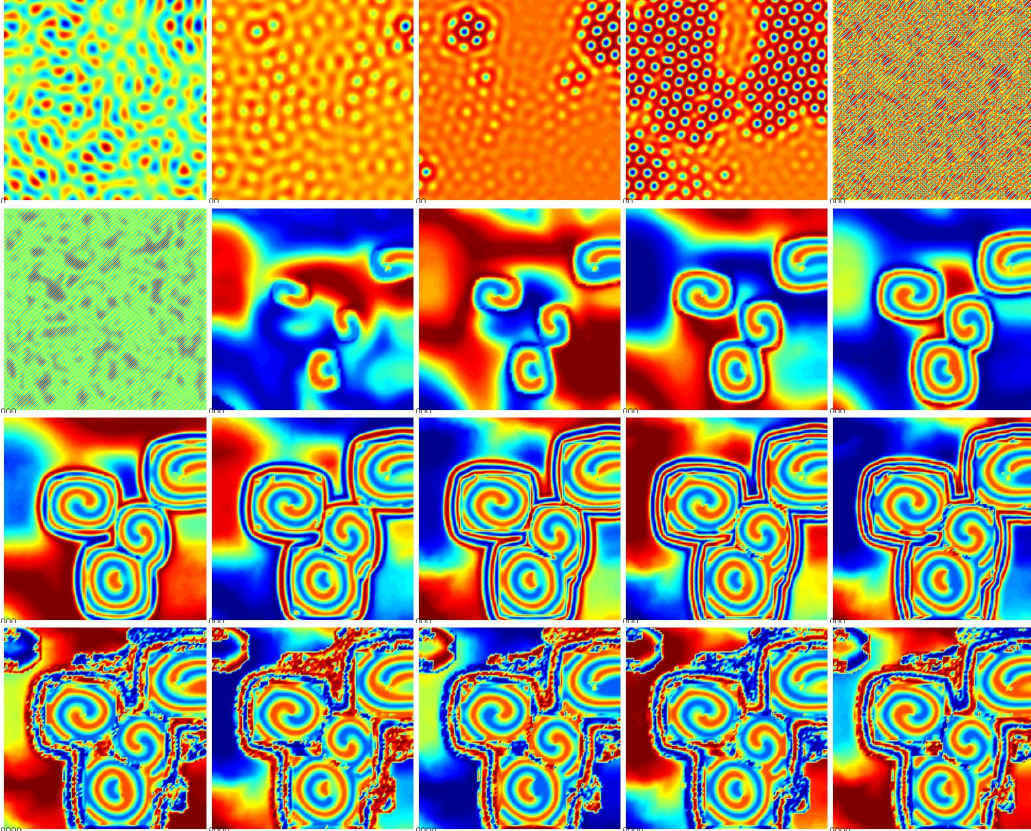


Figura 5.9: Patrones de Turing que inician con la distribución hexagonal de motitas, después se observan parejas de espirales, una roja y una azul, aproximadamente una espiral a 180° de la otra, van creciendo y girando, luego se forma un contorno cerrado en cada pareja de éstas, chocan y se vuelve un solo contorno que contiene las espirales, permanecen girando, éstos se obtienen con la configuración de parámetros $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $d = 15$, $c = 0.68$. Un tamaño de paso de 0.01 y la función de crecimiento $\rho(t) = \exp(0.001 t)$.

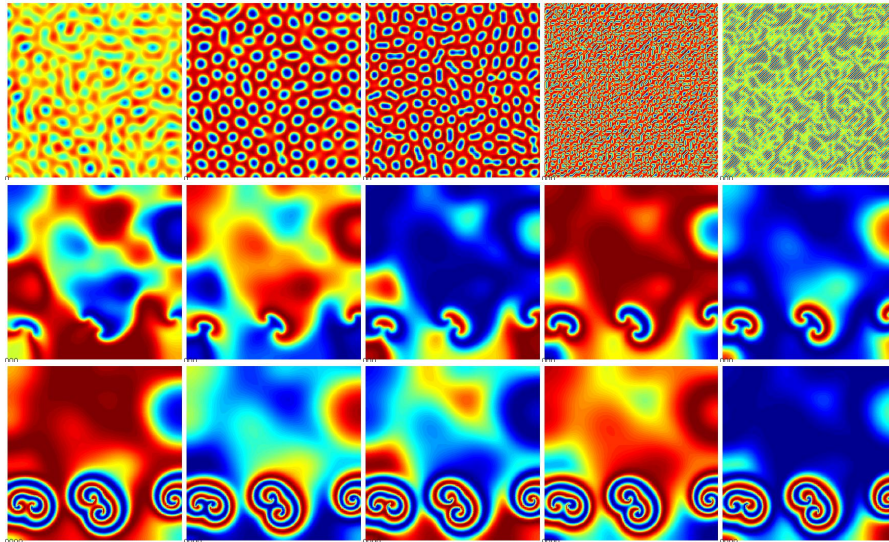


Figura 5.10: Patrones de Turing-Hopf tipo fuente de espirales dobles que cambian de color y giran, la configuración de parámetros es $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $d = 15$, $c = 0.8$; se toma una malla de 96×96 .

Caso II: $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $d = 5$

Considerando el valor de c igual a **0.89** tenemos las condiciones para una bifurcación de Turing en dominios que crecen. Al comparar este caso con su equivalente respecto al juego de parámetros, pero sin crecimiento (ver figura 5.7), observamos que en las primeras etapas del crecimiento se obtienen nuevamente patrones laberínticos, posteriormente esto cambia a patrones circulares tipo fuente los cuales cambian de color, llamados patrones blanco (ver figura 5.11).

$c^* < c = 1.5$

Al comparar los patrones obtenidos para este caso con los patrones que surgen en el caso sin crecimiento, (ver figura 5.8), observamos cuando el dominio crece se obtienen manchas que crecen hasta alcanzar cierto tamaño las cuales cambian de color intermitentemente (ver figura 5.12), mientras que en el caso sin crecimiento son patrones laberínticos.

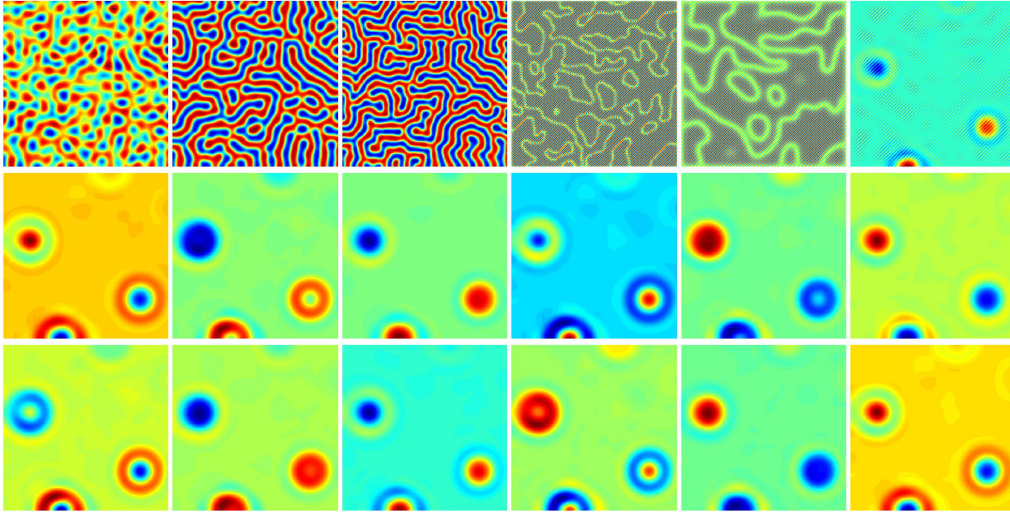


Figura 5.11: Patrones de Turing que van de laberintos a pulsos circulares que cambian de color (llamados patrones blanco), éstos son generados con la configuración de parámetros $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.8, d = 5, c = 0.89$ en una malla de 96×96 .

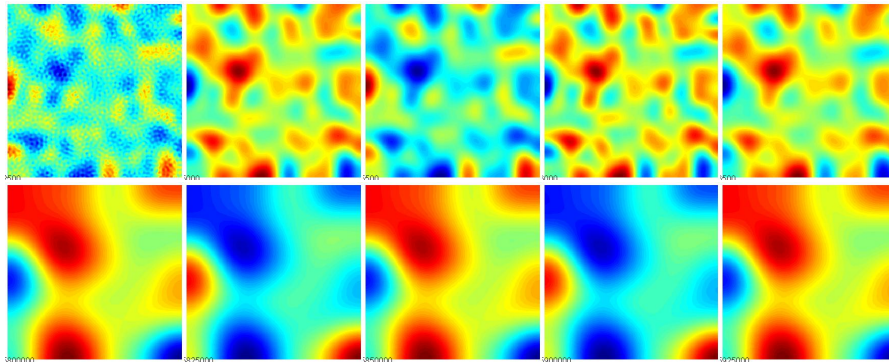


Figura 5.12: Patrones de Turing-Hopf que consisten de manchas que cambian de color intermitente, crecen hasta alcanzar cierto tamaño. Éstos fueron obtenidos con la configuración de parámetros $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.8, d = 5, c = 1.5$.

Huellas dactilares

Sin crecimiento

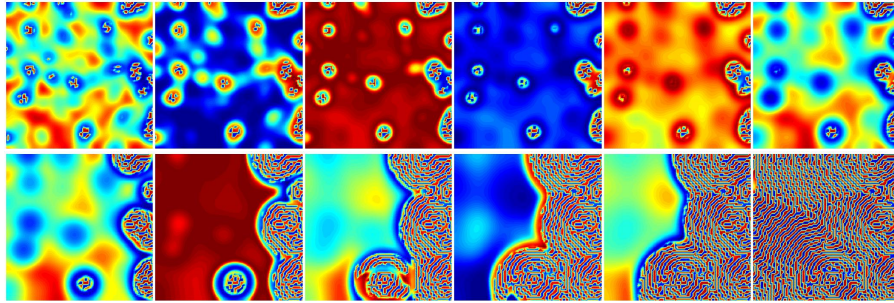


Figura 5.13: Patrones de Turing-Hopf tipo huellas dactilares que crecen hasta llenar el dominio. Donde: $\delta_0 = 0.125$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $c^* < c = 1.5$.

Con crecimiento

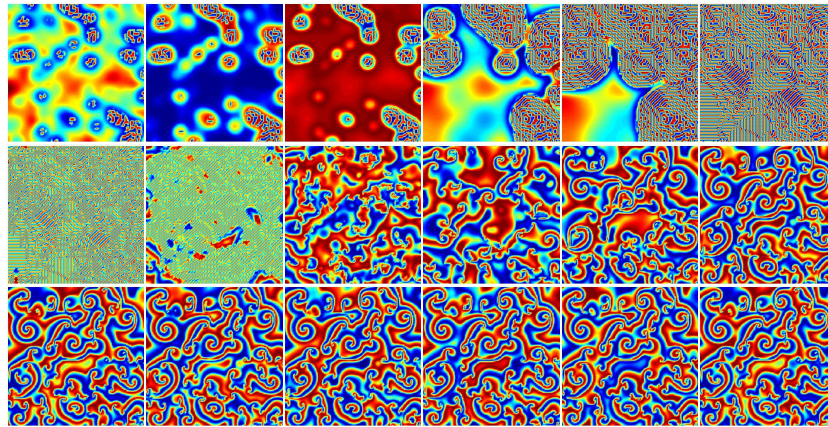


Figura 5.14: Patrones de Turing-Hopf tipo huellas dactilares que crecen hasta llenar el dominio, después se generan espirales dobles que crecen, giran y cambian de color. Donde: $\delta_0 = 0.125$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $c^* < c = 1.5$.

5.3.4. El toro

Consideremos como dominio el toro cuya versión parametrizada es

$$X(\xi, \eta, t) = \rho(t) \begin{bmatrix} (R + r \cos \eta) \cos \xi \\ (R + r \cos \eta) \operatorname{sen} \xi \\ r \operatorname{sen} \eta \end{bmatrix}, \quad (5.41)$$

donde R es radio mayor, r es el radio menor y $\rho(t) \equiv 1$ (véase figura 5.15).

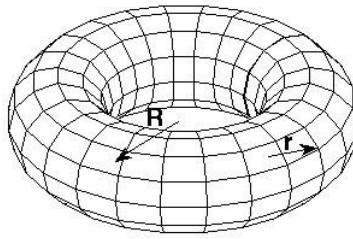


Figura 5.15: El toro parametrizado por $X(\xi, \eta)$ dado por (5.41).

Sin crecimiento

Usando (5.41), con $\rho(t) \equiv 1$ y sustituyendo en (3.2), éste toma la forma

$$u_t = \left[\frac{1}{(R + r \cos \eta)^2} u_{\xi\xi} + u_{\eta\eta} - \frac{\operatorname{sen} \eta}{r(R + r \cos \eta)} u_\eta \right] + f(u, v), \quad (5.42)$$

$$v_t = d \left[\frac{1}{(R + r \cos \eta)^2} v_{\xi\xi} + v_{\eta\eta} - \frac{\operatorname{sen} \eta}{r(R + r \cos \eta)} v_\eta \right] + g(u, v).$$

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15$

Para la configuración de parámetros $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15$ y $\mathbf{c} = \mathbf{0.68}$, mostramos la concentración del morfógeno u ; los patrones, que consisten de motitas alineadas longitudinalmente y ligeramente enrolladas en la superficie, además existen unas bandas transversales cortas y delgadas que son no cerradas (véase figura 5.16).

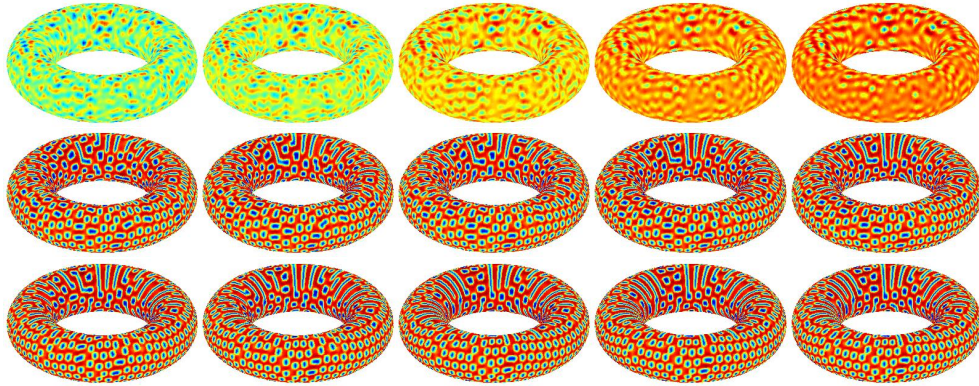


Figura 5.16: Siendo los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15$; $c = 0.68 < c^*$, se obtienen líneas longitudinales de motitas ligeramente enrolladas en la superficie y unas bandas sólidas transversales que son no cerradas.

Cuando el valor de c es tomado como $\mathbf{c} = 0.8$, éste está más allá del valor de bifurcación de Hopf, c^* , los patrones obtenidos son líneas de motitas longitudinales y varias bandas sólidas transversales que son no cerradas (véase la figura 5.17).

Caso $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$

Cuando la configuración de parámetros es $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $d = 5$ y $\mathbf{c} = 0.89$, los patrones que se obtienen inicialmente son motitas alargadas que asemejan ser un laberinto roto en trozos. Posteriormente en el interior de la superficie se forma un laberinto con bandas alternadas una roja y una azul, mientras que en la parte exterior hay zonas con una especie de escaleras alternadas con unos escalones sueltos, las escaleras rojas y los escalones azules; hay zonas donde aparecen una bandas medianas, alternadas una roja y una azul (véase figura 5.18).

Al tomar $\mathbf{c} = 1.5$, estamos localizados más allá del valor de bifurcación de Hopf y los patrones obtenidos para este caso son laberintos que se forman rápidamente. Si pensamos que la bola es roja, entonces el camino es azul marino o verde (véase figura 5.19).

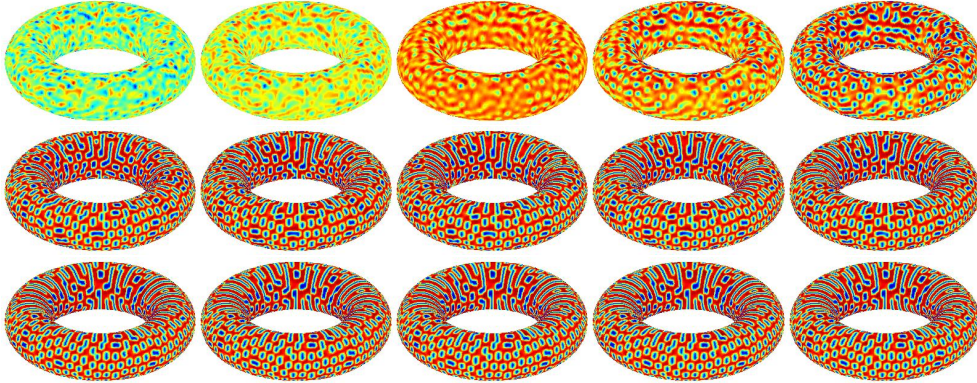


Figura 5.17: Patrones de Turing-Hopf que consisten en líneas longitudinales de motitas ligeramente enrolladas en la superficie y varias bandas sólidas transversales no cerradas. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15$; $c^* < c = 0.8$.

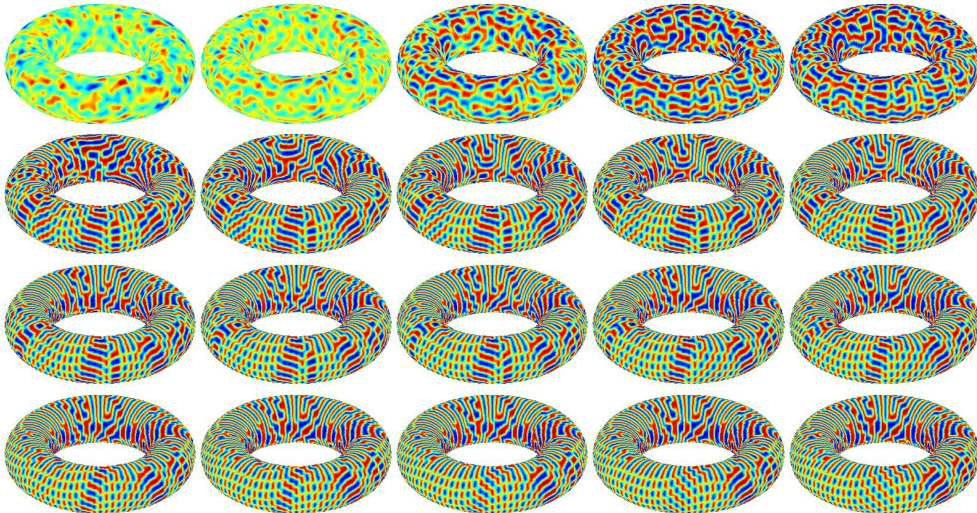


Figura 5.18: Patrones de Turing: laberintos, bandas cortas y escaleras, donde los parámetros toman los siguientes valores: $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$; $c = 0.89 < c^*$.

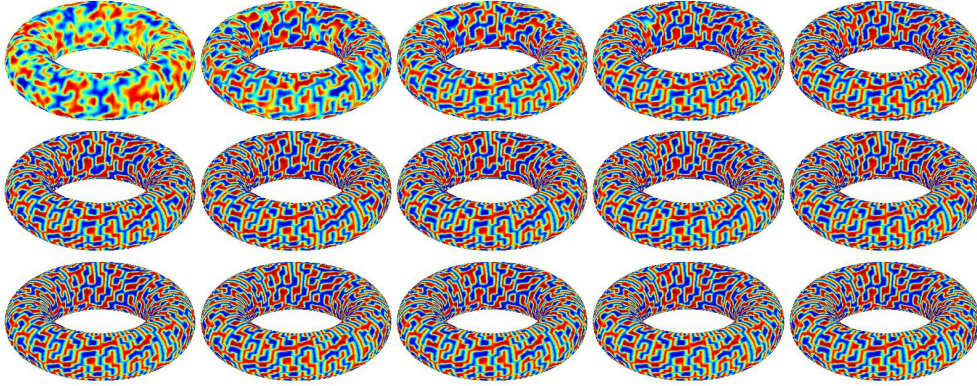


Figura 5.19: Patrones de Turing-Hopf que configuran laberintos. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$; $c^* < c = 1.5$.

Con crecimiento

Usando (5.41), con $\rho(t) \equiv e^{kt}$ y sustituyendo en (3.2), éste toma la forma

$$\begin{aligned} u_t &= \left[\frac{1}{(R + r \cos \eta)^2} u_{\xi\xi} + u_{\eta\eta} - \frac{\text{sen } \eta}{r(R + r \cos \eta)} u_{\eta} \right] - 2ku + f(u, v), \\ v_t &= d \left[\frac{1}{(R + r \cos \eta)^2} v_{\xi\xi} + v_{\eta\eta} - \frac{\text{sen } \eta}{r(R + r \cos \eta)} v_{\eta} \right] - 2kv + g(u, v). \end{aligned} \quad (5.43)$$

Caso $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$

Ahora estamos en el caso donde el toro tiene crecimiento exponencial isotrópico, cuya tasa es $k = 0.001$. El valor de los parámetros es $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $d = 15.0$ y $\mathbf{c} = \mathbf{68}$. El patrón inicial consiste de motitas, posteriormente se forman bandas longitudinales hasta que queda la superficie de un color sólido, en el interior del toro se observan motas grandes de color rojo o azul, conforme el tiempo avanza el toro cambia de color y las motas intercambian su color.

Tiempo después se forman espirales y manchas que van cambiando de color. Luego van emergiendo bandas medianas y motitas de color rojo o azul. Aquí se logra apreciar que los patrones giran tanto en forma transversal como horizontal (véase figura 5.20).

Tomando el valor de c igual a **0.8** los patrones que se obtienen son: primeramente motitas de color azul, posteriormente se hace una especie de bandas

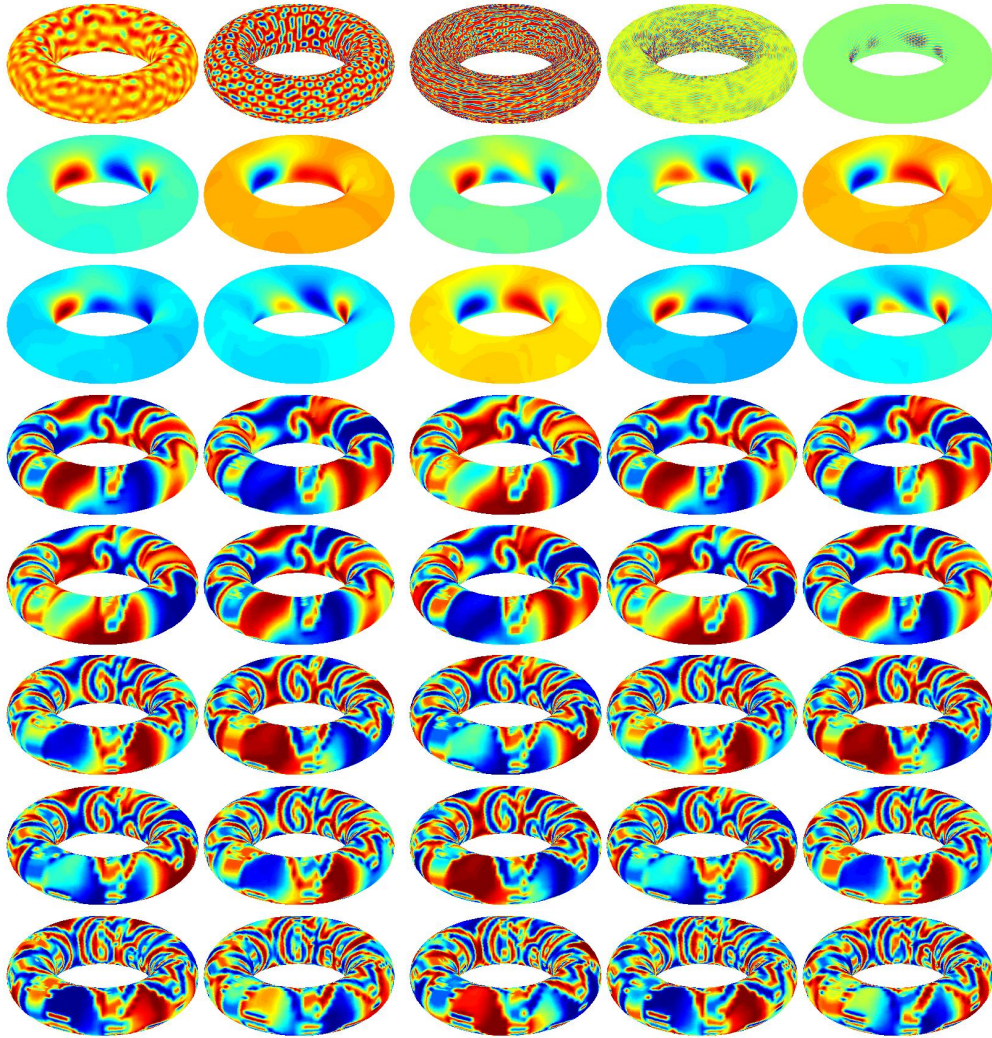


Figura 5.20: Patrones de Turing que se obtienen con los valores de los parámetros $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$; $c = 0.68 < c^*$; comienzan con motitas, luego desaparecen éstas y la superficie toma un color sólido con motas grandes que intercambian color, después emergen espirales y bandas medianas de color.

que asemejan ser un nido de ave, un tiempo después se forma una superficie de color sólido con algunas motas grandes de las que se formarán espirales que crecen, giran y cambian de color de rojo a azul y viceversa (véase figura 5.21).

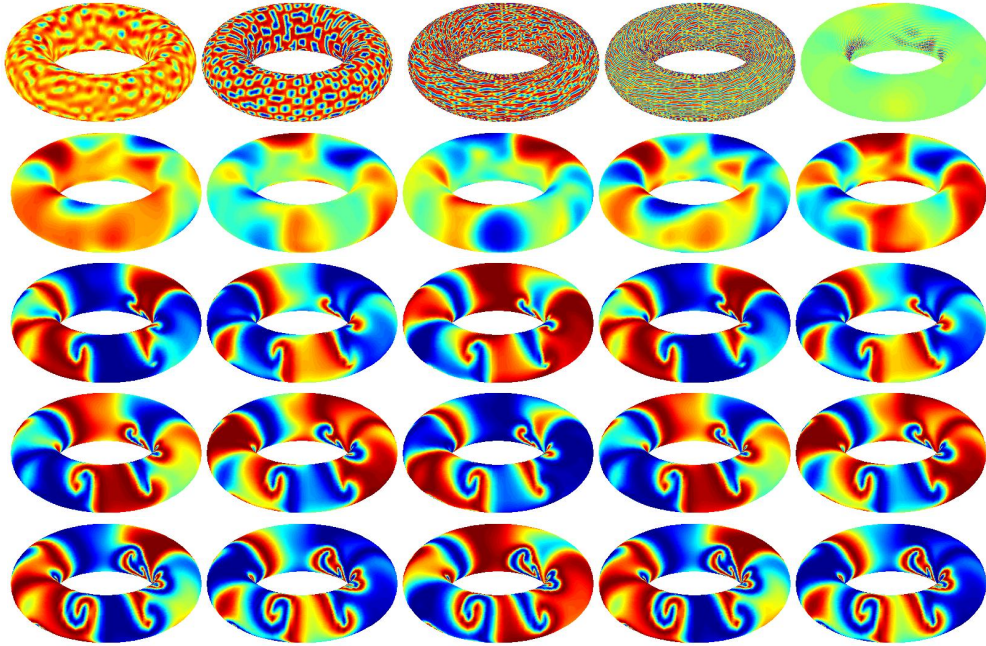


Figura 5.21: Patrones de Turing-Hopf los que inician como motitas, luego tipo nido de ave, tiempo después se forman motas grandes de colores que se convertirán en espirales que crecen, giran y cambian de color. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $d = 15$, $c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$

Si la configuración de parámetros es $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$ y $c = 0.89$ inicialmente se obtienen laberintos rotos, posteriormente se forman patrones tipo escaleras y escalones sueltos, así como bandas cortas. Se forma un tiempo después una especie de nido de ave, para dar paso a una superficie de color «brumoso» con algunas manchas.

El patrón que se obtiene después son unas motitas tipo fuente que cambian de color, posteriormente franjas cortas onduladas que cambian de color y giran hacia adentro, además de una especie de bandas transversales en forma de la espuma que se forma en el extremo de las olas en la arena (véase figura 5.22).

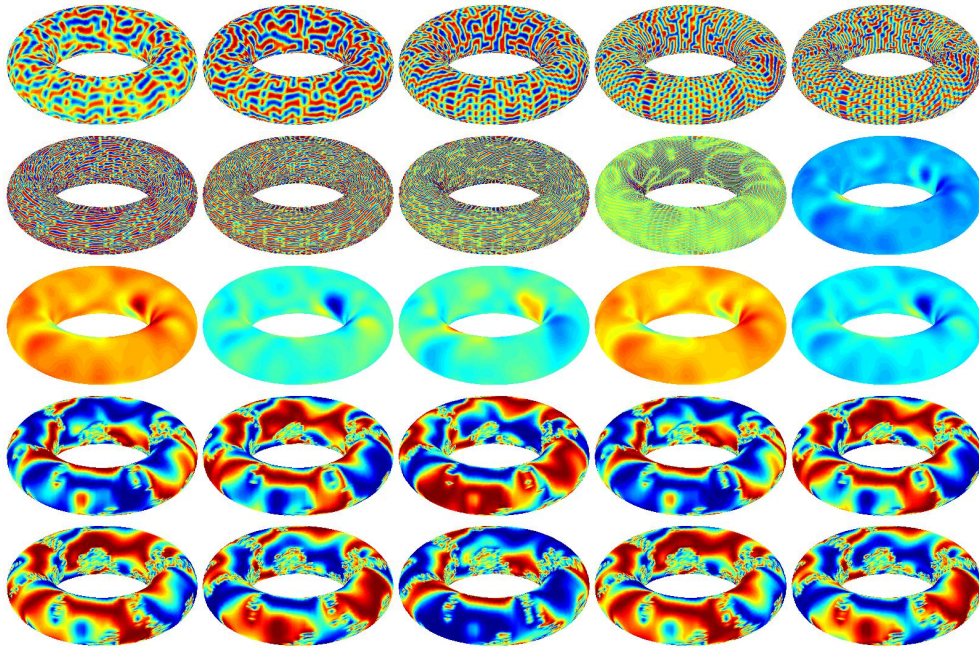


Figura 5.22: Patrones de Turing, inicialmente son tipo laberintos, luego escaleras, terminando con franjas cortas onduladas que cambian de color y giran hacia adentro, además de franjas que semejan la espuma que forman las olas en la arena. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5$; $c = 0.89 < c^*$

Cuando $c = 1.5$ estamos después del valor de bifurcación de Hopf y los patrones que se obtienen son como sigue: inicialmente son laberintos, el patrón final que se forma consiste manchas, que asemejan espirales dobles deformadas que casi pierden los extremos, las que cambian de color y giran unas en forma circular, otras en forma transversal y unas más lo hacen horizontalmente en la superficie del toro (véase figura 5.27).

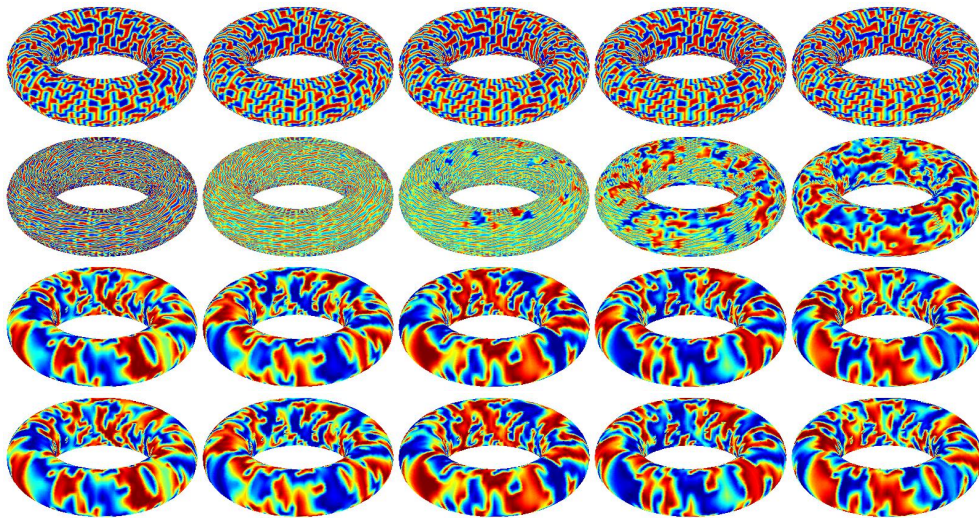


Figura 5.23: Patrones de Turing-Hopf, inician con laberintos siendo el patrón final espirales deformados, de los cuales algunos giran transversal, otros lo hacen circularmente y unos longitudinalmente en la superficie del toro. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$.

Patrones bandeados

Sin crecimiento

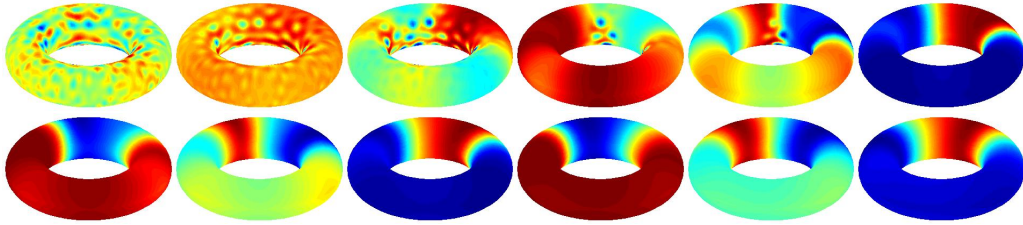


Figura 5.24: Patrones de Turing-Hopf que consisten en bandas transversales que giran en sentido de las manecillas del reloj y cambian de color. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 5.0$; $c^* < c = 0.8$, $\delta_0 = 1.0$



Figura 5.25: Patrones de Turing-Hopf que consisten al inicio de laberintos y termina en bandas transversales que son no cerradas. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$, $\delta_0 = 1.0$

Con crecimiento

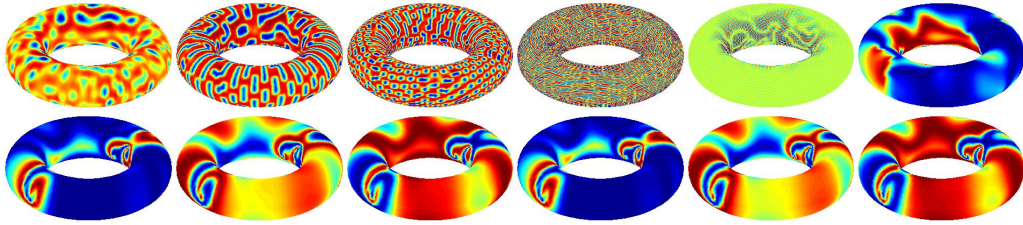


Figura 5.26: Patrones de Turing-Hopf que consisten en motitas y termina con espirales que giran y cambian de color, también el cuerpo del toro cambia de color. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 5.0$; $c^* < c = 0.8$, $\delta_0 = 1.0$

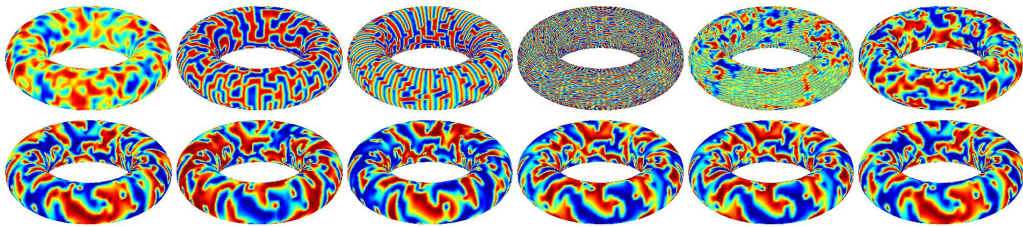


Figura 5.27: Patrones de Turing-Hopf que consisten al inicio de laberintos, luego en bandas transversales que son no cerradas y termina en espirales deformadas que giran y cambian de color. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$, $\delta_0 = 1.0$

5.3.5. La esfera

En la presente sección mostramos avances de un trabajo el cual se encuentra en desarrollo.

Si observamos los cactus, éstos tienen espirales que abren hacia la izquierda y otras hacia la derecha, pero esta disposición no es al azar y están ordenados de tal forma que el número de espirales que abren a la izquierda y el número que lo hace a la derecha forman parte de una sucesión ya sea de Fibonacci, Lucas o alguna traslación de éstas; son dos números consecutivos de tal sucesión.

La filotaxia

En las cuestiones del crecimiento y patrones, Turing fue uno de los pioneros; en 1951 él usó la primera computadora digital comercial para propuestas de modelar crecimiento biológico, él escribió a un colega:

Nuestra nueva máquina [la Ferranti Mark I] comenzará a llegar el lunes. Tengo la esperanza de que uno de los primeros trabajos sea hacer algo respecto a 'la embriología química'. En particular, creo que podemos tomar en cuenta la aparición de los números de Fibonacci ligados con la piña de coníferas.

Un indicio para sus ideas fueron las de D'Arcy Thompson, quien sostuvo que las formas de los seres vivos, no menos que las formas que ocurren naturalmente en la materia inorgánica, se explican en términos de 'la operación de las fuerzas físicas o leyes matemáticas'. Respecto a que las escamas de la piña de las coníferas o las florecillas del girasol, se agrupan en números que forman la serie de Fibonacci, atrevidamente dijo

mientras que la serie de Fibonacci nos salta a la vista en la piña de las coníferas, éstas lo hacen por razones matemáticas, y su supuesta utilidad y la hipótesis de su introducción en la estructura de la planta a través de la selección natural, son cuestiones que no merecen lugar en el plan de estudio de los fenómenos botánicos.

Turing trabajó sobre la filotaxia del girasol como se hace ver en la figura 5.28. Estos dibujos, uno real y uno a mano, muestran que estaba trabajando sobre los primordios del girasol, las espirales que éstos forman.

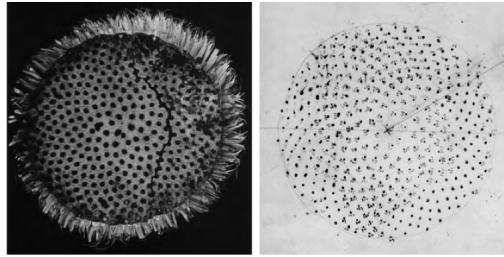


Figura 5.28: Trabajo de Turing sobre la filotaxia del girasol: a la izquierda una foto de un girasol y a la derecha un dibujo hecho por Alan Turing.

La mayoría de los cuerpos de las plantas muestran simetría radial como una consecuencia de su desarrollo axial. Los primordios (primeros apéndices) están clasificadas en varios patrones filotácticos como dísticas (u opuestos), decusadas (o transversal opuesta), en verticilados o en parastichies (o espirales y hélices). El número de espirales visibles están arreglados muy frecuentemente en números consecutivos de la serie de Fibonacci y el ángulo entre las hojas sucesivas es cercano al ángulo dorado el cual es aproximadamente de 137.5 grados.

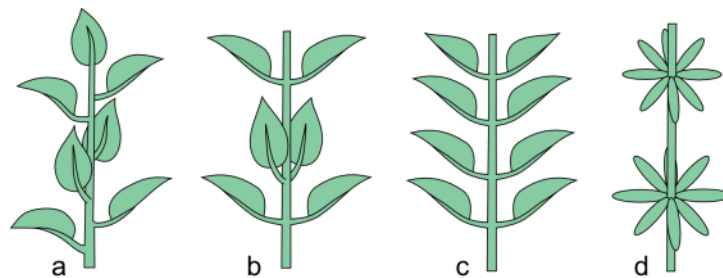


Figura 5.29: La filotaxia de las hojas: a) Alternas, b) Decusadas opuestas, c) Dísticas opuestas, d) Verticiladas

Hay estudios de la filotaxia vía látices, como los hechos por Bravais y Bravais 1837; van Iterson 1907; Levitov 1991; Adler 1998, sin embargo a ellos les falta considerar un aspecto importante: en las látices, la ubicación de los primordios está preestablecida, y por lo tanto no toman en cuenta la segunda regla del desarrollo, que estipula que la posición del primordio

está determinada por la interacción con los primordios ya existentes.

Por otra parte Douady y Couder (1996) trabajaron sobre modelos iterativos en los que se consideran ambas reglas del desarrollo, modelos relacionados fueron propuestos por Williams y Brittain 1984, Schwabe y Clewer 1984; Kunz 1997; Koch *et al.* 1998, d'Ovidio y Mosekilde 2000. Específicamente los modelos de sistemas dinámicos contemplan: 1. Los primordios son formados en sucesión, uno o más al mismo tiempo; 2. Los primordios están posicionados en “el lugar menos concurrido” en el borde del meristemo.

Si se supone que los primordios se forman en un periodo fijo, se obtiene lo que Douady y Couder llaman la *hipótesis Hofmeister*. Si se supone que el nuevo primordios se forma cuando y donde hay suficiente espacio, se obtiene la llamada *hipótesis de la nieve*. La hipótesis de la nieve tiene la ventaja de permitir la formación simultánea de varios primordios. Varios informes han demostrado que estos sistemas dinámicos pueden reproducir muchas características del diagrama van Iterson.

Por otro lado, Shipman P. *et al.*, a través de modelos matemáticos para la formación de patrones filotácticos basados en mecanismos bioquímicos y biomecánicos sugieren vías de entender ambos aspectos universales de los patrones filotácticos como también cómo la interacción de los mecanismos puede cooperar o competir para producir el arreglo de los patrones vistos en la naturaleza.

En sus trabajo sobre el cactus, demuestran que la filotaxia y la deformación de las configuraciones observadas en la superficie de las plantas puede ser entendida como la energía minimizante de un patrón ‘buckling’ de una concha comprimida (la túnica de la planta) en una base elástica. Su idea es que la energía de deformación es minimizada por configuraciones que consisten de triadas especiales de deformaciones casi periódicas cuyos vectores de onda local suman cero. Reproducen un amplio espectro de patrones de plantas, todas con ángulo de divergencia observados en la naturaleza y muestran que la ocurrencia de sucesiones tipo Fiboinacci y el ángulo dorado son consecuencias naturales.

Cook, T. A., en su libro *The Curves of Life, Being an Account of Spiral Formations and Their Application to Growth in Nature, to Science and to Art*, 1914, habla acerca de la función de la espiral, o hélice, en ambas, naturaleza y arte. Demuestra cómo la espiral es fundamental para la estructura de conchas, hojas, cuernos, cuerpo humano, los dibujos de Leonardo da Vinci, la torre inclinada de Pisa y más.

La familia Cactaceae es originaria del continente americano, y agrupa a unas dos mil especies, que viven en climas desérticos o semidesérticos. México es el país con mayor riqueza de estas plantas.

La morfología de su tallo es una de las características que distingue a una especie de otra (véase figura 5.30). Por ejemplo, en algunos cactus el tallo tiene forma de columna (con o sin ramificaciones); otros, como las biznagas, tienen un tallo prácticamente esférico. En éste, las “costillas” de las biznagas también exhiben una organización espacial de tipo espiral, como la mencionada antes o surcos verticales. Aquí es muy importante el factor crecimiento, y el cambio en la curvatura de la superficie.



Figura 5.30: Algunas cactáceas: con tallos esféricos y tallos en forma de columna. Se aprecian los arreglos de sus surcos, que pueden ser verticales o espirales.

El modelo

Dado que la forma que tiene la biznaga es casi esférica, tomaremos como dominio donde se llevarán a cabo los procesos de reacción y de difusión la esfera.

De acuerdo con Plaza *et al.* [51], si la geometría del dominio es parame-

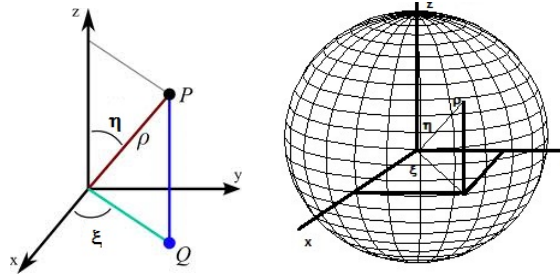


Figura 5.31: Esfera parametrizada por (5.44).

trizada por

$$X(\xi, \eta, t) \equiv \rho(t) \begin{pmatrix} \text{sen } \eta \cos \xi \\ \text{sen } \eta \text{sen } \xi \\ \cos \eta \end{pmatrix}, \quad (5.44)$$

donde $\xi \in [0, 2\pi]$, $\eta \in [0, \pi]$, (véase figura 5.31), y tomando

$$h_1^2 = |X_\xi|^2 = \rho^2 \text{sen}^2 \eta, \quad h_2^2 = |X_\eta|^2 = \rho^2, \quad \text{de donde } \frac{h_1}{h_2} = \text{sen } \eta,$$

conlleva a que el sistema (3.2) tome la forma

$$u_t = \frac{1}{\rho^2} \left(u_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2 \eta} u_{\xi\xi} - \frac{\cos \eta}{\text{sen } \eta} u_\eta \right) - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} u + f(u, v), \quad (5.45)$$

$$v_t = \frac{d}{\rho^2} \left(v_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2 \eta} v_{\xi\xi} - \frac{\cos \eta}{\text{sen } \eta} v_\eta \right) - \frac{2\dot{\rho}}{\rho} v + g(u, v).$$

Si consideramos crecimiento isotrópico y tomamos la función ρ de la forma $\rho(t) = \exp(kt)$, entonces el sistema (5.45) toma la forma

$$u_t = \frac{1}{e^{2kt}} \left(u_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2 \eta} u_{\xi\xi} - \frac{\cos \eta}{\text{sen } \eta} u_\eta \right) - 2ku + f(u, v), \quad (5.46)$$

$$v_t = \frac{d}{e^{2kt}} \left(v_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2 \eta} v_{\xi\xi} - \frac{\cos \eta}{\text{sen } \eta} v_\eta \right) - 2kv + g(u, v).$$

La reacción que estamos considerando es del tipo FitzHugh-Nagumo tal como aparece en 5.1.

Así, las ecuaciones (5.46) quedan de la siguiente manera

$$\begin{aligned}
 u_t &= \frac{1}{e^{2kt}} \left(u_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2\eta} u_{\xi\xi} - \frac{\cos\eta}{\text{sen}\eta} u_\eta \right) - 2ku + c \left(u - \frac{u^3}{3} + v + z_0 \right), \\
 v_t &= \frac{d}{e^{2kt}} \left(v_{\eta\eta} + \frac{1}{\text{sen}^2\eta} v_{\xi\xi} - \frac{\cos\eta}{\text{sen}\eta} v_\eta \right) - 2kv - \frac{u - a + bv}{c}.
 \end{aligned}
 \tag{5.47}$$

Simulaciones

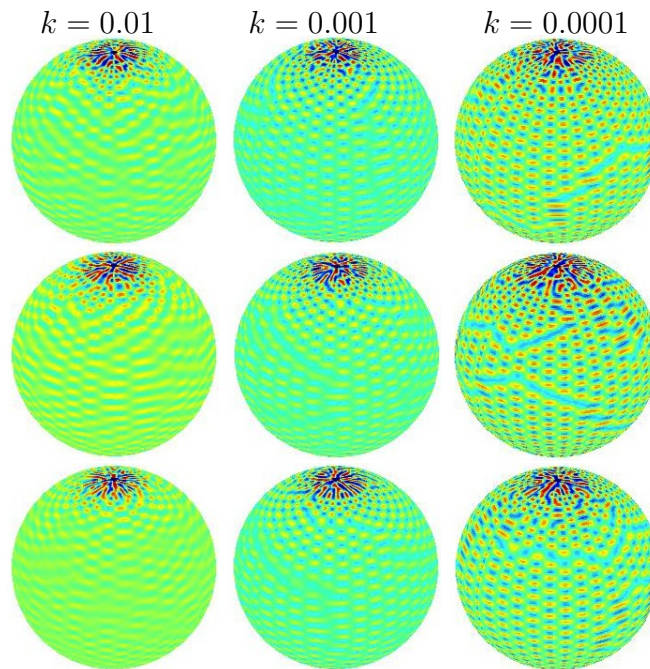


Figura 5.32: Simulaciones de la biznaga a distintas tasas de crecimiento, mismas que aparecen arriba de cada columna. En la primera columna las imágenes son tomadas a las 10000 iteraciones; en la segunda columna las imágenes son tomadas a las 80000 iteraciones; mientras que en la tercera columna son tomadas a las 600000 iteraciones.

Las imágenes que se muestran en la figura 5.32 están realizadas con la configuración de valores, para los parámetros, siguiente: $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.8$, $c = 0.89$, $d = 6.0$. Éstas corresponden al morfógeno u .

El punto singular obtenido en cada fila es fijado y se aumenta o disminuye la tasa de crecimiento como se detalla a continuación.

En la primera fila fijando la tasa de crecimiento en $k = 0.01$ el punto singular obtenido es $u_0 = 0.04633$, $v_0 = 0.55474$. La imagen en la segunda columna es obtenida al disminuir la tasa de crecimiento a $k = 0.001$. Para la tercera columna la tasa de crecimiento es disminuida a $k = 0.0001$.

En la segunda fila el punto singular obtenido es $u_0 = 0.09356$, $v_0 = 0.50692$, el que está asociado a la tasa de crecimiento $k = 0.001$. La imagen en la primera columna es obtenida al aumentar la tasa de crecimiento a $k = 0.01$, mientras que la imagen en la tercera columna es obtenida al tomar $k = 0.0001$.

Por último, en la tercera fila el punto singular es $u_0 = 0.09820$, $v_0 = 0.50213$, el cual es calculado cuando $k = 0.0001$. La imagen en la segunda columna es obtenida al aumentar la tasa de crecimiento a $k = 0.001$ y finalmente la imagen en la primera columna es obtenida al considerar $k = 0.01$.

Conclusiones respecto a la filotaxia de la biznaga

Aplicando las ideas de Turing en regiones que crecen y cambian su curvatura se obtienen simulaciones como las que se ven en la figura 5.32. En ellas se observa que dependiendo de la medida en que la esfera (biznaga) crece, se van definiendo más nítidamente las formaciones en espiral. En las figuras 5.33 y 5.34 se ve una comparación entre una biznaga “adulta” a la izquierda y una simulación numérica a la derecha.

Comparando la figura 5.33 y la figura 5.34 podemos observar que la primera presenta un ordenamiento de los surcos en forma de espiral, mientras que en la segunda el orden que tiene es de surcos verticales. Sus correspondientes simulaciones son hechas con diferentes tasas de crecimiento. A saber, en el primer caso la tasa fue fijada en $k = 0.001$ y en el segundo caso la tasa de crecimiento es de $k = 0.0001$.



Figura 5.33: Comparación de una biznaga adulta, la que aparece a la izquierda, y una simulación numérica que está ubicada a la derecha. Aquí se puede apreciar la distribución de los surcos en espiral, unos abren hacia la derecha, mientras que otros lo hacen hacia la izquierda.



Figura 5.34: Comparación de una biznaga adulta, la que aparece a la izquierda, y una simulación numérica que está ubicada a la derecha. En este caso se observa que la distribución más notable de los surcos es vertical.

5.4. Conclusiones

A través de los diferentes juegos de simulaciones exhibidos a manera de ejemplos en las distintas geometrías se pueden observar varios patrones, los que consisten en: espirales sencillas y dobles las que pueden estar estáticas o girando, cambian de color, se pueden enrollar y pueden estar creciendo, pulsos con forma circular o poligonal que cambian de color, huellas dactilares, contornos concéntricos en cuyo interior hay espirales girando, motas pequeñas con distribución hexagonal y motas grandes aisladas de diferente color, laberintos, anulares, bandas cortas y largas, blanco, cadena de espirales.

Influencia del crecimiento

Comparamos el caso sin crecimiento con el caso con crecimiento donde podemos observar que, por ejemplo cuando el dominio es el plano, si la configuración de parámetros es $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c^* < c = 0.8$ y $\delta_0 = 0.005$.

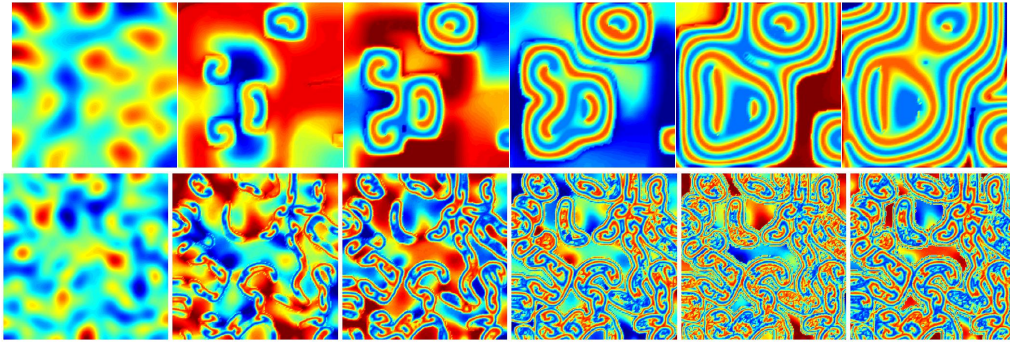


Figura 5.35: Los parámetros son: $\delta_0 = 0.005, z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c = 0.68 < c^*$. La 1a fila es sin crecimiento, se forman espirales alternados una de color rojo y una azul, giran, crecen, se forman contornos cerrados que encierran una espiral a la vez. Posteriormente se van fusionando los contornos, hasta ser uno sólo que cubre todas las espirales. Mientras que la 2a fila es con crecimiento, se forman cadenas de espirales abiertas las que giran, cambian de color, luego se cierran los eslabones y en su interior contienen espirales.

Los patrones de Turing obtenidos se exhiben en la figura 5.35. En el caso sin crecimiento se observan: espirales alternados una de color rojo y una azul, giran, crecen, se forman contornos cerrados que encierran una espiral a la vez. Posteriormente se van fusionando los contornos, hasta ser uno sólo que cubre todas las espirales, a medida que el tiempo transcurre se forman mas capas de contornos.

Cuando es incorporado el crecimiento, tenemos en la 2a fila de la figura 5.35 que se forman cadenas de espirales abiertas, giran, cambian de color, luego se cierran los eslabones y en su interior se mantienen girando y cambiando de color las espirales dobles.

Si el valor de los parámetros es $z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c^* < c = 0.8$ y $\delta_0 = 0.005$. Los patrones obtenidos son del tipo Turing-Hopf y se muestran en la figura 5.36, éstos consisten para el caso sin crecimiento de espirales dobles que giran, crecen, cambian de color y se forman espirales simples que se enrollan, también aparecen ondas tipo olas en la frontera del dominio.

Si consideramos que el dominio crece, exponencial e isotrópicamente, los patrones que emergen son más sencillos, constan de espirales dobles que giran y cambian de color, sin embargo no se enrollan, no se rompen, es decir, no se deforman ni pierden su posición relativa en el dominio.

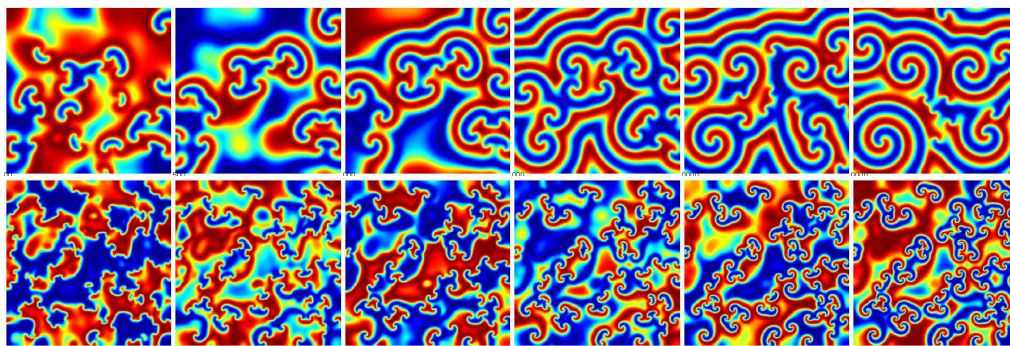


Figura 5.36: *Los parámetros son: $\delta_0 = 0.005, z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c^* < c = 0.8$. La 1a fila es sin crecimiento, se forman espirales dobles que cambian de color de rojo a azul y viceversa, giran, crecen, se forman contornos alrededor del dominio. Se forman espirales simples y se enrollan. Mientras que la 2a fila es con crecimiento, se forman espirales dobles, giran, cambian de color.*

Es notable la influencia del crecimiento en la selección de patrones, para

la configuración de parámetros tomada a manera de ejemplo, tanto en el caso de patrones de Turing como en el caso de patrones de Turing-Hopf. Cuando el crecimiento está presente, en la región de los parámetros donde coexisten ambas bifurcaciones la de Turing y la de Hopf, en los patrones que emergen se estabiliza la forma de las espirales, dado que éstos conservan su forma. Mientras que en ausencia del crecimiento se sufre de deformación en el sentido de que crece más un extremo de las espirales y se enrolla varias vueltas.

En la región de los parámetros donde existe una bifurcación de Turing y estamos antes del punto de bifurcación de Hopf, en el caso sin crecimiento tenemos espirales en contornos cerrados que se fusionan a medida que el tiempo avanza, formándose un conjunto de contornos alrededor que contiene todas las espirales. Cuando el dominio está creciendo se tienen eslabones de cadena que terminan ligándose.

Por lo tanto se ha constatado que el crecimiento del dominio influye en la determinación de los patrones que se originan a partir de las bifurcaciones de Hopf y de Turing-Hopf.

Influencia de la curvatura

Ahora para ver los efectos de la curvatura, mostramos los patrones que resultan de las bifurcaciones de Turing y de Turing-Hopf en las diferentes geometrías que se han abordado en este trabajo:

Primeramente en el caso sin crecimiento, para la configuración de parámetros $\delta_0 = 0.0005$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $c = 0.68 < c^*$.

En el plano se aprecian espirales que crecen, giran, cambian de color, algunas se deforman y llegan a ser espirales simples, que por último se desenrollan y forman patrones tipo olas. En el toro se privilegian los patrones bandeados y las espirales están presentes en la superficie interior (véase figura 5.37).

Para el caso sin crecimiento, con la configuración de parámetros $\delta_0 = 0.0005$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $c^* < c = 0.8$; aquí podemos observar que los patrones que emergen consisten de espirales en las tres geometrías; en el plano las espirales crecen, giran, cambian de color, algunas se deforman a espirales sencillas y se enrollan, posteriormente se rompen en igual cantidad que el número de vueltas, éstas se vuelven espirales dobles; en el toro las espirales no se forman del todo, cambian de color y giran; mientras que en la esfera son espirales grandes que giran, cambian de color y se trasladan en la superficie (véase figura 5.38).

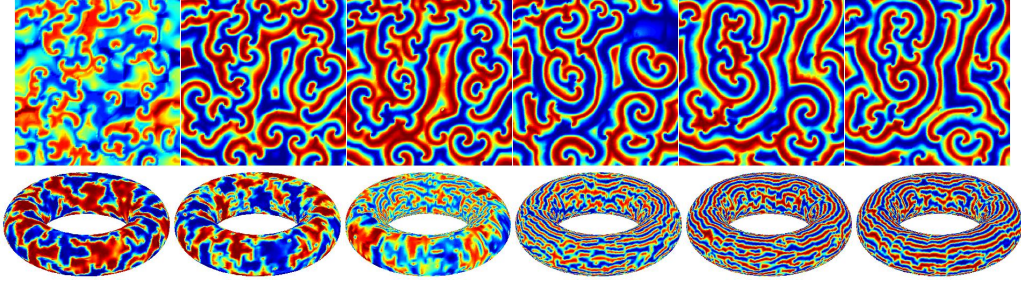


Figura 5.37: Los parámetros son: $\delta_0 = 0.0005$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $c = 0.68 < c^*$. Los patrones en el plano son espirales que crecen, giran y cambian de color, algunos llegan a ser espirales simples, las que se desenrollan y finalmente configuran tipo olas. En el toro se observan patrones que cambian de color del tipo bandeados y espirales en la superficie interior.

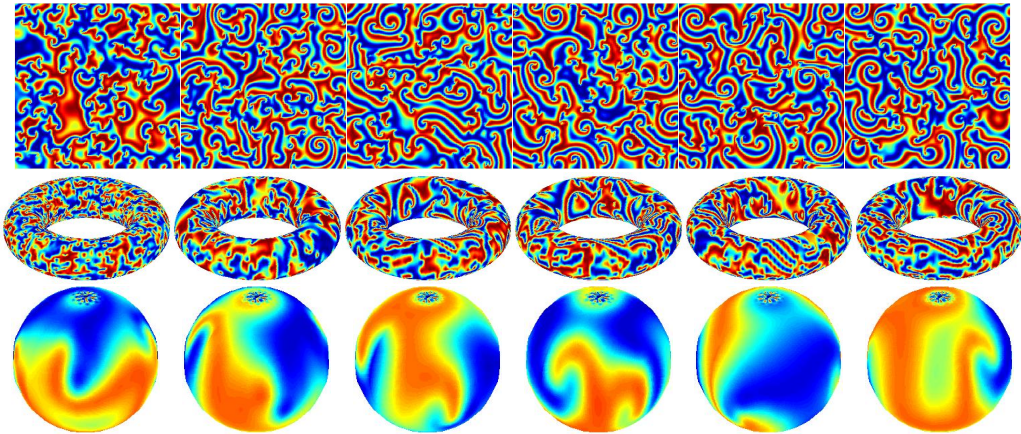


Figura 5.38: Los parámetros son: $\delta_0 = 0.0005$, $z = -0.6$, $a = 0.5$, $b = 0.4$, $c^* < c = 0.8$. Comparamos los patrones de Turing-Hopf que se forman en el plano, el toro y la esfera. En el plano hay espirales que crecen, cambian de color, giran, algunos se deforman a espirales simples y se enrollan; se parten en cada vuelta para formar espirales dobles. En el toro son espirales dobles que crecen, cambian de color y giran. Algunas se deforman a olas, otras a bandas delgadas y cortoas, En la esfera se forman espirales grandes que cambian de color, giran y desplazan.

Finalmente veamos el escenario cuando tenemos crecimiento en las geometrías (véase figura 5.39 y figura 5.40):

Cuando el conjunto de valores de los parámetros es tal que estemos situados en la región donde existe una bifurcación de Turing, y antes del valor de bifurcación de Hopf, se observa que los patrones en la esfera son circunferencias abiertas en el polo norte y una espiral grande en el polo sur, éstas cambian de color y giran; mientras que en el plano son espirales que forman eslabones de cadena que giran y cambian de color; en el toro son espirales y motitas en banda que cambian de color y se enredan transversalmente. Son patrones que una vez establecidos permanecen así, sólo cambian de color véase figura 5.39.

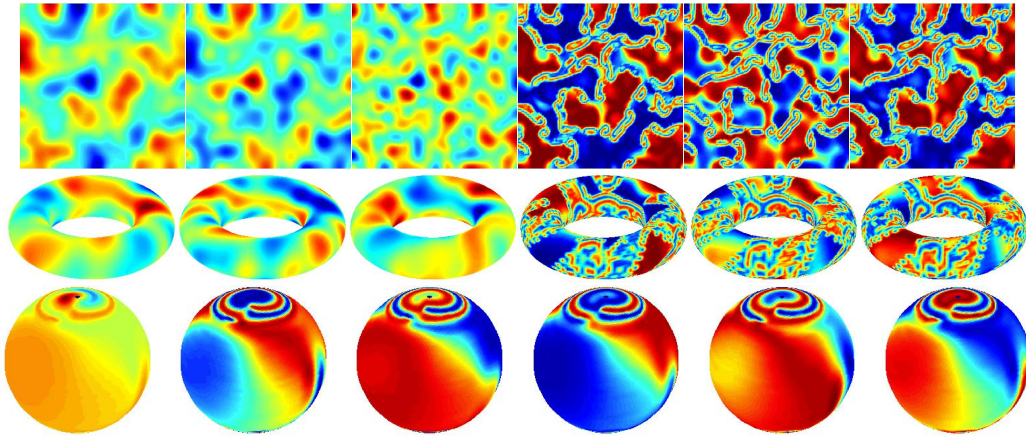


Figura 5.39: *Los parámetros son: $\delta_0 = 0.0005, z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c = 0.68 < c^*$. Comparamos los patrones de Turing que se forman en el plano, el toro y la esfera cuando están creciendo. Son juegos de patrones que una vez formados éstos se mantienen así, cambian de color y giran. En el plano son espirales en forma de eslabones de cadena, en el toro son espirales y motitas en bandas que se enredan transversalmente, mientras que en la esfera son circunferencias abiertas en el polo norte y una espiral en el polo sur.*

Si estamos en la posición donde coexisten las bifurcaciones de Hopf y de Turing, podemos ver que las espirales que giran y cambian de color. Aparecen en abundancia en el plano, disminuyen en el toro y en la esfera sólo se presenta una (véase figura 5.40).

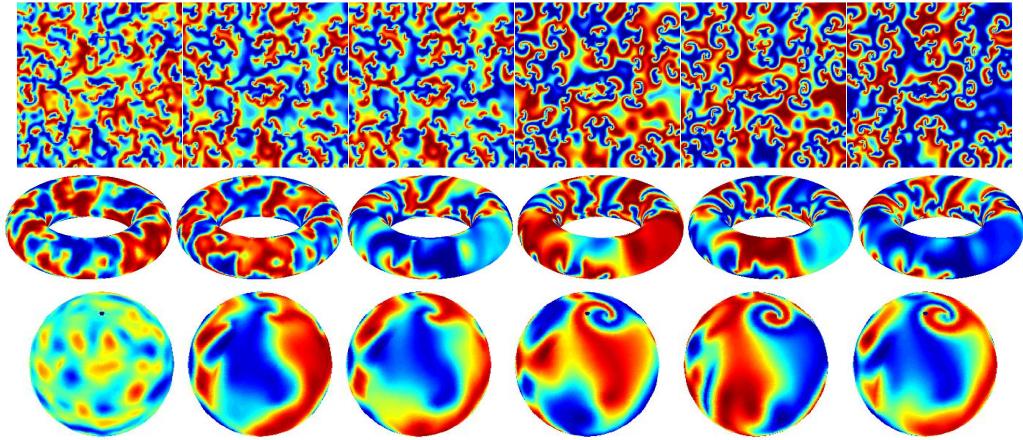


Figura 5.40: *Los parámetros son: $\delta_0 = 0.0005, z = -0.6, a = 0.5, b = 0.4, c^* < c = 0.8$. Comparamos los patrones de Turing-Hopf que emergen en el plano, el toro y la esfera cuando están creciendo. Son espirales que giran, cambian de color.*

Es importante destacar el papel que juega el tamaño inicial del dominio, δ_0 , dado que éste determina si hay suficiente espacio para que se desarrollen los patrones. Estas características se pueden apreciar por ejemplo, para el plano sin crecimiento cuando el tamaño inicial del dominio es $\delta_0 = 0.5$ en la figura 5.5 que son patrones de Turing consistentes de motitas en arreglos hexagonales y la figura 5.6 que corresponde a patrones de Turing-Hopf los que son motitas y algunas bandas cortas. Ahora bien, si el tamaño inicial del dominio es $\delta_0 = 0.0005$ los patrones de Turing correspondientes son espirales que crecen cambian de color, giran, algunas forman patrones tipo olas, éstos están exhibidos en la figura C.1 y los patrones de Turing-Hopf se muestran en la figura C.2 los que son espirales que crecen lentamente, giran, cambian de color, algunas se deforman a espirales simples, se enrollan, se dividen y forman espirales dobles.

Capítulo 6

Métodos asintóticos en morfogénesis

Con la finalidad de entender los patrones desde un punto de vista matemático más directo nos proponemos a hacer un estudio que contempla tanto la parte cualitativa como analítica. Si bien hay mucho trabajo en esta dirección (ver p. ej. Ward [61]). Se tiene, por una parte, un enfoque numérico o asintótico más operacional y, por otra, un enfoque riguroso que si bien aporta demostraciones sobre la existencia no necesariamente aclara el comportamiento cualitativo de las soluciones. Además este enfoque es técnicamente no trivial y a veces la interpretación de los resultados en relación con el problema o las aplicaciones que lo motivaron no es directa. En este sentido, las soluciones asintóticas constituyen un punto intermedio entre los métodos numéricos y los analíticos que además permite validar éstos últimos.

Lo que buscamos es usar las fórmulas de representación de soluciones de ecuaciones de calor de manera implícita en un caso semilineal. Esto por supuesto, no da una representación cerrada de la solución. Más bien se obtiene una ecuación integral (o un sistema de ecuaciones integrales para ser más precisos). Es a estas representaciones a las que aplicamos métodos asintóticos clásicos como el de Laplace para después derivar un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Esto requiere de mayores precisiones. En los sistemas que consideramos, existe un parámetro pequeño natural, relacionado con los coeficientes de difusión. En el caso de que dicho parámetro sea suficientemente pequeño, las soluciones típicas del problema exhiben concentraciones (manchas) que básicamente ya no cambian de forma. Es de esperarse entonces que para describir la dinámica de las soluciones baste con entender

cómo se mueven los centros de estas concentraciones. La solución al sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias al que hacemos mención más arriba representa justamente la evolución de los centros.

Precisemos entonces nuestro planteamiento. Recordemos que algunos modelos de Química, Biología y Ecología, están gobernados por ecuaciones (o sistemas de ecuaciones) de reacción-difusión de la forma

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} - D\Delta u &= f(u), & \text{en } \Omega, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} &= 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{aligned} \tag{6.1}$$

donde $D = \text{diag}(d_1, \dots, d_n)$, cada $d_j > 0$, Ω abierto y acotado, $\partial\omega$ suave.

Cuando el cociente de los coeficientes de difusión es pequeño, el sistema exhibe comportamientos de concentración, es decir, las motas, patrones bandeados o patrones más complejos que representan altas concentraciones (picos) de las sustancias que se encuentran reaccionando y difundiendo. Entonces consideramos que es razonable la aplicación del método de Laplace para aproximar la solución del sistema en cuestión. Tales concentraciones al ser interpretadas como picos los consideramos como una función tipo campana de Gauss. Si pudiéramos aislar una de estas concentraciones y obtener sólo una mota, ésta correspondería a un pico de concentración y en los extremos tendríamos una concentración despreciable.

Al tener varias motas (picos de concentración) y aplicar el método de Laplace, la solución aproximada es la suma de las contribuciones que da cada una de éstas.

6.1. La ecuación del calor

En algunos casos es posible considerar un sistema de reacción-difusión, desde el punto de vista de la descripción del comportamiento de las soluciones, como bien aproximado por un sistema más simple. Por ejemplo, si la razón de los coeficientes de difusión es muy pequeña (digamos en el caso de difusión lenta del activador y difusión rápida del inhibidor), si un pico de concentración ocurre en algún lugar; cuando se activa la producción del inhibidor un pico de éste también aparecerá en el mismo lugar. Sin embargo, como el inhibidor se difunde más rápido, se dispersará permitiendo la aparición de otro pico del activador a una distancia suficientemente grande del primer pico. Esto formará un estado estacionario en el cual el espacio será cubierto con

machas del activador más o menos esparcidos regularmente. Si el activador es por ejemplo un pigmento, digamos melanina, obtendríamos piel moteada. Casos específicos de este tipo son los sistemas de Gierer-Meinhardt, Thomas, etc. Existe un enfoque relacionado que ha sido ampliamente estudiado, el llamado sistema (o ecuación) sombra (ver [29]).

Recordemos que la solución al problema de la ecuación de calor no homogénea

$$\begin{aligned} u_t - k\Delta u &= f(\mathbf{x}, t), \\ u(\mathbf{x}, 0) &= 0, \end{aligned}$$

donde $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$, $0 < t < \infty$, está dada por

$$u(\mathbf{x}, t) = \int_0^t \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{[4\pi k(t-s)]^{n/2}} e^{-\frac{|\mathbf{x}-\mathbf{y}|^2}{4k(t-s)}} f(\mathbf{y}, s) dy ds.$$

6.1.1. Caso $n = 1$

Ahora bien, consideremos el problema donde la parte reactiva del sistema no depende del tiempo t ni de la posición x , explícitamente, sino únicamente de la concentración de los morfógenos. En este caso al tratar de resolver este problema, se tiene que para ciertas formas específicas de la función f es posible hallar una solución, o al menos una aproximación de ésta. Por tal motivo considerando lo expuesto anteriormente respecto a ver las motitas como picos de concentración, hacemos una propuesta de aproximación a la solución, la que describimos a continuación.

Para abordar el problema

$$\begin{aligned} u_t - ku_{xx} &= f(u), \\ u(x, 0) &= 0, \end{aligned} \tag{6.2}$$

donde $-\infty < x < \infty$, $0 < t < \infty$, observamos que la solución está dada de manera implícita de la siguiente forma

$$\begin{aligned} u(x, t) &= \int_0^t \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{4\pi k(t-s)}} e^{-\frac{(x-y)^2}{4k(t-s)}} f(u(y, s)) dy ds \\ &= \int_0^t \frac{1}{\sqrt{k}} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{4\pi(t-s)}} e^{\frac{1}{k} \cdot \frac{-(x-y)^2}{4(t-s)}} f(u(y, s)) dy ds. \end{aligned} \tag{6.3}$$

Procedemos a aplicar el método de Laplace, ver sección B.3 en los apéndices, a la ecuación integral (6.3) tomando como $h(\xi) = -\frac{(x-\xi)^2}{4(t-s)}$, donde el máximo se alcanza en $\xi = x$, y sean $z = \frac{1}{k}$, $g(\xi) = f(u(\xi, s))$ por lo tanto después de hacer algunas operaciones algebraicas llegamos a

$$\begin{aligned} u(x, t) &= \int_0^t \sqrt{z} \cdot \frac{1}{\sqrt{4\pi(t-s)}} \cdot g(a) \cdot \left\{ \frac{-2\pi}{z \frac{-1}{2(t-s)}} \right\}^{1/2} \cdot e^{\frac{1}{k} \cdot 0} ds \\ &= \int_0^t \sqrt{z} \cdot \frac{1}{\sqrt{4\pi(t-s)}} \cdot g(a) \cdot \frac{\sqrt{4\pi(t-s)}}{\sqrt{z}} ds \\ &= \int_0^t g(a) ds = \int_0^t f(u(x, s)) ds. \end{aligned}$$

Por otro lado, al considerar las siguientes condiciones iniciales

$$u(x, 0) = \varphi(x), \quad (6.4)$$

entonces tenemos que la solución es

$$u(x, t) = \int_0^t f(u(x, s)) ds + \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{4\pi kt}} e^{-\frac{(x-y)^2}{4kt}} \varphi(y) dy.$$

Aplicando el método de Laplace ahora al segundo término del lado derecho de la ecuación anterior llegamos a

$$u(x, t) = \int_0^t f(u(x, s)) ds + \varphi(x). \quad (6.5)$$

Primeramente, consideremos que la solución tiene sólo un pico de concentración. Tomando el perfil $u_0(x)$ el cual no depende del tiempo, la función

$$\varphi = \delta(x - \tilde{x}), \quad \tilde{x} \text{ es la posición del centro de la mancha,}$$

lo que conduce a que la solución (6.5) tome la forma

$$u(x, t) = u_0(x - \tilde{x}(t)) = \int_0^t f(u_0(x - \tilde{x}(s))) ds + \varphi(x).$$

Derivando respecto al tiempo la ecuación anterior llegamos a que

$$-\nabla u_0 \cdot \dot{\tilde{x}} = f(u_0(x - \tilde{x}(s))),$$

despejando $\dot{\tilde{x}}$, obtenemos la expresión

$$\dot{\tilde{x}} = -\frac{f(u_0(x - \tilde{x}(s)))}{u_0'(x - \tilde{x}(s))}. \quad (6.6)$$

Con la finalidad de conocer u_0' regresamos al problema (6.2), el cual, debido a que el perfil u_0 no depende del tiempo, se reduce a

$$-\varepsilon u'' = f(u),$$

multiplicando ambos lados de la ecuación por u' y simplificando obtenemos

$$\begin{aligned} -\varepsilon u'' \cdot u' &= f(u) \cdot u' \\ -\frac{d}{dx} \left[\frac{1}{2} \varepsilon (u')^2 \right] &= \frac{d}{dx} f(u), \end{aligned}$$

de donde

$$\frac{1}{2} \varepsilon (u')^2 = c - f(u)$$

y por consiguiente

$$u' = \sqrt{\frac{2}{\varepsilon} [c - f(u)]}.$$

Esta última ecuación conduce a que la ecuación (6.6) se reduzca a

$$\dot{\tilde{x}} = \frac{f(0)}{\sqrt{\frac{2}{\varepsilon} [c - f(0)]}},$$

esto nos indica que la velocidad de desplazamiento de las manchas es constante y depende de $f(0)$.

Regresando al problema (6.2), si la solución (6.5) está compuesta de varios picos de concentración, entonces

$$u(x, t) = \sum_i u_0(x - \tilde{x}_i),$$

y

$$\varphi(x) = \sum_i \delta(x - \tilde{x}_i).$$

Así

$$u(x, t) = \sum_i u_0(x - \tilde{x}_i(t)) = \int_0^t f \left(\sum_i u_0(x - \tilde{x}_i(s)) \right) ds + \varphi(x).$$

Derivando respecto al tiempo la ecuación anterior llegamos a que

$$- \sum_i u_0' \cdot \dot{\tilde{x}}_i = f \left(\sum_i u_0(x - \tilde{x}_i(s)) \right).$$

6.1.2. Caso $n = 2$

Consideremos ahora $u : \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, y sea

$$u_t = \kappa(u_{xx} + u_{yy}) + f(u),$$

con condiciones iniciales y de frontera como sigue

$$\begin{aligned} u(\mathbf{x}, 0) &= \varphi(\mathbf{x}), \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} &= 0, \end{aligned}$$

se observa que la solución es

$$\begin{aligned} u(\mathbf{x}, t) &= \int_0^t \int_{\Omega} \frac{1}{4\pi k(t-s)} e^{-\frac{|\mathbf{x}-\mathbf{y}|^2}{4k(t-s)}} f(u(\mathbf{y}, s)) d\mathbf{y} ds \\ &\quad + \int_{\Omega} \frac{1}{4\pi kt} e^{-\frac{|\mathbf{x}-\mathbf{y}|^2}{4kt}} \varphi(\mathbf{y}) d\mathbf{y} \\ &= \int_0^t \frac{1}{k} \int_{\Omega} \frac{1}{4\pi(t-s)} e^{\frac{1}{k} \cdot \frac{|\mathbf{x}-\mathbf{y}|^2}{4(t-s)}} f(u(\mathbf{y}, s)) d\mathbf{y} ds \\ &\quad + \int_{\Omega} \frac{1}{k} \frac{1}{4\pi t} e^{-\frac{|\mathbf{x}-\mathbf{y}|^2}{4kt}} \varphi(\mathbf{y}) d\mathbf{y}. \end{aligned}$$

De acuerdo a Fedoryuk [24], Wong [62], López y Pagola [36], sea

$$F(z) = \int \int_{\Omega} e^{-zh(x,y)} g(x,y) dx dy,$$

donde $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ es un dominio convexo y acotado, z un parámetro grande y positivo, $h(x,y)$ y $g(x,y)$ son funciones suficientemente continuas en Ω . Si $h(x,y)$ tiene un mínimo en $(x_0, y_0) \in \Omega$, el gradiente $\nabla h(x_0, y_0) = 0$ y el Hessiano $Hh(x_0, y_0)$ es positivo definido, el resultado de Laplace es

$$F(z) \approx \frac{2\pi g(x_0, y_0)}{z \sqrt{\det[Hh(x_0, y_0)]}} e^{-zh(x_0, y_0)}, \quad z \rightarrow \infty.$$

Por lo tanto aplicando el método propuesto tomando como $h(\xi) = \frac{|\mathbf{x}-\xi|^2}{4(t-s)}$, donde el mínimo se alcanza en $\xi = \mathbf{x}$, y sean $z = \frac{1}{k}$, $g(\xi) = f(u(\xi, s))$ llegamos a que

$$u(\mathbf{x}, t) = \int_0^t \left(z \frac{1}{4\pi(t-s)} \frac{2\pi g(\mathbf{x})}{z \sqrt{\frac{1}{4(t-s)^2}}} e^{z \cdot 0} \right) ds + z \frac{1}{4\pi t} \frac{2\pi \varphi(\mathbf{x})}{z \sqrt{\frac{1}{4t^2}}} e^{z \cdot 0}.$$

Después de hacer las reducciones algebraicas, obtenemos

$$u(\mathbf{x}, t) = \int_0^t f(u(\mathbf{x}, s)) ds + \varphi(\mathbf{x}).$$

Hemos observado la solución que se obtiene al resolver el problema de la ecuación del calor no homogénea, en el caso de que la parte reactiva dependa únicamente de la concentración de los morfógenos. Partiendo de esta solución, hemos podido hacer una aproximación de ésta, la cual se simplifica notablemente, quedando una ecuación integral.

Pudimos determinar que la velocidad a la que se mueven los centros de los picos de concentración es constante y que en el caso de que $f(0) = 0$, entonces los picos de concentración permanecerán fijos.

Capítulo 7

Conclusiones

Los patrones en la naturaleza se pueden observar a distintas escalas tanto en seres vivos como inertes. El tratar de entender el por qué se dan esos arreglos ha sido un tema de estudio que se remonta en los años.

En este trabajo presentado exhibimos distintos patrones que se pueden obtener al combinar tanto el crecimiento como la curvatura del dominio donde se está desarrollando el proceso de reacción-difusión de las sustancias químicas llamadas morfógenos por Turing.

Hemos determinado las condiciones para que un sistema de reacción-difusión tenga bifurcaciones del tipo Turing-Hopf. Una vez hecho esto, nos propusimos verificar que los sistemas del tipo FitzHugh-Nagumo satisfacen dichas condiciones.

Los patrones obtenidos mediante las simulaciones numéricas tienen un comportamiento que debido a la bifuración de Hopf se aprecia un cambio de color de rojo a azul y viceversa. Por su parte la inestabilidad de Turing nos permite obtener la configuración de patrones.

Presentamos varias simulaciones numéricas donde se muestran distintos patrones espacio-temporales los que van desde arreglos hexagonales, pasando por laberínticos, contornos concéntricos y espirales. De estos últimos se puede observar que si estamos ubicados más allá del valor crítico de bifuración de Hopf, podemos encontrar una actividad de excitabilidad o relajación, que se manifiesta en la velocidad en que los espirales rotan y cambian de color, de azul a rojo y viceversa.

Estos comportamientos exhiben una caricatura de la actividad del corazón cuando hay fibrilación.

Obtuvimos patrones en el caso estático, es decir, sin crecimiento de tal

forma que nos sirvieran de comparativo con los patrones que se obtienen en el caso con crecimiento, con la finalidad de que se logre apreciar la influencia del crecimiento del dominio. También hicimos simulaciones numéricas en distintas geometrías del dominio a fin de observar la influencia de la curvatura de éste. Pudiendo constatar que, como ha sido observado por otros autores, la influencia del crecimiento y de la curvatura es contundente en la selección de patrones.

Además, con este tipo de sistemas (FitzHugh-Nagumo) hemos podido establecer como aplicación posible el modelar la distribución de los surcos que se forman en la superficie de la biznaga, ya sean del tipo vertical como en espirales. Esto se deja ver en las simulaciones que se han presentado donde se compara una biznaga adulta con una simulación numérica que la semeja. La tasa de crecimiento, en este caso isotrópico y exponencial, determina el tipo de arreglo que tendrán dichos surcos.

De igual forma hemos presentado avances acerca de la aproximación de la solución al problema de sistemas que representan la difusión del calor no homogénea, donde tal inhomogeneidad depende de las concentraciones de los morfógenos y no explícitamente del tiempo y posición. La técnica usada es aplicar el método de Laplace, lo que está justificado porque interpretamos las concentraciones como picos y es de aquí donde se obtiene la mayor contribución, de tal forma que si se tienen varios picos de concentración, la solución está determinada por la suma de sus contribuciones. Es preciso mencionar que estos resultados no fueron aplicados al obtener los juegos de simulaciones que han sido presentados, sin embargo son mostrados como parte de los trabajos que se realizaron durante el desarrollo de esta investigación.

Queda como trabajo de investigación determinar cuestiones de estabilidad y periodicidad de las soluciones al problema de sistemas de reacción-difusión del tipo FitzHugh-Nagumo en dominios que crecen.

Continuar con el trabajo para determinar la dependencia que existe entre el tipo de espirales obtenidos en la superficie de la esfera con la tasa de crecimiento.

Realizar simulaciones numéricas en casos específicos sobre posibles aplicaciones de la aproximación de las soluciones de la ecuación del calor al usar el método de Laplace.

Bibliografía

- [1] M. Abramowitz and I. A. Stegun (Eds.), *Handbook of Mathematical Functions with Formulas, Graphs, and Mathematical Tables*, 9th printing. New York: Dover, 1972.
- [2] A. Aldama, J. L. Gutiérrez, P. Miramontes y F. Sánchez-Garduño: D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948). *Ludus Vitalis*, vol. **XVIII**, No. 34, pp. 3-34, 2010.
- [3] J. L. Aragón, C. Varea, R. A. Barrio, P.K. Maini, Spatial Patterning in Modified Turing Systems: Application to Pigmentation Patterns on Marine Fish, *Forma* **13**, pp. 213-221, 1998.
- [4] J. L. Aragón, M. Torres, D. Gil, R. A. Barrio, P. K. Maini, Turing patterns with pentagonal symmetry, *Physical Review E*, vol. **65**, 051913, 2002.
- [5] I. Barrassa, E. J. Crampin, P. K. Maini, Mode Transitions in a Model Reaction-Diffusion System Driven by Domain Growth and Noise, *Bull. Math. Biol.* **68**, pp. 981-995, 2006.
- [6] R. A. Barrio, C. Varea, J. L. Aragón, P. K. Maini, A Two-dimensional Numerical Study of Spatial Pattern Formation in Interacting Turing Systems, *Bulletin of Mathematical Biology* **61**, pp. 483-505, 1999.
- [7] R. A. Barrio, P. K. Maini, J.L. Aragón y M. Torres, Size dependent symmetry breaking in models for morphogenesis, *Physica D*, 2920, 2002.
- [8] M. Baurmann, T. Gross, U. Feudel, Instabilities in spatially extended predator-prey systems: Spatio-temporal patterns in the neigh-

-
- borhood of Turing-Hopf bifurcations, Preprint submitted to Journal of Theoretical Biology, 2006.
- [9] J. A. Castillo, P. Padilla y F. Sánchez-Garduño, De las formas de la naturaleza a las matemáticas, Ciencia, Revista de la Academia Mexicana de Ciencias, vol. **64**, No. 4, pp. 64-71, 2013.
- [10] J. A. Castillo, P. Padilla y F. Sánchez-Garduño, Patrones de Turing-Hopf en dominios con crecimiento, Gaceta de la RSME, Aceptado.
- [11] J. A. Castillo, F. Sánchez-Garduño y P. Padilla, A Turing-Hopf bifurcation scenario for pattern formation on growing domains, en preparación.
- [12] A. Comanici, M. Golubitsky, Patterns on Growing Square Domains via Mode Interactions, Dyn. Syst.: An Interl. Jour., Vol. **23**, No. 2, pp. 167-206, 2008.
- [13] E. J. Crampin, E. A. Gaffney, P. K. Maini, Mode-doubling and tripling in reaction-diffusion patterns on growing domains: A piecewise linear model, J. Math. Biol. **44**, pp. 107-128, 2002.
- [14] E. J. Crampin, W. W. Hackborn, P. K. Maini, Pattern Formation in Reaction-Diffusion Models with Nonuniform Domain Growth, Bulletin of Mathematical Biol. **64**, pp. 747-769, 2002.
- [15] E.J. Crampin, E.A. Gaffney and P.K. Maini, Reaction and diffusion on growing domains: Scenarios for robust pattern formation, Bull. Math. Biol., **61**, pp. 1093-1120, 1999.
- [16] D'Arcy W. Thompson, *On the growth and form*, Dover Publications Inc., New York, 1992.
- [17] N. G. De Bruijn, *Asymptotic Methods in Analysis*, North-Holland Publishing Co., 1958.
- [18] A. De Wit, G. Dewel, and P. Borckmans, Chaotic Turing-Hopf mixed mode, Phys. Rev. E **48**, R4191 - R4194, 1993.

-
- [19] A. De Wit, Spatial Patterns and Spatiotemporal Dynamics in Chemical Systems, in *Advances in Chemical Physics*, Volume 109 , pp. 435-513, (eds I. Prigogine and S. A. Rice), John Wiley & Sons, Inc., 1999.
- [20] R. Dilão, R. Dilão, Turing Instabilities and Patterns Near a Hopf Bifurcation, arXiv:math-ph/0502047v1, 2005.
- [21] I. Domínguez, R. A. Barrio, C. Varea y J. L. Aragón, Modelo de propagación de ondas solitarias en el corazón, *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16(2):79-92, 2013.
- [22] Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*, Classics in Applied Mathematic, SIAM, 2005.
- [23] A. Erdélyi, *Asymptotic Expansions*, Dover publications, Inc., 1956.
- [24] M. V. Fedoryuk, *Asymptotic Methods in Analysis*, en *Analysis I: Integral representations and Asymptotic Analysis*, R. V. Gamkrelidze Editor, Springer Verlag, 1989.
- [25] R. FitzHugh, Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane, *Biophysical Journal*, **Vol. 1**, pp. 445-466, 1961.
- [26] H. Fujikawa, M. Matsushita, Fractal Growth of Bacillus subtilis on Agar Plates, *Jour. of Phys. Soc. of Japan*, vol. **58**, No. 11, pp. 3875-3878, 1989.
- [27] J. Gjorgjieva, J. Jacobsen, Turing Patterns on Growing Spheres: The Exponential Case, *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, Supplement 2007.
- [28] J. Hale, Large Diffusivity and Asymptotic Behavior in Parabolic Systems, *J. Math. Anal. Appl.* **118**, pp. 455-466, 1986.
- [29] J. Hale, K. Sakamoto, Shadow Systems and Attractors in Reaction-Diffusion Equations, *Applicable Analysis*, Vol. **32**, pp. 287-303, 1989.

-
- [30] W. Just, M. Bose, S. Bose, H. Engel and E. Schöll, Spatiotemporal dynamics near a supercritical Turing-Hopf bifurcation in a two-dimensional reaction-diffusion system, *Phys. Rev. E*, **64**, 026219, 2001.
- [31] T. Kolokolnikov, W. Sun, M. J. Ward, J. Wei, The Stability of a Stripe for the Gierer–Meinhardt Model and the Effect of Saturation, *Siam Journal on Applied Dynamical Systems*, 2006.
- [32] K. Kytta, K. Kaski, R. A. Barrio, Complex turing patterns in non-linearly coupled systems, *Physica A*, Vol. **385**, Issue 1, pp. 105-114, 2007.
- [33] T. Leppänen, M. Karttunen, K. Kaski, R. A. Barrio y L. Zhang, A new dimension to Turing Patterns, *Physica D*, **35**, pp.168-169, 2002.
- [34] T. Leppänen, M. Karttunen, R. A. Barrio, and K. Kaski, Spatio-temporal dynamics in a Turing model, *iccs*, 2004.
- [35] R. T. Liu, S. S. Liaw and P.K. Maini, Oscillatory Turing Patterns in a Simple Reaction-Diffusion System, *Journal of the Korean Physical Society*, Vol. **50**, No. 1, pp. 234-238, 2007.
- [36] J. López, P. Pagola, A simplification on the Laplace method for double integrals. Application to the second Appell function, *Electronic Transaction on Numerical Analysis*, Vol. **30**, pp. 224-236, 2008.
- [37] A. Madzvamuse, E. A. Gaffney and P. K. Maini, Stability analysis of non-autonomous reaction-diffusion system: the effects of growing domains, *J. Math. Biol* **61**, pp. 133-164, 2010.
- [38] J. E. Marsden and M. McCracken, *The Hopf Bifurcation and Its Applications* (Applied Mathematical Sciences), Springer, 1976.
- [39] M. Matsushita, H. Fujikawa, Diffusion-Limited Growth in Bacterial Colony Formation, *Physica A*, **168**, pp. 498-506, 1990.
- [40] H. Meinhardt, *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*, Springer, 2009.

-
- [41] M. Meixner, S. Bose and E. Scholl, Analysis of complex and chaotic patterns near a codimension-2 Turing-Hopf point in a reaction-diffusion model, *Physica D* 109, 128-138, 1997.
- [42] M. Meixner, A. De Wit, S. Bose, H. Engel, and E. Schöll, Generic spatiotemporal dynamics near codimension-two Turing-Hopf bifurcations, *Phys. Rev E*, vol. **55**, num. 6, 1997.
- [43] J. D. Murray, *Mathematical Biology I: Introduction*, Springer Verlag, 2002.
- [44] J. D. Murray, *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer Verlag, 2003.
- [45] J. Murray, *Asymptotic Analysis*, Springer Verlag, 1984.
- [46] J. D. Murray, M. R. Myerscough, Pigmentation pattern formation on snakes, *J. Theor. Biol.*, **149**, pp. 339-360, 1991.
- [47] J. Nagumo, S. Arimoto, S. Yoshizawa, An active pulse transmission line simulating nerve axon, *Proceeding of the ire*, pp. 2061-2070, 1962.
- [48] K. M. Page, P. K. Maini, N. A. M. Monk, Complex pattern formation in reaction-diffusion systems with spatially varying parameters, *Physica D* **202**, pp. 95-115, 2005.
- [49] K. J. Painter, P. K. Maini, H. G. Othmer, Stripe formation in juvenile *Pomacanthus* explained by a generalized Turing mechanism with chemotaxis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. **96**, pp. 5549-5554, 1999.
- [50] J. E. Pearson, Complex Patterns in a Simple System, *Science, New Series*, Vol. **261**, No. 5118, pp. 189-192, 1993.
- [51] R. G. Plaza, F. Sánchez-Garduño, P. Padilla, R. A. Barrio, and P. K. Maini, The Effect of Growth and Curvature on Pattern Formation, *Journal of Dynamics and Differential Equations*, Vol. **16**, No. 4, October 2004.
- [52] W. H. Press, *et al.*, *Numerical recipes The Art of Scientific Computing*, Cambridge University Press, 2007.

-
- [53] M. R. Ricard, On Turing-Hopf instabilities in Reaction-Diffusion systems. *Biophy. Rev. and Lett*, Vol **3**, Nos. 1 & 2, pp. 257-274, 2008.
- [54] L. A. D. Rodrigues, D. C. Mistro and S. Petrovskii, Pattern Formation, Long-Term Transients, and the Turing-Hopf Bifurcation in a Space- and Time-Discrete Predator-Prey System, *Bull. Math. Biol.*, 2010.
- [55] A. Rovinsky and M. Menzinger, Interaction of Turing and Hopf bifurcations in chemical systems, *Phys. Rev. A*, vol. **46**, num. 10, 1992.
- [56] P. T. Saunders, *Morphogenesis*, Collected Works of A. M. Turing, North-Holland, **Vol. 3**, 1992.
- [57] L. S. Seirin, E. A. Gaffney, R. E. Baker, The dynamics of Turing patterns for morphogen-regulated growing domains with cellular response delays, *Bull. Math. Biol.* **73**(11), pp. 2527-51, 2011.
- [58] C. M. Topaz, A. J. Catllá, Forced patterns near a Turing-Hopf bifurcation, *Phys. Rev. E* **81**, 026213, pp. 1-8, 2010.
- [59] A. Turing, The Chemical Basis of Morphogenesis, *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Series B, Biol. Scs.*, Vol. **237**, No. 641, pp. 37-72, 1952.
- [60] C. Varea, J.L. Aragón y R. A. Barrio, Turing Patterns on a sphere, *Phys. Rev. E* **60**, 1999.
- [61] M. J. Ward, J. Wei, Hopf bifurcation of spike solutions for the shadow GiererMeinhardt model, *European Journal of Applied Mathematics*, **14**(06):677 - 711, 2003.
- [62] R. Wong, *Asymptotic Approximations of Integrals*, SIAM, 1989.
- [63] T. E. Woolley, R. E. Baker, E. A. Gaffney, P. K. Maini, Influence of stochastic domain growth on pattern nucleation for diffusive systems with internal noise, *Phys. Rev. E* **84**, 041905, pp. 1-13, 2011.
- [64] Xin-She Yang, *An Introduction to Computational Engineering with Matlab*, Cambridge Int Science Publishing, 2006.

- [65] J. F. Zhang, W. T. Li, X. P. Yan, Hopf bifurcation and Turing instability in spatial homogeneous and inhomogeneous predator-prey models, *Applied Mathematics and Computation* 218, pp. 1883-1893, 2011.

Apéndice A

Código Matlab para la obtención de patrones de Turing-Hopf en sistemas de Fitzhugh-Nagumo

Ahora aplicaremos los métodos de discretización al sistema de ecuaciones con crecimiento en casos particulares.

```
time=400000;  
  
s = RandStream('mt19937ar','Seed','shuffle');  
RandStream.setGlobalStream(s);  
  
n=256;  
delta0=0.05;  
  
%Valores de los parámetros  
z=-0.6;  
a=0.5;  
b=0.4;  
c=0.68;  
d=15.0;  
  
name='p1aTH05sc';
```

```

alpha=0.001;
dt=0.01;

%punto cr\`itico
u0=0.4160406534;
v0=0.2091871303;

%partes reactivas
fstr='c*(z+v(I,J)+u(I,J)-u(I,J).^3/3)';
gstr='-(u(I,J)-a+b*v(I,J))/c';

u=zeros(n+2); v=zeros(n+2);

% Inicializar variables u y v
u(2:n+1,2:n+1)=0.9*u0+0.2*u0*rand(n);
v(2:n+1,2:n+1)=0.9*v0+0.2*v0*rand(n);

Du=zeros(n);
Dv=zeros(n);

I=2:n+1; J=2:n+1;

%matrices para condiciones de Neumann
au=zeros(n);
ad=zeros(n);
ar=zeros(n);
al=zeros(n);

au(:,1:n-1)=ones(n,n-1);
ad(:,2:n)=ones(n,n-1);
ar(1:n-1,:)=ones(n-1,n);
al(2:n,:)=ones(n-1,n);

fig=figure;
set(gcf,'Color',[1,1,1]);

iter=1;

```

```

for step=1:time,
    %funcion de crecimiento: Exponencial
    rho=exp(alpha*dt*step);
    delta=delta0/(rho^2);
    delta1=2*alpha;

    %Laplaciano discretizado
    Du(I-1,J-1)= ar.*(u(I+1,J)-u(I,J))+al.*(u(I-1,J)-u(I,J))...
        +au.*(u(I,J+1)-u(I,J))+ad.*(u(I,J-1)-u(I,J));
    Dv(I-1,J-1)= ar.*(v(I+1,J)-v(I,J))+al.*(v(I-1,J)-v(I,J))...
        +au.*(v(I,J+1)-v(I,J))+ad.*(v(I,J-1)-v(I,J));

    uant=eval(fstr);
    vant=eval(gstr);

    %Aproximacion de u y v
    u(I,J)=u(I,J)+(delta*Du-delta1*u(I,J)+uant)*dt;
    v(I,J)=v(I,J)+(delta*Dv-delta1*v(I,J)+vant)*dt;

    %para visualizar y tomar fotos instantaneas cada 500 iteraciones
    if (mod(step,500)==0)
        pcolor(u(I,J));
        shading interp;
        axis equal tight;
        axis off;
        text(-8,0,num2str(step),'FontSize',12);
        mm(iter)=getframe(fig,[115 42 353 353]);
        str=strcat(name, num2str(iter),'.jpg');
        imwrite(mm(iter).cdata,str);
        iter=iter+1;
    end
end

%crear un video con las fotos instantaneas tomadas
movie2avi(mm,name,'compression','None')
%Nota: En windows y Linux usar las siguientes instrucciones antes de la linea 'm
%lighting phong;
%set(gcf,'Renderer','zbuffer');

```

Apéndice B

Expansión Asintótica

B.1. El principio de la fase estacionaria

Se trata de encontrar el comportamiento asintótico de la integral

$$u(x) = \frac{1}{2\pi} \int_0^\infty \cos\{m[x - tf(m)]\} dm, \quad \text{cuando } x \rightarrow \infty \quad (\text{B.1})$$

donde todas las variables son reales. Sin embargo, hoy en día es común enunciar el principio en términos de la integral

$$I(\lambda) = \int_a^b g(t) e^{i\lambda f(t)} dt, \quad (\text{B.2})$$

donde a, b y la función $f(t)$ son reales, además λ es un parámetro real grande.

Lo que subyace al principio de la fase estacionaria es la aserción que la mayor contribución a la integral (B.2) viene de los puntos donde la *función fase*, $f(t)$, *es estacionaria*, i.e., donde $f'(t)$ se anula. La función $g(t)$ es conocida como la función amplitud en teoría de propagación de ondas.

Si $f(t)$ tiene sólo un punto estacionario, digamos c , en (a, b) , entonces el principio enuncia que asintóticamente tenemos

$$I(\lambda) \sim g(c) \sqrt{\frac{2\pi}{\lambda |f''(c)|}} e^{i[\lambda f(c) + \sigma\pi/4]} \quad (\text{B.3})$$

cuando $\lambda \rightarrow \infty$, donde $\sigma = \text{sgn } f''(c)$.

El caso bidimensional de (B.2) es la integral doble

$$I(\lambda) = \iint_D g(x, y) e^{i\lambda f(x, y)} dx dy,$$

donde D es un dominio acotado, $f(x, y)$ es una función real valuada, y λ es un parámetro positivo grande. Si $f(x, y)$ tiene un sólo punto estacionario, digamos (x_0, y_0) , entonces el análogo a (B.3) es

$$I(\lambda) \sim \frac{2\pi}{\lambda} |\det f''(x_0, y_0)|^{-1/2} g(x_0, y_0) \exp \left\{ i\lambda f(x_0, y_0) + i\frac{\pi}{4} \delta_f(x_0, y_0) \right\}$$

donde

$$\det f''(x_0, y_0) = f_{xx}(x_0, y_0) f_{yy}(x_0, y_0) - f_{xy}^2(x_0, y_0)$$

y

$$\delta_f(x_0, y_0) = \begin{cases} 2 & \text{si } \det f''(x_0, y_0) > 0 \text{ y } f_{xx}(x_0, y_0) > 0, \\ -2 & \text{si } \det f''(x_0, y_0) > 0 \text{ y } f_{xx}(x_0, y_0) < 0, \\ 0 & \text{si } \det f''(x_0, y_0) < 0. \end{cases}$$

B.2. Método del descenso rápido

Consiste en encontrar el comportamiento asintótico de integrales de la forma

$$I(\lambda) = \int_C g(z) e^{\lambda f(z)} dz, \quad (\text{B.4})$$

donde $f(z)$ y $g(z)$ son funciones analíticas, λ es un parámetro grande y C es un contorno en el plano z .

Inicialmente pensado para derivar expansiones asintóticas de funciones de Bessel de orden superior. La idea básica es deformar el contorno C en una nueva trayectoria de integración C' de tal forma que se cumplan las siguientes dos condiciones

- i) C' pasa a través de uno o más ceros de $f'(z)$;
- ii) la parte imaginaria de $f(z)$ es constante sobre C' .

Para obtener una idea geométrica de la nueva trayectoria de integración, escribimos

$$f(z) = u(x, y) + iv(x, y),$$

donde $z = x + iy$, u y v son reales. Si u es tratada como un tercer eje ortogonal a ambos x y y , entonces la ecuación $u = u(x, y)$ define una superficie S en el espacio (x, y, u) . Supongamos que $z_0 = x_0 + iy_0$ es un cero de $f'(z)$. Entonces, por la ecuación de Cauchy-Riemann, $f'(z) = u_x + iu_y$. De donde, $f'(z_0) = 0$ implica

$$u_x(x_0, y_0) = u_y(x_0, y_0) = 0,$$

i.e., (x_0, y_0) es un punto crítico de $u(x, y)$. Dado que u es una función armónica, no tiene ni máximo ni mínimo en un punto interior. Por lo tanto (x_0, y_0) debe ser un punto silla de $u(x, y)$. De aquí que llamemos a z_0 punto silla de $f(z)$.

La forma de la superficie S en el plano (x, y) puede ser representada dibujando las curvas de nivel sobre las cuales u es constante. Las curvas $v = \text{constante}$ son las trayectorias ortogonales a las curvas de nivel, pero son las proyecciones de las trayectorias del ascenso o descenso rápido sobre la superficie. El término descenso rápido proviene de la condición **ii)** anterior.

Suponemos que es posible deformar la trayectoria original de integración en una trayectoria rápida $v(x, y) = \text{constante} = \text{Im } f(z_0)$. Sobre esta trayectoria, tenemos

$$f(z) = f(z_0) - \tau$$

donde τ es real y es monótonamente creciente o monótonamente decreciente. El integrando en (B.4) llega a ser $g(z)e^{\lambda f(z_0) - \lambda\tau}$. Sobre una trayectoria donde $\tau \rightarrow -\infty$, la integral puede diverger. Por esta razón elegimos trayectorias sobre las cuales τ es positiva y creciente.

Esas son las trayectorias del descenso rápido de los puntos silla. Suponemos que la trayectoria original de integración C en (B.4) puede ser deformada en una trayectoria equivalente que consiste de trayectorias de descenso rápido a través de un punto silla. Entonces nuestro problema es reducido a encontrar el comportamiento asintótico de integrales de la forma

$$e^{\lambda f(z_0)} \int_0^\infty g(z) \frac{dz}{dt} e^{-\lambda\tau} d\tau.$$

B.3. Método de Laplace

La idea central de Laplace es que la mayor contribución a la integral, y por tanto a su aproximación asintótica, proviene de la vecindad del punto donde $h(t)$ alcanza su máximo. Si hubiera más de un máximo entonces la aproximación puede tener contribuciones de cada uno de éstos: suponiendo que tenemos integrales de la forma

$$F(x) = \int_{\alpha}^{\beta} g(t)e^{xh(t)} dt \quad (\text{B.5})$$

donde x es real y positivo, $g(t)$ es una función real y continua, h , h' y h'' son reales y continuas en $\alpha \leq t \leq \beta$, siendo α y β reales. Observemos una aproximación asintótica para $f(x)$ cuando $x \rightarrow \infty$

Suponiendo que el máximo es alcanzado en $t = a$, consideramos dos casos

i) si $h'(a) = 0$, $h''(a) < 0$, entonces

$$\int_{\alpha}^{\beta} g(t)e^{xh(t)} dt = g(a) \left\{ \frac{-2\pi}{xh''(a)} \right\}^{\frac{1}{2}} e^{xh(a)} + e^{xh(a)} \mathcal{O}\left(x^{-\frac{3}{2}}\right)$$

ii) cuando $h'(a) < 0$, tenemos

$$\int_{\alpha}^{\beta} g(t)e^{xh(t)} dt = \left\{ \frac{\gamma g(a)}{xh'(a)} \right\} e^{xh(a)} + e^{xh(a)} \mathcal{O}\left(x^{-2}\right)$$

donde si

$$a = \begin{cases} 0 & \Rightarrow \gamma = -1 \\ \alpha & \Rightarrow \gamma = -1 \\ \beta & \Rightarrow \gamma = 1. \end{cases}$$

B.3.1. Caso general

De acuerdo a Fedoryuk, véase [24], Wong, véase [62] para el caso multi-dimensional, consideremos la ecuación equivalente a (B.5)

$$F(\lambda) = \int_D g(x)e^{\lambda S(x)} dx, \quad (\text{B.6})$$

donde $g(x)$ es una función real valuada, $S(x)$ puede ser compleja valuada, $\lambda > 0$ es un parámetro grande, D un dominio acotado en \mathbb{R}^n con frontera suave.

Sea

$$S'(x) = \nabla S(x), \quad S''(x) = \left(\frac{\partial^2 S(x)}{\partial x_j \partial x_k} \right), \quad 1 \leq j, k \leq n.$$

Un punto estacionario x_0 de $S(x)$ es llamado no degenerado si el Hessiano en x_0 es no cero, i. e.,

$$H_S(x_0) \equiv S''(x_0) \neq 0.$$

Sea $\max_{x \in D} S(x) = S(x_0)$ alcanzado en sólo un punto interior x_0 de D y sea x_0 un punto máximo no degenerado. Entonces para $\lambda \in S_\varepsilon$, $|\lambda| \rightarrow \infty$

$$F(\lambda) = \left(\frac{2\pi}{\lambda} \right)^{n/2} |\det S''(x_0)|^{-1/2} [g(x_0) + O(\lambda^{-1})] \exp \{ \lambda S(x_0) \}.$$

Y su expansión asintótica es

$$F(\lambda) = \exp \{ \lambda S(x_0) \} \lambda^{-n/2} \sum_{k=0}^{\infty} C_k \lambda^{-k}.$$

La demostración de estas fórmulas está basada en el hecho que $S(x)$ localmente se reduce a una suma de cuadrados.

Lema 1 (Lema de Morse) *Sea x_0 un punto estacionario no degenerado de $S(x)$. Entonces por un cambio de variables $x = \phi(y)$ tal que*

$$\phi(0) = x_0, \quad \det \phi'(0) = 1, \quad \phi \in C^\infty,$$

S se reduce localmente a la forma

$$S(x) = S(x_0) + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \mu_j y_j^2.$$

Aquí μ_1, \dots, μ_n son los valores propios de $S''(x_0)$.

La función vectorial inversa $y = \psi(x)$ es de clase C^∞ en una pequeña vecindad de x_0 . Si $S(x)$ es analítica en x_0 , entonces $\phi(y)$ y $\psi(x)$ son analíticas en $y = 0$ y $x = x_0$ respectivamente.

Por el principio de localización podemos suponer que D es una pequeña vecindad de x_0 . Un cambio de variables reduce $F(\lambda)$ a la forma

$$\begin{aligned}\exp\{-\lambda S(x_0)\}F(\lambda) &= \int_V f(y) \exp\left\{\frac{\lambda}{2} \sum_{j=1}^n \mu_j y_j^2\right\} dy, \\ f(0) &= g(x_0).\end{aligned}$$

La vecindad original de t_0 puede ser seleccionada de tal forma que V sea un cubo $|y_j| < \delta$, $1 \leq j \leq n$. Después de esto resta aplicar el método de Laplace unidimensional secuencialmente con respecto a las variables y_1, \dots, y_n .

Apéndice C

Simulaciones

C.1. El plano

C.1.1. Sin crecimiento

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 11.0, \delta_0 = 0.0005$

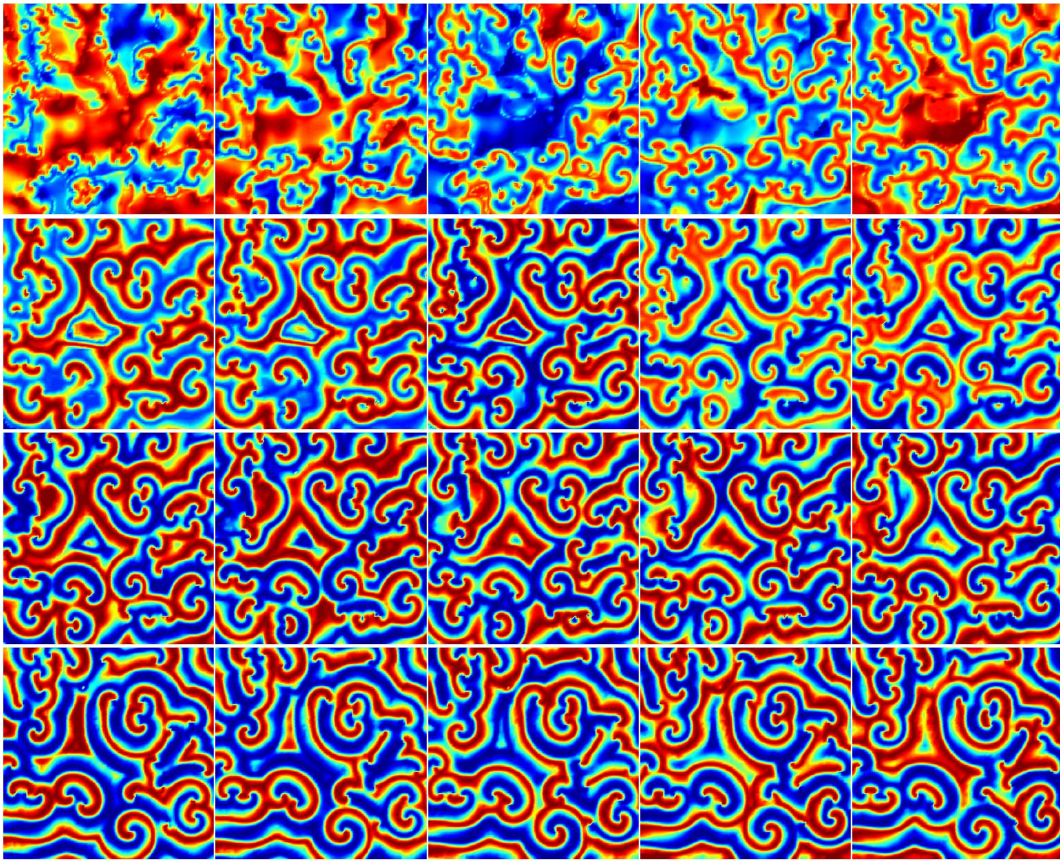


Figura C.1: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $\delta_0 = 0.0005, z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 11.0; c = 0.68 < c^*$.

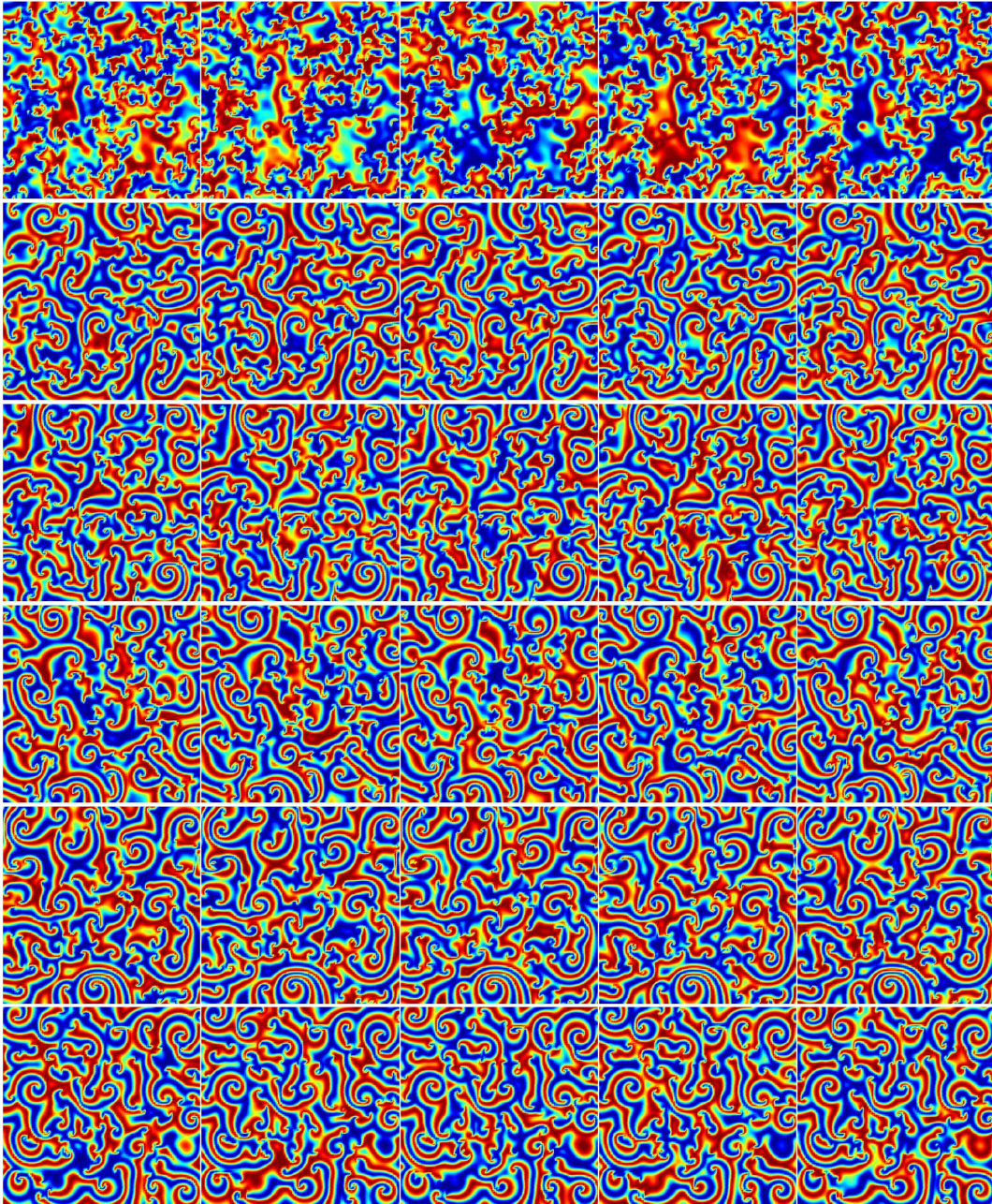


Figura C.2: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 11.0$; $c^* < c = 0.8$.

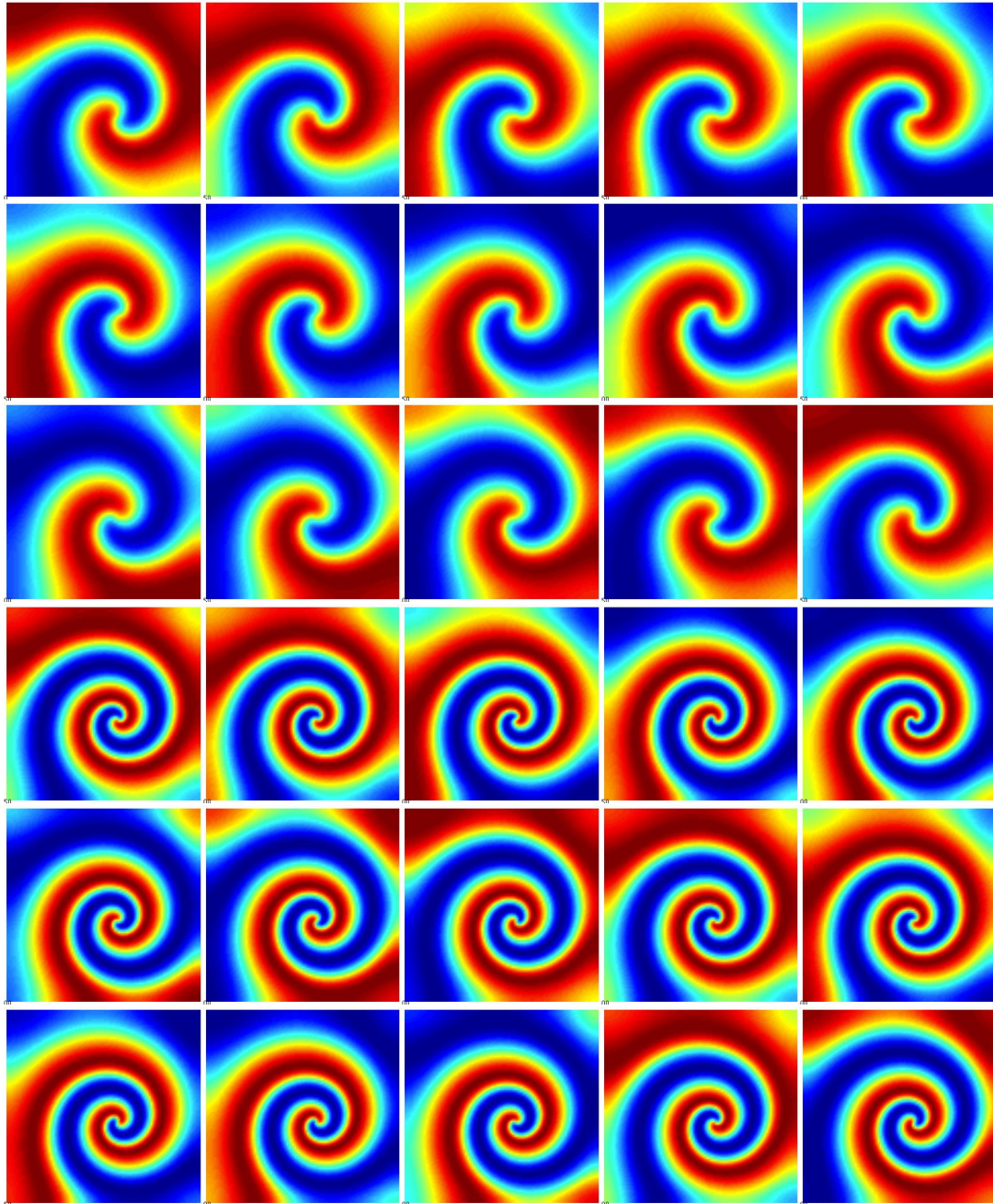


Figura C.3: Acercamiento a las imágenes instantáneas de la figura C.2.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

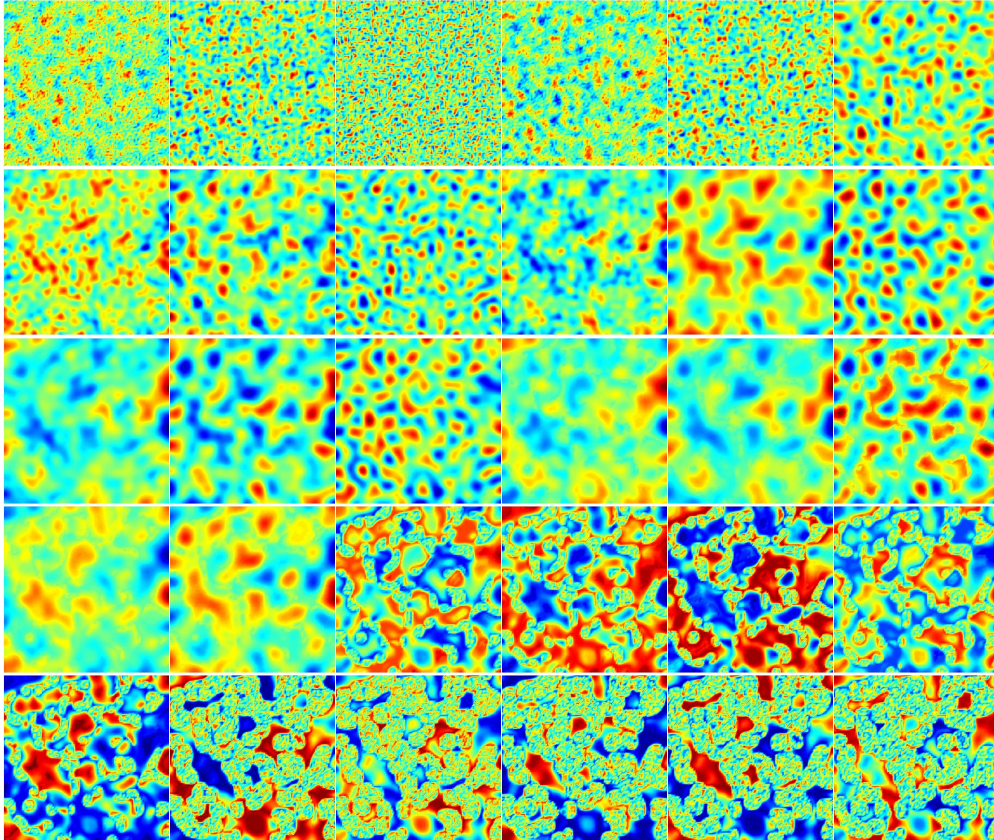


Figura C.4: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 11.0; c = 0.89 < c^*$.

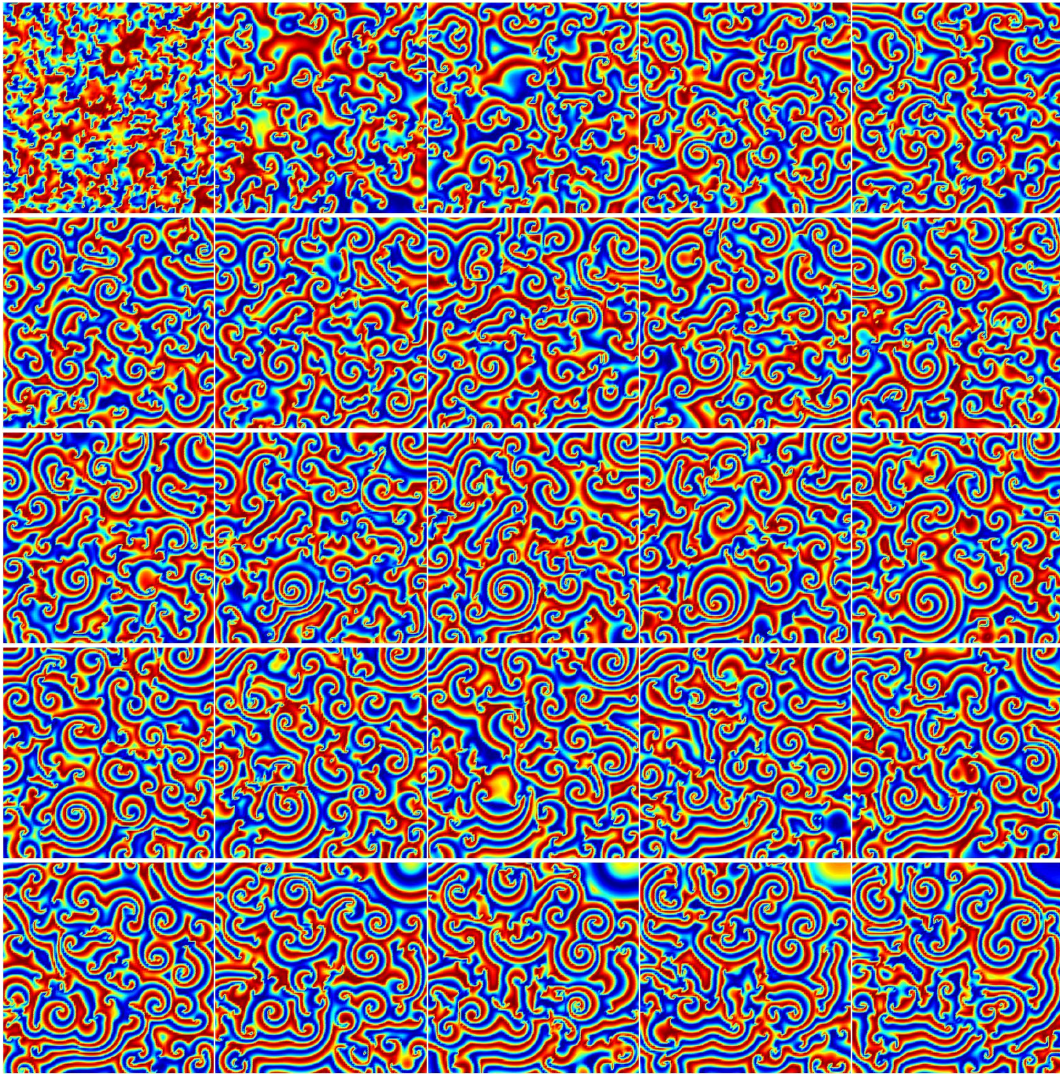


Figura C.5: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$.

C.1.2. Con crecimiento

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 11.0, \delta_0 = 0.0005$

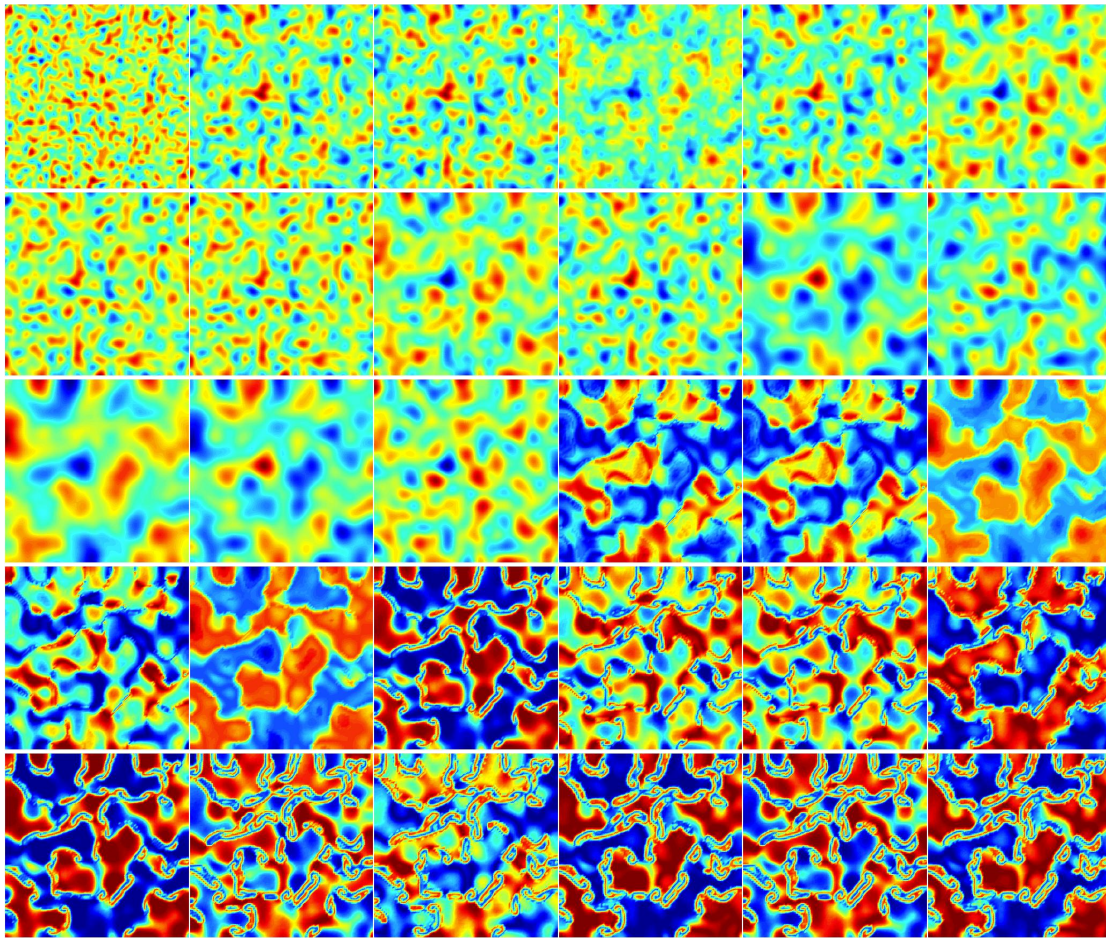


Figura C.6: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 11.0; c = 0.68 < c^*$.

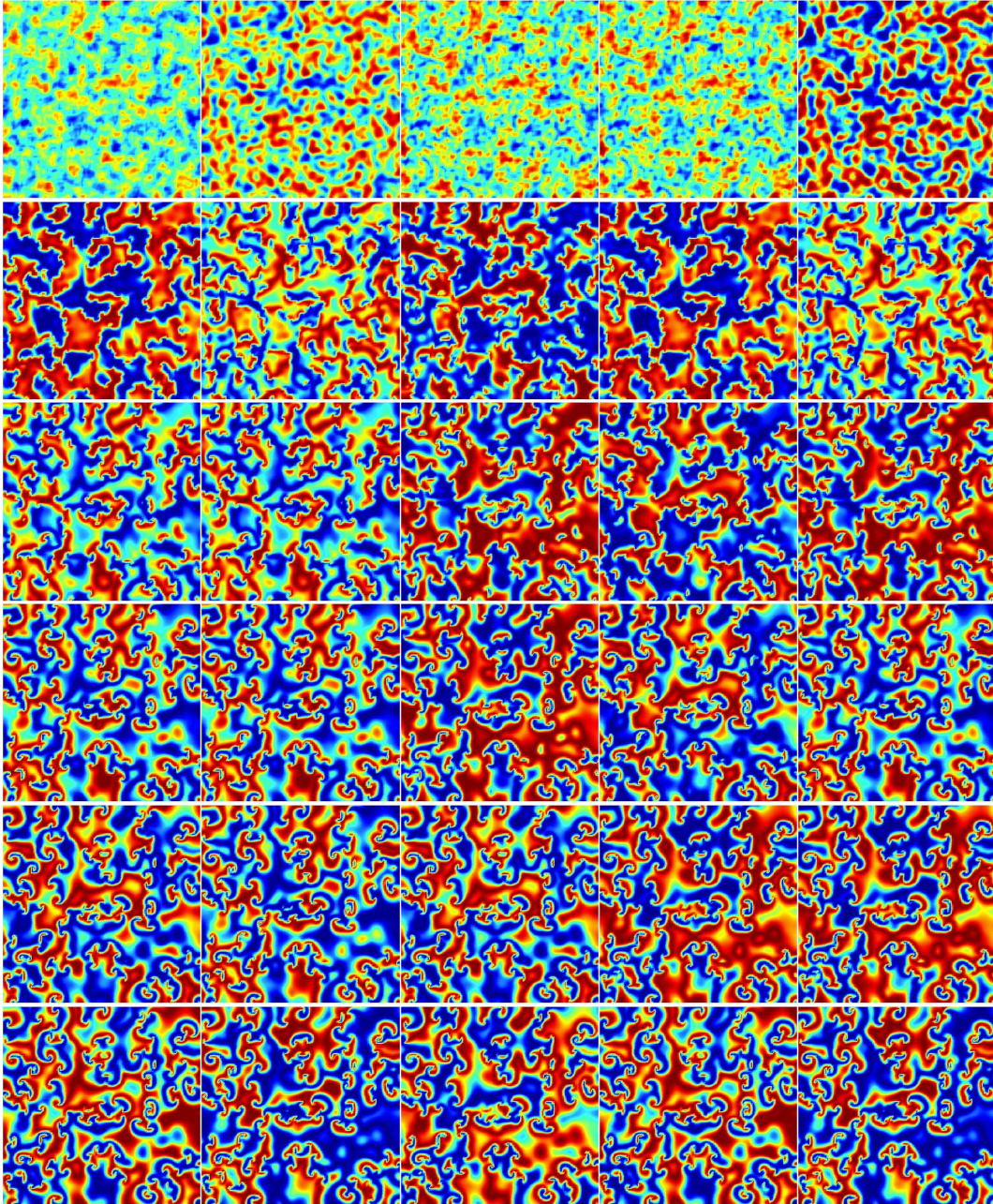


Figura C.7: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 11.0$; $c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

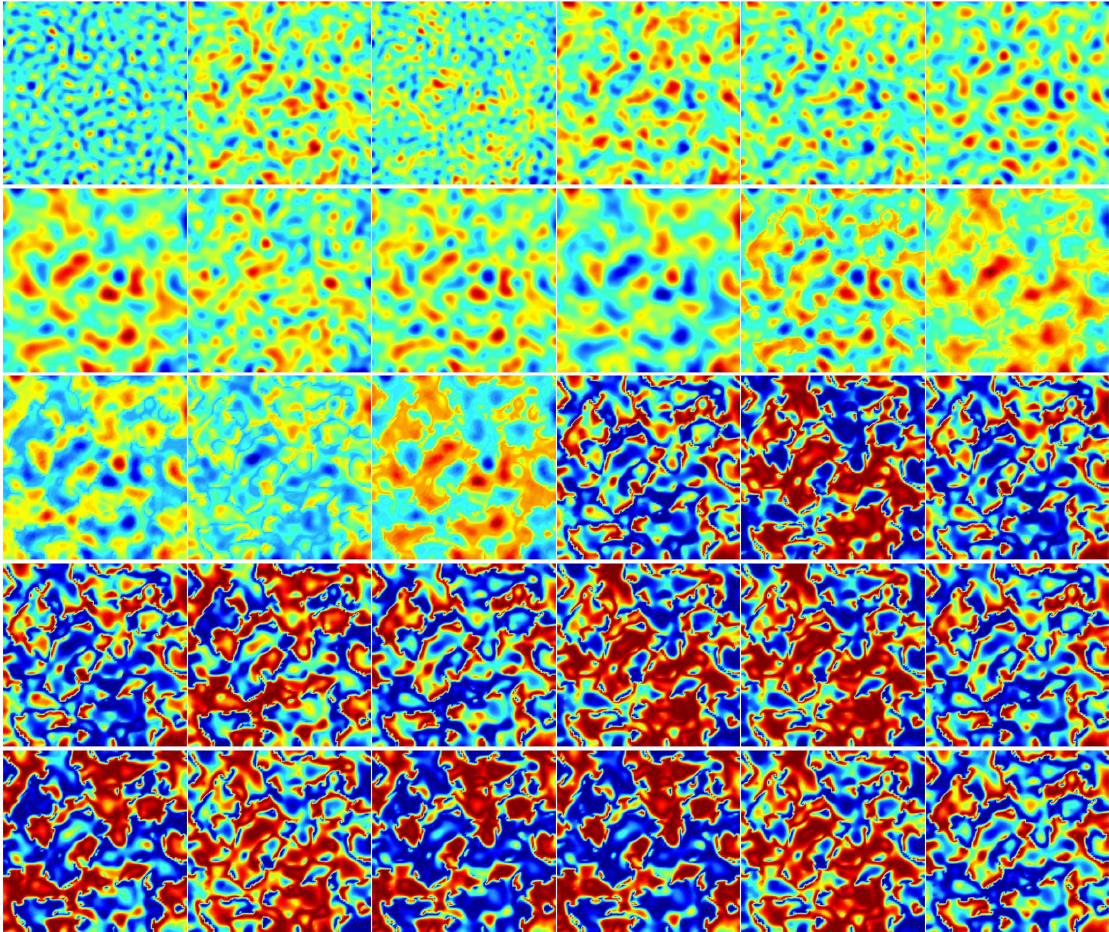


Figura C.8: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 11.0; c = 0.89 < c^*$.

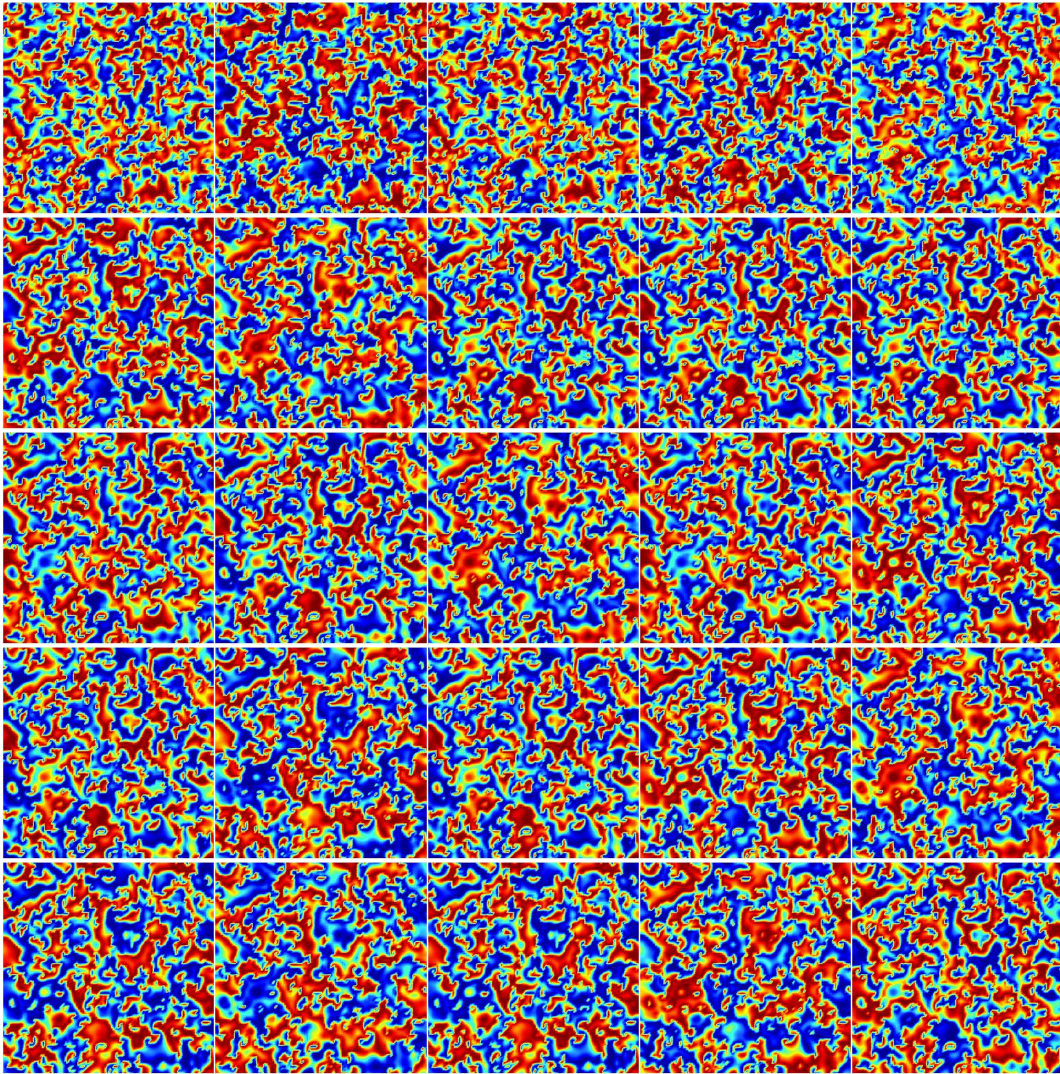


Figura C.9: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$.

C.2. La esfera

C.2.1. Sin crecimiento

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0, \delta_0 = 0.0005$

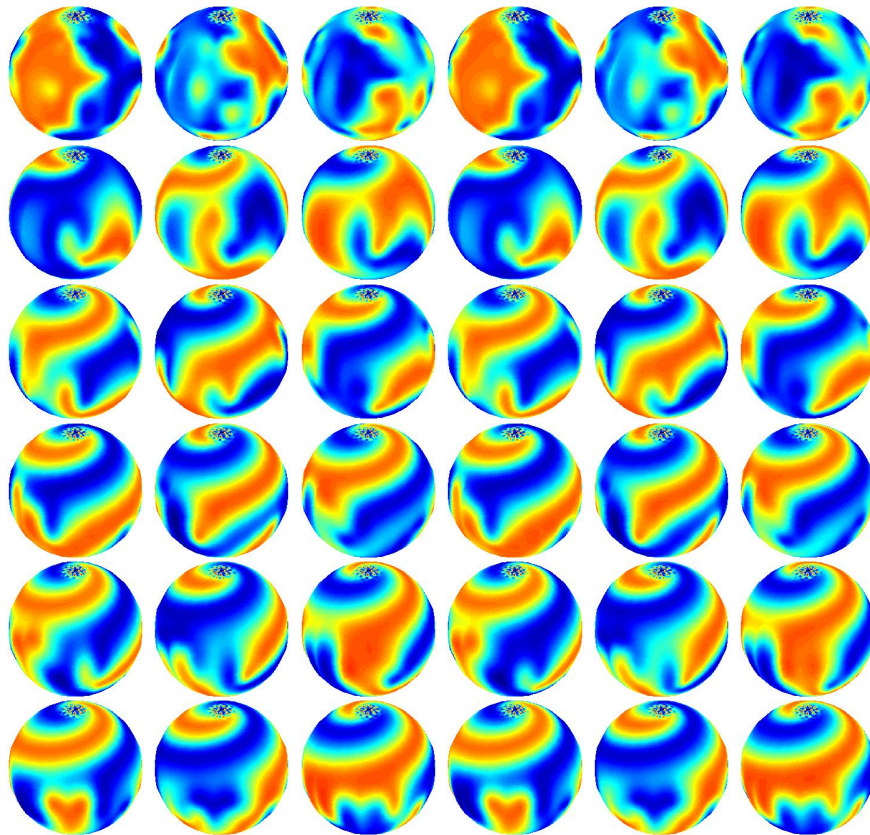


Figura C.10: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0; c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

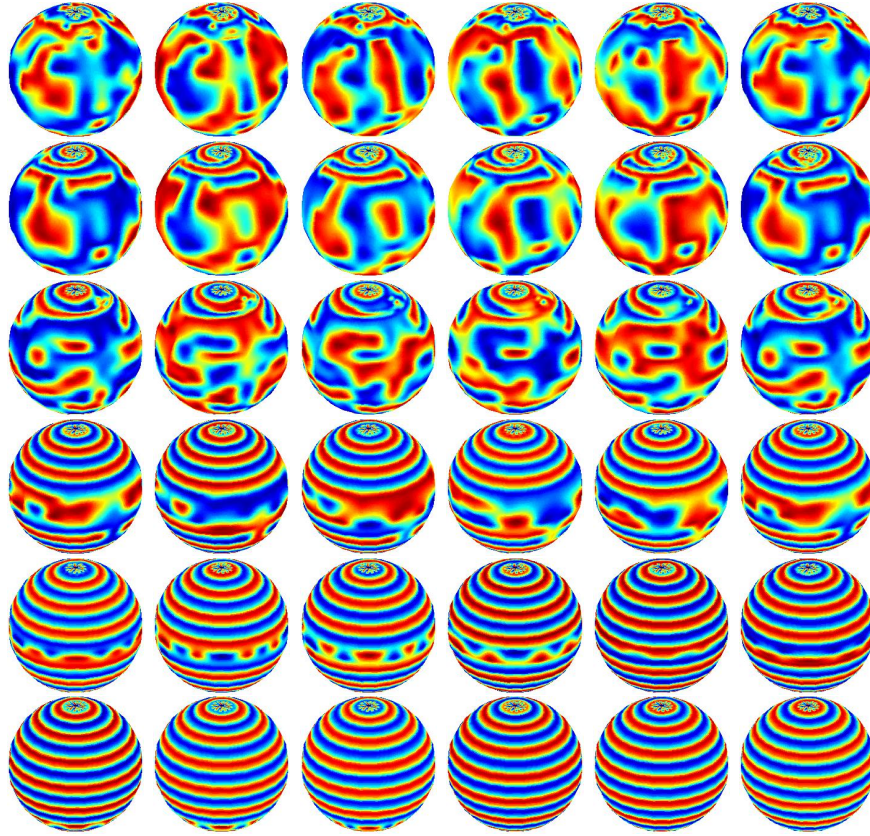


Figura C.11: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0; c^* < c = 1.5$.

C.2.2. Con crecimiento

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0, \delta_0 = 0.0005$

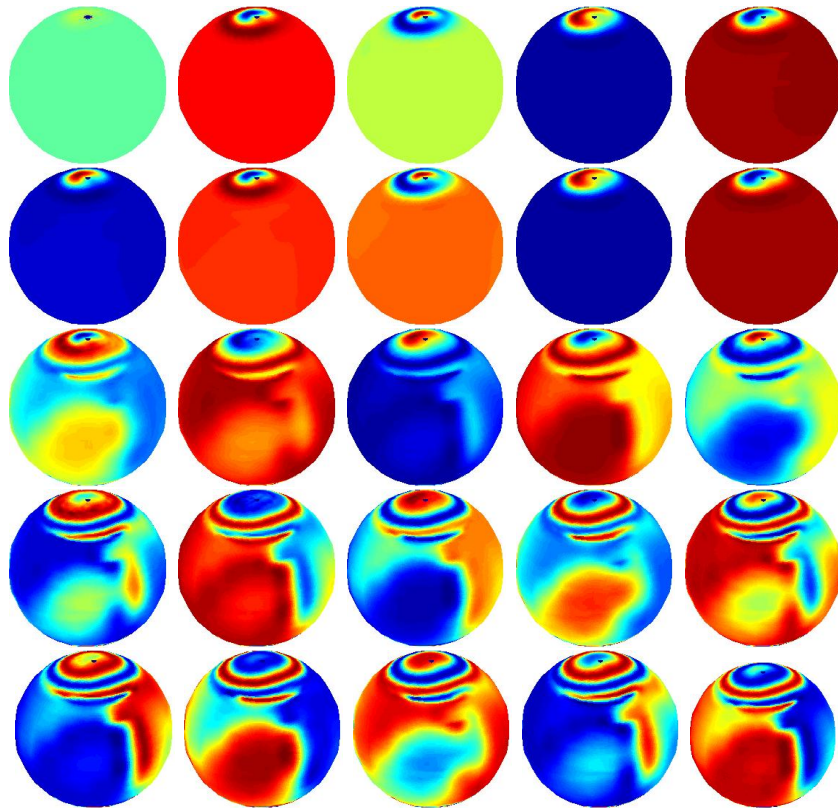


Figura C.12: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0; c = 0.68 < c^*$.

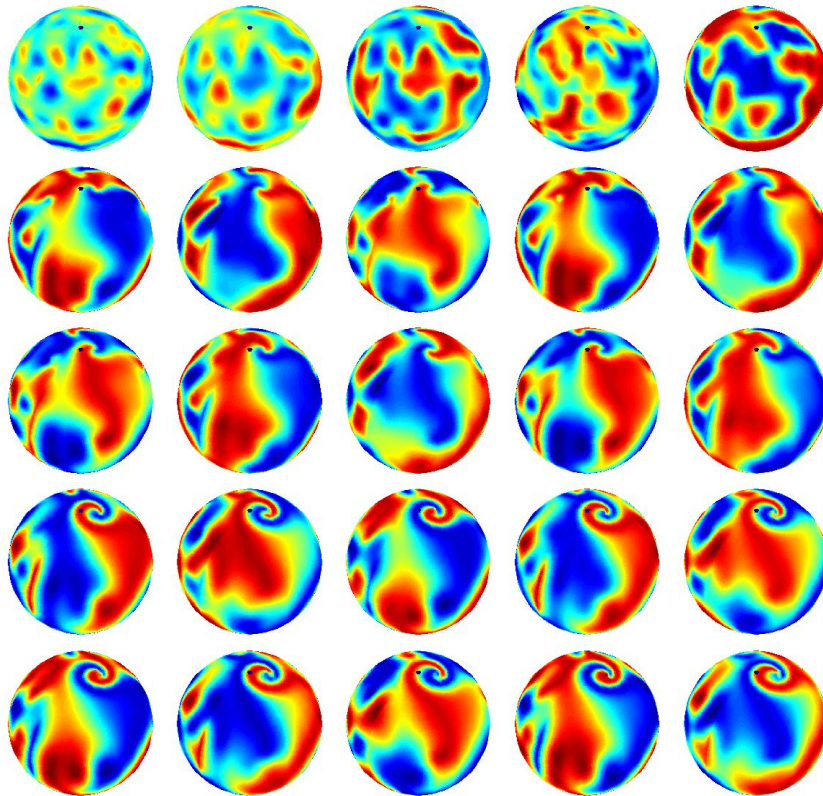


Figura C.13: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$; $c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

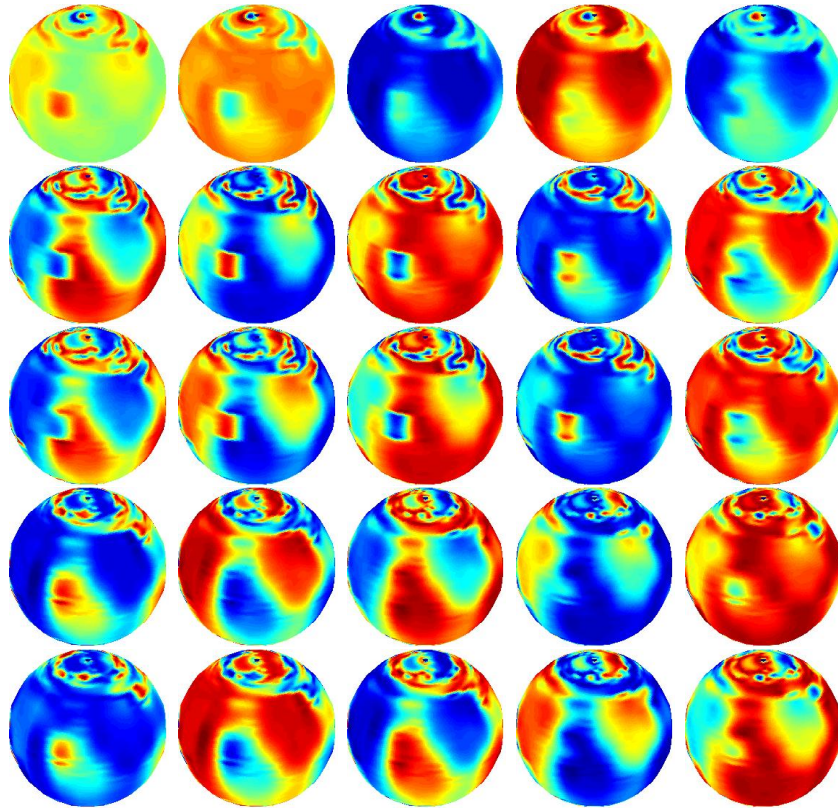


Figura C.14: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0; c = 0.89 < c^*$.

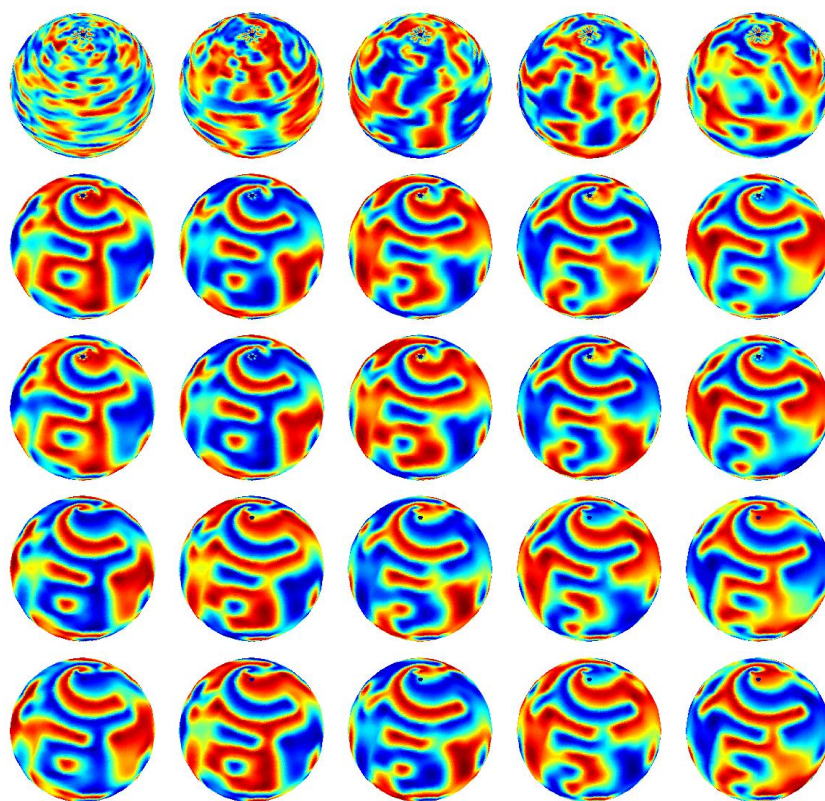


Figura C.15: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$.

C.3. El toro

C.3.1. Sin crecimiento

Caso $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$, $\delta_0 = 0.0005$

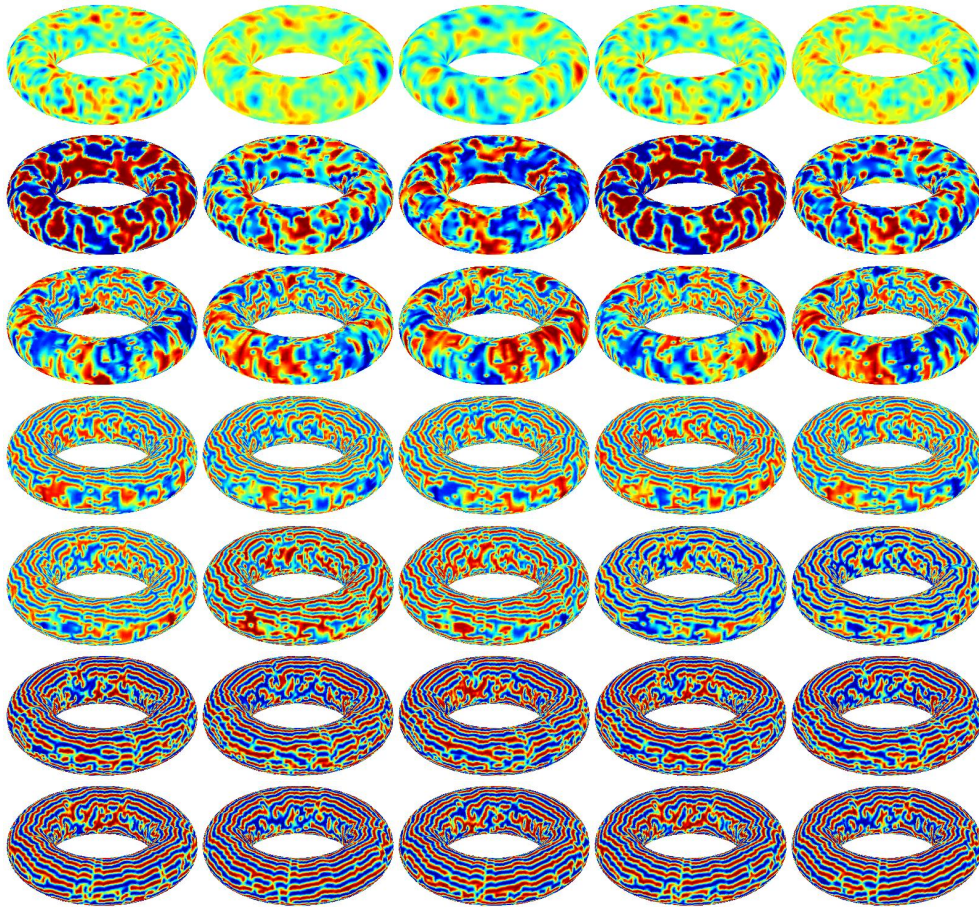


Figura C.16: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$; $c = 0.68 < c^*$.

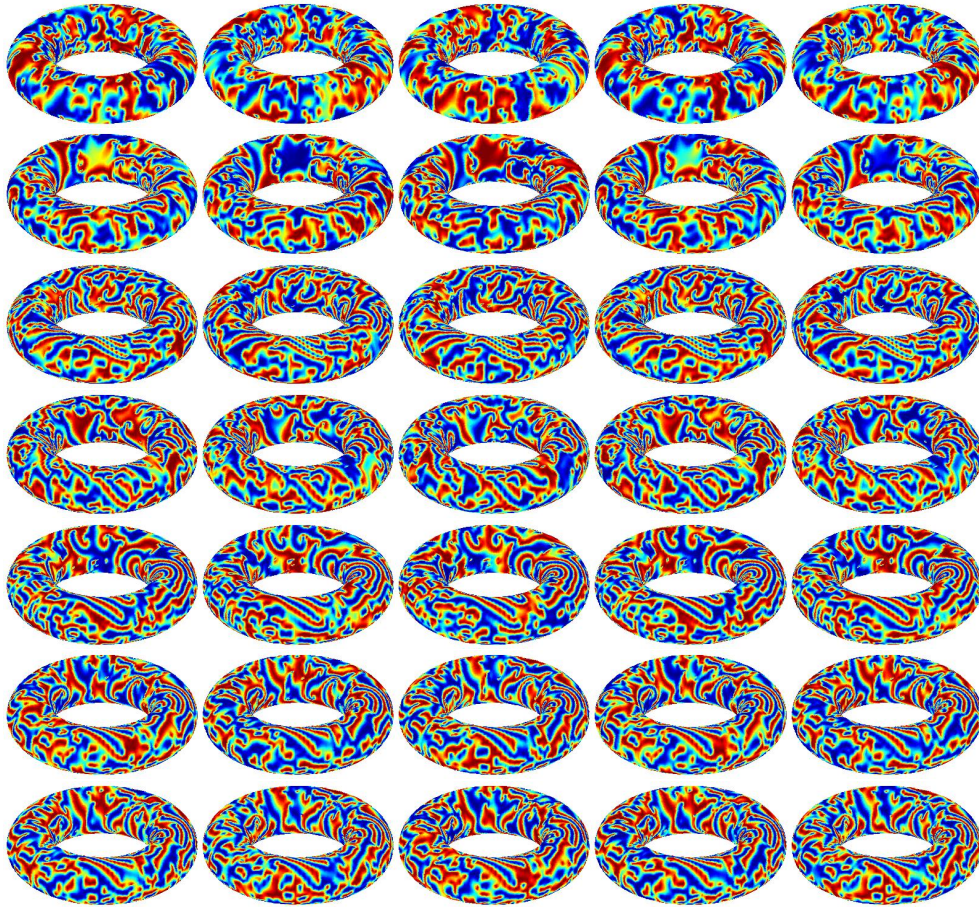


Figura C.17: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.4$; $d = 15.0$; $c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

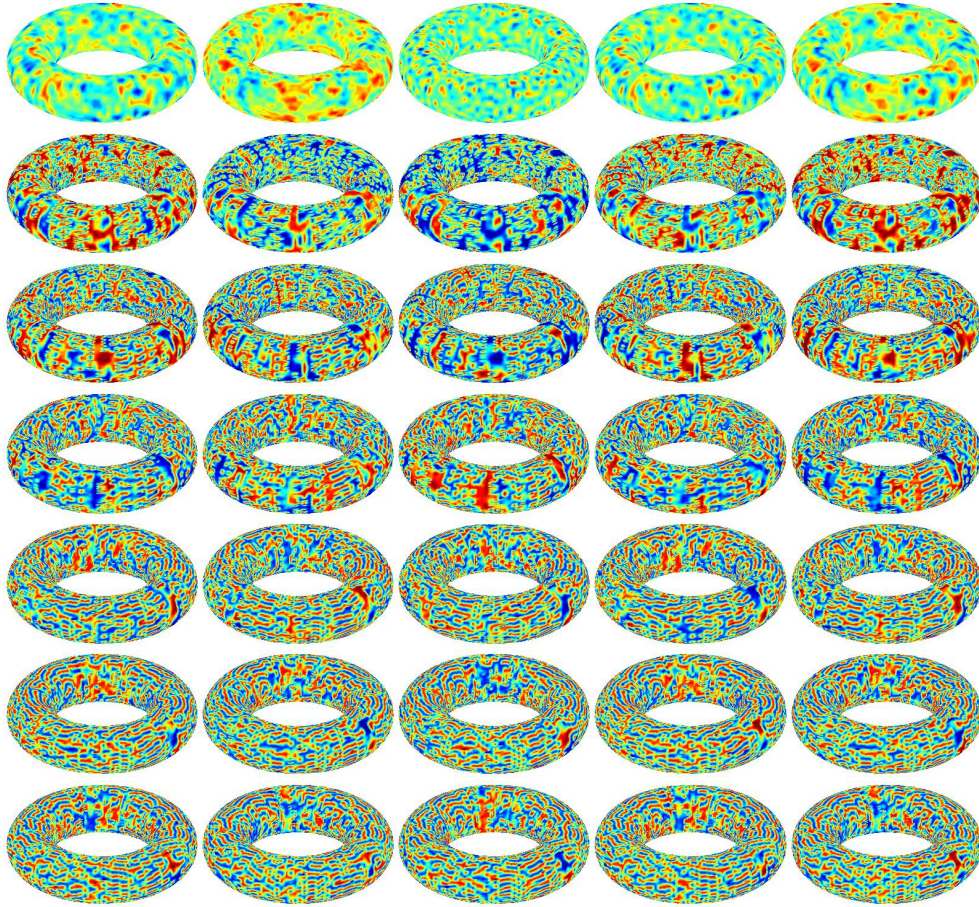


Figura C.18: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0; c = 0.89 < c^*$.

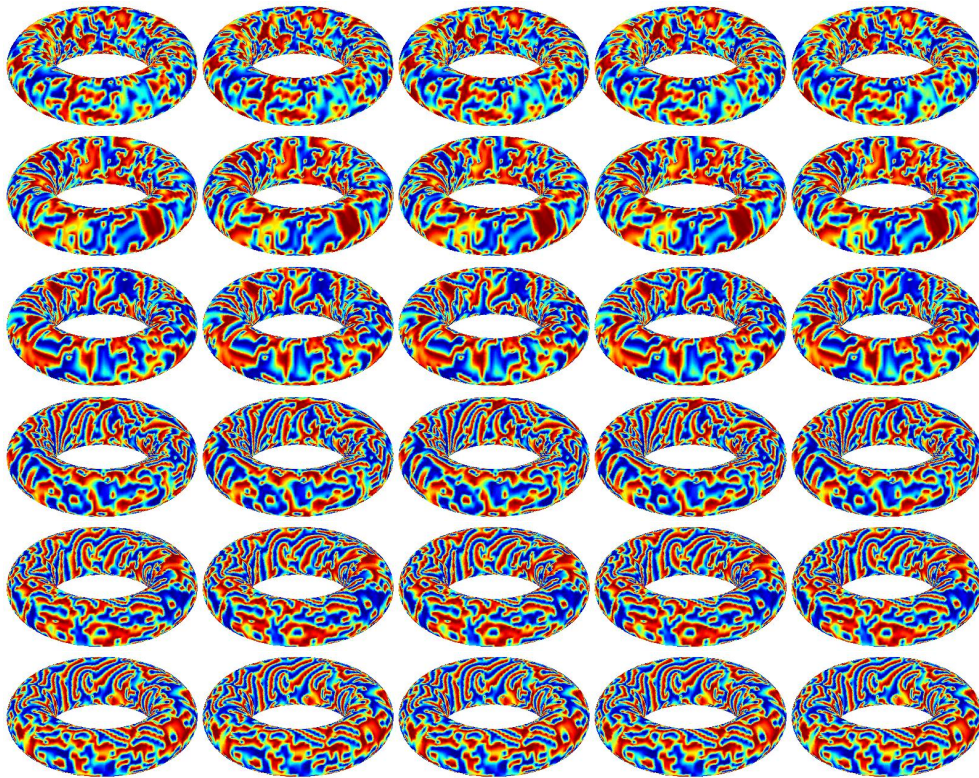


Figura C.19: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6$; $a = 0.5$; $b = 0.8$; $d = 5.0$; $c^* < c = 1.5$.

C.3.2. Con crecimiento

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0, \delta_0 = 0.0005$

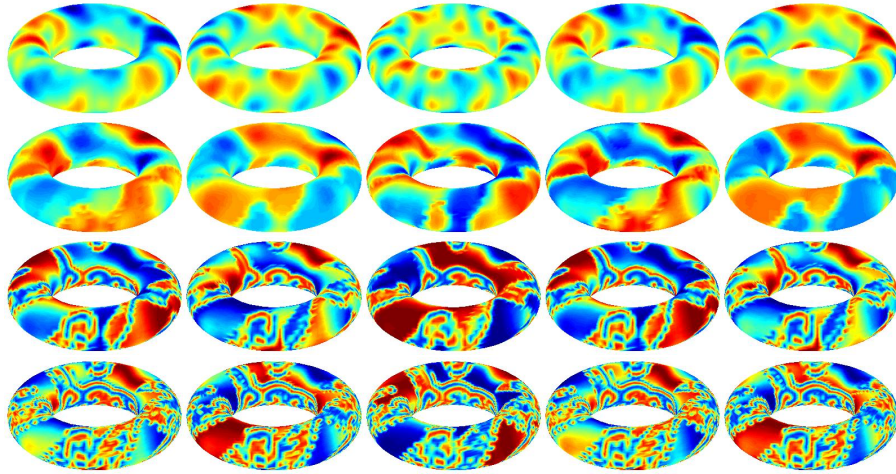


Figura C.20: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0; c = 0.68 < c^*$.

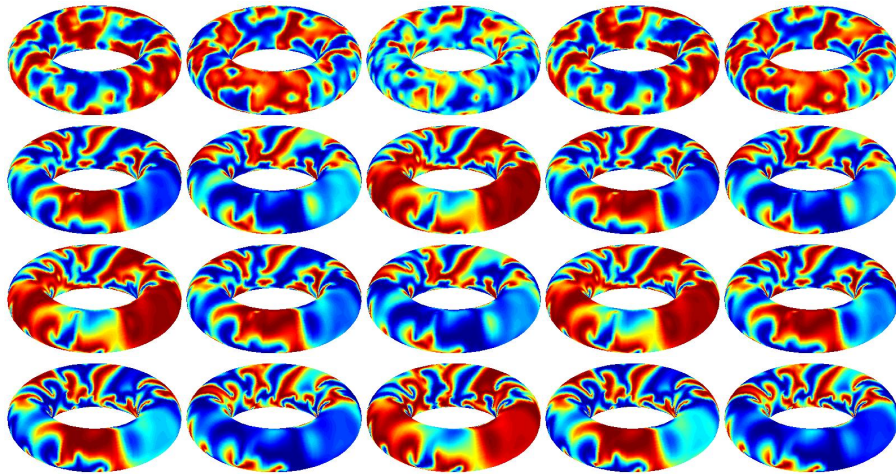


Figura C.21: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.4; d = 15.0; c^* < c = 0.8$.

Caso $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0, \delta_0 = 0.0005$

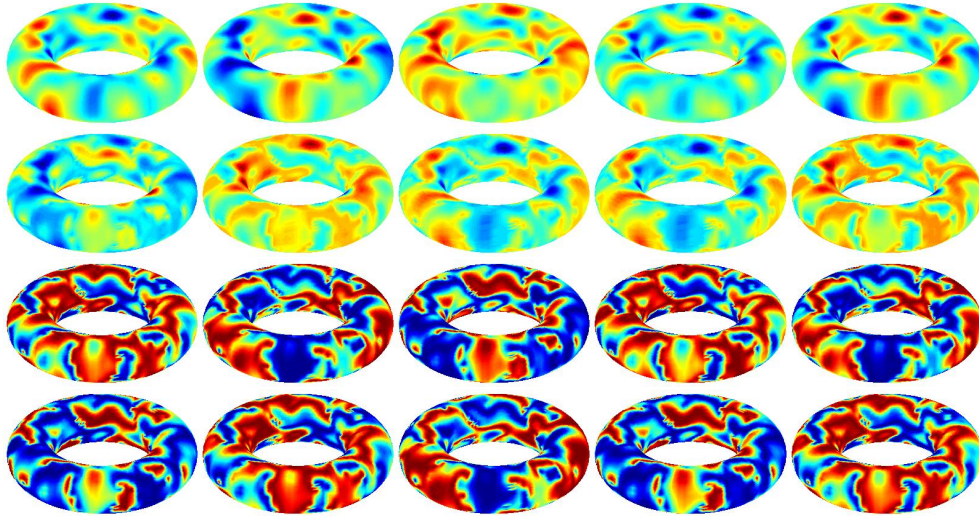


Figura C.22: Patrones de Turing. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0; c = 0.89 < c^*$.

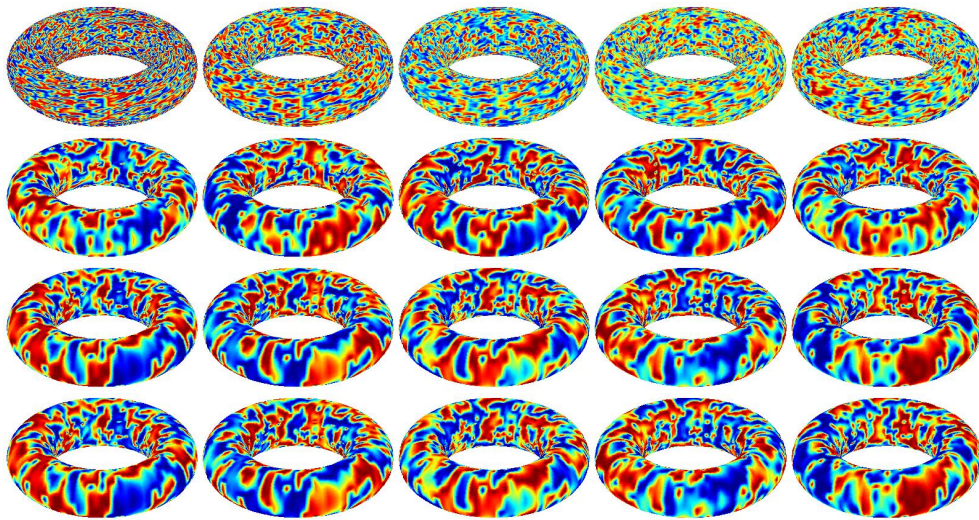


Figura C.23: Patrones de Turing-Hopf. Los valores de los parámetros son $z = -0.6; a = 0.5; b = 0.8; d = 5.0; c^* < c = 1.5$.