



FACULTADE DE MATEMÁTICAS

Traballo Fin de Grao

Ecuaciones para modelos genéticos

Ana Blanco Bugueiro

Julio, 2022

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

GRAO EN MATEMÁTICAS

Traballo Fin de Grao

Ecuaciones para modelos genéticos

Ana Blanco Bugueiro

Julio, 2022

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Trabajo propuesto

Área de Conocimiento: Análisis Matemático.
Título: Ecuaciones para modelos genéticos.
Breve descripción del contenido
En este trabajo se estudiarán algunos modelos relativos a la genética de poblaciones haciendo uso de las ecuaciones diferenciales o en diferencias. Se introducirán modelos que representen fenómenos asociados al mundo real, haciendo un estudio cualitativo de sus soluciones, lo cual permitirá analizar la evolución de la situación a lo largo del tiempo.

Índice

Resumen	VII
Introducción	IX
1. Marco teórico de las ecuaciones en diferencias	1
1.1. Cálculo en diferencias	1
1.2. Ecuaciones en diferencias lineales y no lineales	4
1.3. Resolución de ecuaciones en diferencias lineales	5
1.4. Resolución de ecuaciones en diferencias no lineales	6
1.4.1. Teoría de la estabilidad	7
1.4.2. Método de la escalera o diagrama de Cobweb	10
2. Modelos genéticos con ecuaciones en diferencias	15
2.1. Contexto biológico	15
2.2. Modelos genéticos	16
2.2.1. El equilibrio de Hardy-Weinberg	17
2.2.2. Selección natural con dos fenotipos	20
2.2.3. Selección natural con tres fenotipos	25
2.2.4. Mutaciones	32
3. Modelos genéticos con ecuaciones diferenciales	35

3.1. Contexto biológico	35
3.2. Modelos	37
3.2.1. Tasa de apareamiento constante	39
3.2.2. Tasa de apareamiento proporcional al tamaño de la población de mosquitos con saturaciones	49
Bibliografía	59
Anexos	61
I. Cálculos detallados para el Capítulo 3	63
I.1. Detalle de los cálculos de la Sección 3.2.1	63
I.2. Detalle de los cálculos de la Sección 3.2.2	64

Resumen

En este trabajo se estudiarán problemas relativos a la genética que pueden ser modelados mediante ecuaciones diferenciales y ecuaciones en diferencias. En primer lugar, se introducirá el cálculo en diferencias, que será necesario para estudiar las ecuaciones en diferencias. Además, se presentarán distintos métodos de resolución para dichas ecuaciones, los cuales se aplicarán más tarde a la hora de plantear los modelos referentes a la genética. Tras esto, en cuanto a los modelos, se analizará la evolución con el paso del tiempo de la distribución alélica de un gen en una población haciendo uso de las ecuaciones en diferencias. Finalmente, se utilizarán las ecuaciones diferenciales para estudiar el modelado del problema de los mosquitos transgénicos, una idea bastante actual, y se simularán dichos modelos gráficamente.

Abstract

In this work we will study problems related to genetics which can be modeled using differential and difference equations. In first place, we will introduce the difference calculus, which will be necessary for studying the difference equations. Besides, different methods for solving these equations will be presented and will be applied later to the models concerning genetics. After that, in terms of models, the evolution over time of a gene's allelic distribution in a population will be analyzed, using the difference equations. Finally, differential equations will be used in order to study the modeling of the transgenic mosquitoes problem, a quite current idea, and these models will be simulated graphically.

Introducción

Hay numerosas situaciones de la vida real y de ámbitos muy diversos, como pueden ser la economía, la biología, la medicina o la física, que pueden modelarse recurriendo al uso de herramientas de la rama del Análisis Matemático. Concretamente, este trabajo se centrará en el estudio de modelos, empleando ecuaciones diferenciales y en diferencias, para predecir la evolución de distintos procesos o situaciones referentes al campo de la genética.

La genética es una rama de la biología encargada de estudiar cómo se transmite la herencia de una generación a otra mediante el estudio de los genes. Es así como se pueden plantear modelos matemáticos que describen la evolución de poblaciones con el paso del tiempo, tanto de forma discreta, es decir, de generación en generación (ecuaciones en diferencias), como de forma continua (ecuaciones diferenciales).

En este marco, se puede estudiar el cambio de ciertas características poblacionales que son expresadas por los genes, ya sean características físicas como el color de ojos, o incluso, alteraciones genéticas que dan lugar a enfermedades. Cabe notar que las leyes de la genética se basan en probabilidades, luego solo tendrá sentido el estudio de modelos sobre poblaciones suficientemente grandes.

Este trabajo consta de 3 capítulos. En el primero de ellos, y debido a que las ecuaciones en diferencias no fueron objeto de estudio en el Grado en Matemáticas, se introducen las ecuaciones en diferencias lineales y no lineales y se hace un estudio de los métodos de resolución de las mismas, tanto de forma analítica como gráfica. Para ello, antes de nada, se hace una revisión del cálculo en diferencias, consistente en una serie de herramientas que facilitarán el análisis y resolución de dichas ecuaciones, de forma paralela a lo que ocurre con el cálculo diferencial y las ecuaciones diferenciales. En concreto, se definen los operadores diferencia, shift e identidad, así como la suma indefinida o antidiferencia, y se estudian sus propiedades.

Para continuar, en el Capítulo 2, se modela la distribución alélica de un determinado gen en una población, haciendo uso de las ecuaciones en diferencias. Para esto, primero se presentan diferentes conceptos biológicos básicos, necesarios para el entendimiento de los modelos. Después, se diferencian distintos problemas genéticos de acuerdo con distintas hipótesis iniciales: en primer

lugar, se considera el equilibrio de Hardy-Weinberg, basado en las hipótesis de apareamiento aleatorio e igual tasa de fertilidad y de supervivencia para todos los individuos; para continuar, a partir de modificaciones sobre las hipótesis anteriores, se modelan los fenómenos de selección natural y de mutaciones, ambos muy importantes en la teoría de la evolución.

Para cada uno de ellos, se estudia y modela el problema de forma matemática, se aplican los métodos analítico y gráfico explicados en el Capítulo 1, y se exponen las conclusiones que se obtienen gracias a los mismos. Además, se presentan ejemplos de casos reales que pueden ser representados con cada uno de los modelos.

Para terminar, en el Capítulo 3, se estudian problemas genéticos que pueden modelarse mediante ecuaciones diferenciales. En este caso, se analiza una situación bastante concreta y actual, que es la de los mosquitos transgénicos. Estos son mosquitos modificados genéticamente en un laboratorio y que se utilizan para intentar combatir ciertas enfermedades para las que no existen vacunas, como puede ser la malaria, el dengue o la infección por el virus Zika. De nuevo, se introduce biológicamente el concepto de mosquito transgénico y se estudian distintos modelos en función de la tasa de apareamiento de los mosquitos.

En cada caso, se analiza el problema y se modela recurriendo a sistemas de ecuaciones diferenciales; después, se emplea la teoría de estabilidad para ecuaciones diferenciales con el fin de estudiar cualitativamente las soluciones; y finalmente, se exponen las conclusiones que se obtienen gracias a dicho estudio. Además, se toman ciertos valores para los cuáles se simulan gráficamente estos modelos, comprobándose así el comportamiento estudiado y reflejándose las conclusiones extraídas del estudio.

Como apoyo a este último capítulo, al final del trabajo se incluye un Anexo que detalla los cálculos para la obtención de los resultados recogidos en el mismo, facilitando así la comprensión de los contenidos expuestos.

Capítulo 1

Marco teórico de las ecuaciones en diferencias

Con el fin de estudiar las ecuaciones en diferencias, antes de nada, se verán algunos conceptos básicos del cálculo en diferencias, esto es, una serie de herramientas que facilitarán el análisis y resolución de dichas ecuaciones, en similitud con lo que ocurre con el cálculo diferencial y las ecuaciones diferenciales. Concretamente, se definirán dos nuevos operadores y se analizarán algunas de sus propiedades, para así poder definir las ecuaciones en diferencias e introducir diferentes resultados generales para su resolución.

Para ello se seguirán fundamentalmente el Capítulo 1 de [11] y las Secciones 2.1 y 2.2 de [12], aunque también se puede encontrar información sobre esta teoría en las referencias [9] y [13].

1.1. Cálculo en diferencias

Para empezar, se definirá el operador diferencia, que representa la variación de una función dada, y , cuando la variable independiente t aumenta un paso h .

Definición 1.1. Sea y una función con valores reales o complejos. El **operador diferencia**, Δ , de paso $h > 0$ se define como

$$\Delta y(t) = y(t + h) - y(t).$$

En general, se considerará como dominio de la función y el conjunto de los números naturales, aunque también se podrían tomar intervalos reales.

Para aplicar el operador diferencia sobre una función de dos o más variables, habrá que especificar respecto a cuál de ellas se efectúa la diferencia, como se indica en el siguiente ejemplo.

Ejemplo 1.2. Por un lado, se tiene

$$\Delta_t te^n = (t+h)e^n - te^n = he^n,$$

mientras que, por otro,

$$\Delta_n te^n = te^{n+h} - te^n = te^n(e^h - 1).$$

En este contexto, Δy es la primera diferencia de la función y , y las diferencias de órdenes superiores se definen componiendo el operador consigo mismo. Así, se define la diferencia de segundo orden como

$$\begin{aligned} \Delta^2 y(t) &= \Delta(\Delta y(t)) = \Delta(y(t+h) - y(t)) \\ &= [y(t+2h) - y(t+h)] - [y(t+h) - y(t)] \\ &= y(t+2h) - 2y(t+h) + y(t), \end{aligned}$$

y, en general, la diferencia de orden n :

$$\Delta^n y(t) = \Delta(\Delta^{n-1} y(t)) = \sum_{k=0}^n (-1)^k \cdot \binom{n}{k} \cdot y(t + (n-k)h),$$

que se obtiene por inducción.

Además de este operador, resultaran útiles el operador identidad y el llamado operador shift, que se usan en conjunción con el operador diferencia y se definen como sigue.

Definición 1.3. Sea y una función con valores reales o complejos, el **operador shift**, E , se define como

$$Ey(t) = y(t+h),$$

y, el **operador identidad**, I ,

$$Iy(t) = y(t).$$

Resulta evidente que se cumple que $\Delta = E - I$.

Las propiedades fundamentales del operador diferencia se recogen en el siguiente teorema.

Teorema 1.4. *El operador diferencia cumple las siguientes propiedades:*

1. $\Delta^m(\Delta^n y(t)) = \Delta^{m+n} y(t)$ para todo $n, m \in \mathbb{N}$.
2. $\Delta(y(t) + z(t)) = \Delta y(t) + \Delta z(t)$.
3. $\Delta(Cy(t)) = C\Delta y(t)$ si C es una constante.
4. $\Delta(y(t)z(t)) = y(t)\Delta z(t) + Ez(t)\Delta y(t)$.
5. $\Delta \begin{pmatrix} y(t) \\ z(t) \end{pmatrix} = \frac{z(t)\Delta y(t) - y(t)\Delta z(t)}{z(t)Ez(t)}$.

Llegados a este punto, también resultará útil introducir el operador inverso por la derecha del operador diferencia.

Definición 1.5. Sea y una función con valores reales o complejos. La **suma indefinida** o **antidiferencia** de y , que se denota por $\sum y(t)$, es una función que satisface

$$\Delta \left(\sum y(t) \right) = y(t),$$

para todo t en el dominio de la función y .

La suma indefinida juega el mismo rol que la integral indefinida en el cálculo diferencial, y de la misma manera que dicha integral, no es única. En efecto, se tiene el siguiente teorema.

Teorema 1.6. Si z es una suma indefinida de y , entonces toda suma indefinida de y es de la forma

$$\sum y(t) = z(t) + C(t),$$

donde C es una función con mismo dominio que y tal que $\Delta C(t) = 0$.

Ejemplo 1.7. Dada la función $y(t) = 5^t$, $\Delta y(t) = 5^{t+1} - 5^t = 4 \cdot 5^t$, con lo que $\Delta \frac{y(t)}{4} = 5^t$, y entonces $\frac{5^t}{4}$ es una suma indefinida de y . En general, dada C una función con igual dominio que y tal que $\Delta C(t) = 0$, se tendrá que $\frac{5^t}{4} + C(t)$ es una suma indefinida de y . En efecto,

$$\Delta \left(\frac{5^t}{4} + C(t) \right) = \Delta \frac{5^t}{4} = 5^t,$$

con lo que todas las sumas indefinidas de $y(t)$ vendrán dadas por

$$\sum y(t) = \sum 5^t = \frac{5^t}{4} + C(t).$$

La función C dependerá principalmente del dominio de y . Si se considera el caso más recurrente, esto es, cuando el dominio de y son los números naturales, entonces

$$\Delta C(t) = C(t+h) - C(t) = 0 \quad \forall t \in \mathbb{N}.$$

De esto se deduce que

$$C(1) = C(2) = C(3) = \dots,$$

con lo que la función C debe ser constante. Por otro lado, si el dominio de y son los números reales, entonces, de

$$\Delta C(t) = C(t+h) - C(t) = 0 \quad \forall t \in \mathbb{R},$$

se deduce que $C(t+h) = C(t)$, es decir, que C debe ser una función periódica con período h .

Como corolario del Teorema 1.6, y de acuerdo con lo visto en el Ejemplo 1.7, se tiene el siguiente resultado para funciones con dominio discreto.

Corolario 1.8. Sea y una función definida en un conjunto de la forma $\{a, a+1, a+2, a+3, \dots\}$, con a un número real cualquiera, y sea z una de sus sumas indefinidas. Entonces toda suma indefinida de y está dada por

$$\sum y(t) = z(t) + C,$$

con C una constante arbitraria.

Ahora, de forma análoga a las propiedades del operador diferencia recogidas en el Teorema 1.4, se encuentran las sucesivas propiedades para la suma indefinida.

Teorema 1.9. El operador antidiferencia o suma indefinida satisface las siguientes propiedades:

1. $\sum(y(t) + z(t)) = \sum y(t) + \sum z(t)$.
2. $\sum Cy(t) = C \sum y(t)$, para cualquier constante C .
3. $\sum(y(t)\Delta z(t)) = y(t)z(t) - \sum(Ez(t)\Delta y(t))$.
4. $\sum(Ey(t)\Delta z(t)) = y(t)z(t) - \sum(z(t)\Delta y(t))$.

1.2. Ecuaciones en diferencias lineales y no lineales

Ahora que se han introducido las nociones básicas sobre cálculo en diferencias, ya se está en condiciones de definir los conceptos de ecuación en diferencias, ecuación en diferencias lineal y no lineal y solución, para lo cual se seguirán principalmente las Secciones 2.1 y 2.2 de la referencia [11] y las Secciones 3.1 y 3.2 de [12].

Definición 1.10. Dada una función y definida sobre un conjunto S , se llama **ecuación en diferencias** sobre dicho conjunto a una ecuación que relaciona los valores de y con una o más diferencias $\Delta y, \Delta^2 y, \Delta^3 y, \dots$

De nuevo, es habitual considerar el conjunto S como el conjunto de los números naturales \mathbb{N} , a pesar de que también podría considerarse un intervalo real.

Ejemplo 1.11. Las siguientes son ecuaciones en diferencias:

1. $\Delta y(x) + 7y(x) = 0$.
2. $\Delta^2 y(x) + \Delta y(x) + y(x) = 0$.
3. $\Delta^2 y(x) - xy(x) = 2x + 7$.
4. $y(x)\Delta^3 y(x) = \frac{1}{2}$.

Definición 1.12. Una ecuación en diferencias sobre un conjunto S se dice que es **lineal** si se puede escribir en la forma siguiente

$$p_n(t)y(t+n) + \dots + p_0(t)y(t) = r(t), \quad (1.1)$$

donde $p_0(t), \dots, p_n(t), r(t)$ son conocidas para todo $t \in S$. En caso contrario, se dice que es una ecuación en diferencias **no lineal**.

En este contexto, resulta interesante definir también las ideas de orden y ecuación homogénea, así como el concepto de solución de una ecuación en diferencias.

Definición 1.13. Dada una ecuación en diferencias lineal definida sobre un conjunto S y escrita en la forma dada por (1.1):

1. Se dice que es de **orden n** si $p_n(t) \neq 0$ y $p_0(t) \neq 0$ para todo $t \in S$.
2. Se dice que es **homogénea** si $r(t) = 0$ para todo $t \in S$.

Definición 1.14. Una función y es **solución** de una ecuación lineal en diferencias sobre un conjunto S si los valores de y reducen la ecuación en diferencias a una identidad sobre S . Además, en ese caso, se dice que los valores de y **satisfacen** la ecuación en diferencias.

Cabe notar que una ecuación en diferencias puede no tener solución o, por el contrario, poseer infinitas, por lo que, en el segundo de estos casos, resolver una ecuación en diferencias consiste en encontrar todas sus soluciones.

1.3. Resolución de ecuaciones en diferencias lineales

En el caso de las ecuaciones en diferencias lineales, siempre va a existir al menos una solución y, bajo ciertas condiciones, tan solo una. En efecto, la mayoría de problemas de la vida real que se resuelven con ecuaciones en diferencias lineales poseen una única solución, ya que esta debe cumplir a mayores una serie de condiciones iniciales. Estos problemas se definen como sigue.

Definición 1.15. Se llama **problema de valor inicial** a una ecuación en diferencias de la forma (1.1), a la que se le imponen las condiciones

$$y(t+k) = y_k$$

con $y_k \in \mathbb{R}$ para $k = 0, 1, \dots, n-1$.

Teorema 1.16. Sean p_0, p_1, \dots, p_n y r funciones con valores en S y tales que $p_0(t) \neq 0$ y $p_n(t) \neq 0$ para todo $t \in S$. Entonces, para todo $t_0 \in S$ y cualesquiera $y_0, y_1, \dots, y_{n-1} \in \mathbb{R}$ existe una única función y satisfaciendo la ecuación (1.1) para todo $t \in S$ y tal que $y(t_0+k) = y_k$ para $k = 0, \dots, n-1$.

El teorema anterior garantiza la existencia y unicidad de solución de los problemas de valor inicial para ecuaciones en diferencias lineales de la forma (1.1) y dicha solución se hallará con procedimientos análogos a los utilizados para la resolución de los problemas de valor inicial para ecuaciones diferenciales lineales.

Sin embargo, en el presente trabajo no se incluirán los detalles de dichos métodos de resolución para ecuaciones lineales en diferencias, ya que el objetivo del mismo es profundizar en los modelos genéticos, los cuáles se adaptan mejor a las ecuaciones o sistemas en diferencias no lineales.

Cabe señalar que los resultados incluidos en este apartado, así como el desarrollo completo de los métodos de resolución de ecuaciones en diferencias lineales, se pueden encontrar en las Secciones 2.3 de [11] y 3.2 de [12], aunque también están recogidos en [13].

1.4. Resolución de ecuaciones en diferencias no lineales

Como norma general, la solución de ecuaciones o sistemas no lineales no se puede obtener explícitamente, por lo que será necesario recurrir a la teoría de estabilidad. En este caso, se seguirán la Sección 4.5 de [12] y la Sección 1.3 de [9].

En particular, será suficiente con estudiar las ecuaciones en diferencias de primer orden, ya que las ecuaciones de orden mayor, n , se pueden reducir a sistemas de n ecuaciones de orden uno. Véase este hecho en el siguiente ejemplo:

Ejemplo 1.17. Dada la ecuación en diferencias no lineal de orden 3

$$y(t+3) = y^2(t+2) \cdot y(t+1) - 5 \cdot \sin y(t), \quad (1.2)$$

denótese $u_1(t) = y(t)$, $u_2(t) = y(t+1)$ y $u_3(t) = y(t+2)$, de forma que se puede reescribir (1.2) como

$$\begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{bmatrix} (t+1) = \begin{bmatrix} u_2(t) \\ u_3(t) \\ u_3^2(t)u_2(t) - 5 \sin u_1(t) \end{bmatrix}.$$

Por tanto basta estudiar los sistemas de n ecuaciones no lineales de orden uno para conocer la solución de las ecuaciones no lineales de orden n . Es por esto que esta sección se encargará de estudiar los sistemas autónomos no lineales de la forma

$$u(t+1) = f(u(t)), \text{ con } t \in S = \{a, a+1, a+2, \dots\}, a \in \mathbb{R}, \quad (1.3)$$

siendo $u : S \rightarrow \mathbb{R}^n$ y $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ una función continua.

En este contexto, es importante definir dos tipos de puntos en el dominio de una función f dada que servirán de base para las posteriores definiciones y resultados de la teoría de estabilidad.

Definición 1.18. Dada una función $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, se dice que:

1. Un vector $u \in \mathbb{R}^n$ es un **punto fijo** de f si $f(u) = u$.
2. Un vector $v \in \mathbb{R}^n$ es un **punto periódico** de f si existe un entero positivo k tal que $f^k(v) = v$. En ese caso, k es un período para v .

Notación 1.19. f^k denota aplicar f k veces, es decir, $f^k(v) = f(f(\dots(v)))$.

Nótese que los puntos fijos de f representan soluciones constantes de (1.3), mientras que los puntos periódicos representan soluciones periódicas.

1.4.1. Teoría de la estabilidad

Para estudiar entonces la resolución de los sistemas dados por (1.3), antes de nada, será necesario introducir una serie de definiciones básicas sobre estabilidad, para después poder desarrollar diferentes resultados teóricos y un método gráfico, el método de la escalera o diagrama de Cobweb.

Definición 1.20.

1. Dado $u \in \mathbb{R}^n$ y $r > 0$, se define la **bola abierta centrada en u con radio r** como el conjunto

$$B(u, r) = \{v \in \mathbb{R}^n : \|v - u\| < r\}.$$

2. Dado un punto fijo v de f , se dice que v es **estable** si para todo $\varepsilon > 0$, existe un $\delta > 0$ tal que si $u \in B(v, \delta)$, entonces $f^t(u) \in B(v, \varepsilon)$ para $t \geq 0$. En caso contrario, se dice que v es **inestable**.
3. Se dice que v es **asintóticamente estable** si es estable y, además, existe un $r > 0$ tal que $f^t(u) \rightarrow v$ cuando $t \rightarrow \infty$ para cualquier $u \in B(v, r)$. Asimismo, si la condición anterior se cumple tomando $r = \infty$, es decir, para cualquier $u \in \mathbb{R}^n$, se dice que v es **globalmente asintóticamente estable**.
4. Dado w un punto periódico de f con período k , se dice que w es **estable** (análogamente, **asintóticamente estable**) si $w, f(w), f^2(w), \dots, f^{k-1}(w)$ son estables (análogamente, **asintóticamente estables**) como puntos fijos de f^k .

Intuitivamente, un punto fijo v será estable si los puntos cercanos a él no se alejan al evaluar sucesivamente f , y será asintóticamente estable si, además, las soluciones de (1.3) próximas a v convergen a v .

Llegados a este punto, para el caso escalar, es decir para funciones $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, se tiene el siguiente método analítico para analizar la estabilidad asintótica de un punto fijo.

Teorema 1.21. Sea $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ una función con derivada continua en un intervalo abierto que contiene a un punto fijo v de f . Entonces:

1. Si $|f'(v)| < 1$, v es asintóticamente estable.
2. Si $|f'(v)| > 1$, v es inestable.

Demostración.

1. En primer lugar, supóngase el caso $|f'(v)| < 1$. Como f' es continua en un intervalo de la forma $I = (v - \delta, v + \delta)$, con $\delta > 0$, existirá un α tal que $|f'(u)| \leq \alpha < 1$ para $u \in I$. Entonces, aplicando el Teorema del Valor Medio, se tiene que si $u, w \in I$, existirá un $c \in I$ tal que

$$|f(u) - f(w)| = |f'(c)| |u - w| \leq \alpha |u - w|.$$

De este modo, como v es un punto fijo de f , se tiene que para cada $u \in I$

$$|f(u) - f(v)| = |f(u) - v| \leq \alpha |u - v| < \alpha \delta < \delta.$$

Luego $f(u) \in I$, con lo que v es estable. Por otro lado,

$$|f^{t+1}(u) - v| \leq \alpha |f^t(u) - v| \text{ para cada } t \geq 0, u \in I,$$

de forma que, por inducción,

$$|f^t(u) - v| \leq \alpha^t |u - v| \text{ para cada } t \geq 0, u \in I.$$

Así, como $\lim_{t \rightarrow \infty} \alpha^t = 0$, por ser $\alpha \in (0, 1)$, cualquier solución de (1.3) que comienza en I converge a v cuando t tiende a infinito, con lo que se concluye que v es asintóticamente estable.

2. Para el caso $|f'(v)| > 1$, análogamente, por la continuidad de f' existirá un λ tal que $|f'(u)| \geq \lambda > 1$ para $u \in I = (v - \varepsilon, v + \varepsilon)$, con $\varepsilon > 0$. Por el Teorema del Valor Medio,

$$|f(u) - f(w)| = |f'(c)| |u - w| \geq \lambda |u - w| \text{ para cualesquiera } u, w \in I,$$

y, por inducción,

$$|f^t(u) - v| \geq \lambda^t |u - v| \text{ si } f^t(u) \in I.$$

Así, como $\lambda > 1$, las soluciones de (1.3) que comienzan en I , salvo la solución constante $u(t) = v$, abandonan el intervalo I para t suficientemente grande, con lo que v es inestable.

□

Observación 1.22. Si $|f'(v)| = 1$, no se puede decir nada acerca de la estabilidad del punto fijo v . Este podría ser estable, asintóticamente estable o inestable.

Observación 1.23. El Teorema 1.21 también se puede usar para puntos periódicos. En efecto, sea por ejemplo v un punto de período $k = 2$ para una función $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ con derivada continua en un intervalo abierto que contiene a v , entonces v es asintóticamente estable si

$$|(f^2)'(v)| = |f'(f(v)) f'(v)| < 1.$$

Otra forma de estudiar la estabilidad de puntos fijos de forma analítica en sistemas no lineales es mediante el uso de funciones de Lyapunov.

Definición 1.24. Sea v un punto fijo de una función $f: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$. Se llama **función de Lyapunov** para f en v a una función $V: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ continua tal que

1. $V(v) = 0$,
2. $V(u) > 0$ para $u \neq v$,
3. existe una bola B tal que

$$\Delta_t V(u) \equiv V(f(u)) - V(u) \leq 0 \text{ para todo } u \in B. \quad (1.4)$$

Además se dice que la función V es una **función de Lyapunov estricta** si la desigualdad (1.4) es estricta para $u \neq v$.

En relación con esto, se tiene el siguiente teorema, cuya demostración no se incluye, pero se puede encontrar en [12], y que permite estudiar la estabilidad de un punto fijo mediante el uso de funciones de Lyapunov. Como corolarios del mismo, se exponen dos resultados que tratan la convergencia de soluciones de (1.3).

Teorema 1.25. *Dada una función $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ continua en una bola $B(v, r)$, con v un punto fijo de f y $r > 0$. Entonces:*

- *Si existe una función de Lyapunov para f en v , v es estable.*
- *Si existe una función de Lyapunov estricta para f en v , v es asintóticamente estable.*

Corolario 1.26. *Si existe una función de Lyapunov estricta para f en v y f es continua en una bola B centrada en v , entonces toda solución de (1.3) que permanece en B a partir de cierto valor $t \in \mathbb{R}$ converge a v .*

Corolario 1.27. *Si v es un punto fijo de f tal que $|f(u) - v| < |u - v|$ para todo $u \in B$, con $u \neq v$, siendo B una bola centrada en v , entonces toda solución de (1.3) que empieza en B converge a v .*

Con todo lo anterior, se puede ver que tanto la teoría de estabilidad expuesta como las funciones de Lyapunov son utilizadas de forma análoga a lo que se hace en el estudio de las ecuaciones diferenciales.

1.4.2. Método de la escalera o diagrama de Cobweb

Tal y como se dijo anteriormente, tras exponer los métodos analíticos para estudiar la estabilidad de ecuaciones en diferencias no lineales, se verá un método gráfico, llamado **método de la escalera** o **diagrama de Cobweb**, que resultará útil para analizar la estabilidad de ecuaciones en diferencias no lineales de primer orden. En este caso, se emplearán principalmente la Sección 1.3 de [9] y la Sección 7.4 de [10].

Los diagramas de Cobweb proporcionan una interpretación gráfica de la resolución de ecuaciones en diferencias de forma iterativa. Se emplean para analizar la estabilidad de los puntos fijos de ecuaciones en diferencias no lineales de la forma

$$u(t+1) = f(u(t)), \text{ con } t \in S, \quad (1.5)$$

siendo $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ una función no lineal y $S = \{a, a+1, a+2, \dots\}$ un conjunto discreto.

En primer lugar, se representan las gráficas de las funciones $y = u$ e $y = f(u)$ sobre los mismos ejes de coordenadas, obteniéndose así los puntos fijos de la función f , resultantes de la intersección de ambas gráficas. Una vez hecho esto, se realiza sucesivamente el proceso siguiente.

Primero, se escoge un valor u_0 inicial y se considera el punto (u_0, u_0) sobre la gráfica de la función $y = u$. Ahora, se proyecta dicho punto verticalmente sobre la gráfica de la función $y = f(u)$, obteniéndose así el punto $(u_0, f(u_0)) = (u_0, u_1)$. Para continuar, se avanza horizontalmente hasta llegar al punto $(f(u_0), f(u_0)) = (u_1, u_1)$ sobre la recta $y = u$, y se repite el proceso proyectando vertical y horizontalmente de forma sucesiva los puntos sobre la gráfica de la función f y la recta $y = u$, respectivamente. De este modo, se obtiene una sucesión $\{u_t\}$, que será solución de la ecuación en diferencias (1.5).

La sucesión $\{u_t\}$ da una idea de cómo es el comportamiento asintótico de las soluciones de (1.5). En particular, en el caso de tener un punto fijo v asintóticamente estable y bajo ciertas condiciones, la sucesión $\{u_t\}$ va a converger a dicho punto.

En relación con lo anterior, y de acuerdo con el Teorema 1.21, se tendría que si $|f'(v)| < 1$ para una función f de clase uno en un entorno de v , entonces la gráfica de la función f estará por encima de la recta $y = u$ a la izquierda del punto fijo v y por debajo a la derecha del punto, lo cual conlleva a un cierto comportamiento en el método, que se puede observar en las gráficas del Ejemplo 1.28. Concretamente, tomando una condición inicial u_0 lo suficientemente próxima al punto fijo v , el método de la escalera proporcionará una sucesión creciente y convergente a v para valores $u_0 < v$ y decreciente pero también convergente a v para valores $u_0 > v$, por lo que el punto fijo será estable, lo cual ya se sabía por el Teorema 1.21.

Análogamente, si $|f'(v)| > 1$ para una función f de clase uno, entonces el método de la

escalera dará lugar a una sucesión decreciente para valores $u_0 < v$ y creciente para valores $u_0 > v$. Así, el punto fijo será inestable.

Véanse la aplicación de este método, así como las observaciones anteriores, reflejadas en el siguiente ejemplo.

Ejemplo 1.28. Se considera la ecuación en diferencias no lineal dada por

$$u(t+1) = -u^2(t) + 2u(t), \quad (1.6)$$

con $t \in S = \{a, a+1, a+2, \dots\}$ siendo $a \in \mathbb{R}$, y se representan las gráficas de las funciones $y = u$ e $y = f(u) = -u^2 + 2u$, así como los puntos fijos de la función $f(u(t)) = -u^2(t) + 2u(t)$, que son $u = 0$ y $u = 1$. En efecto,

$$f(u) = u \Leftrightarrow -u^2 + 2u = u \Leftrightarrow u^2 - u = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} u = 0 \\ u = 1 \end{cases}.$$

Nótese que $f'(u) = -2u + 2$ y, en particular, $f'(0) = 2$ y $f'(1) = 0$, con lo que de acuerdo con el Teorema 1.21, el punto fijo $u = 0$ será inestable y el punto $u = 1$ asintóticamente estable.

Aplicando el método de la escalera podrá verse el comportamiento de las soluciones de la ecuación (1.6), que dependerá del punto inicial que se considere. Para analizar este hecho, se considerarán distintos valores u_0 iniciales, resultando los casos siguientes:

- **Caso 1:** $u_0 \in (-\infty, 0)$.

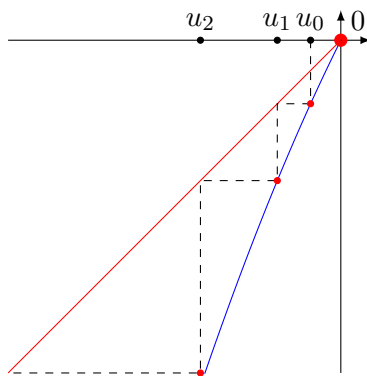


Figura 1.1: Método de la escalera para la función $f(u) = -u^2 + 2u$ con $u_0 \in (-\infty, 0)$.

Tal y como se puede ver en la Figura 1.1, la recta $y = u$ está por encima de la gráfica de la función f para valores de u inferiores a 0. De este modo, aplicando el método de la escalera, se puede ver que si se considera una condición inicial $u_0 < 0$, entonces la sucesión $\{u_t\} \rightarrow -\infty$ cuando $t \rightarrow \infty$, esto es, se obtiene una sucesión decreciente y divergente.

- **Caso 2:** $u_0 \in (0, 1)$.

Por el contrario, tal y como se observa en la Figura 1.2, en este caso la recta $y = u$ se encuentra por debajo de la gráfica de la función f para valores de u comprendidos entre 0 y 1. Así, al aplicar el método se va avanzando hacia la derecha, obteniendo puntos cada vez más próximos al punto fijo 1 y resultando una sucesión $\{u_t\}$ creciente que converge al punto fijo asintóticamente estable 1.

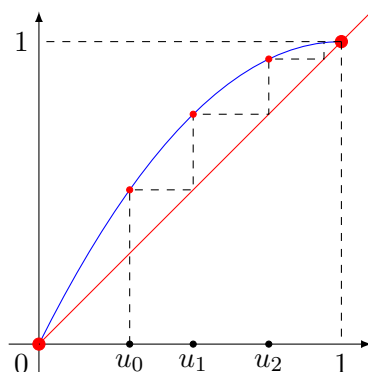


Figura 1.2: Método de la escalera para la función $f(u) = -u^2 + 2u$ con $u_0 \in (0, 1)$.

- **Caso 3:** $u_0 \in (1, 2)$.

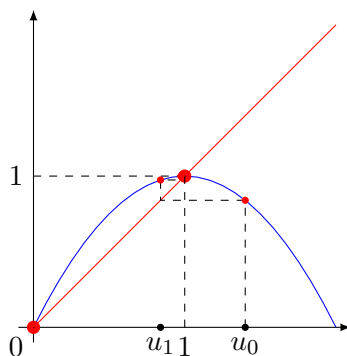


Figura 1.3: Método de la escalera para la función $f(u) = -u^2 + 2u$ con $u_0 \in (1, 2)$.

Por otro lado, al considerar valores de u mayores que 1 la recta $y = u$ se encuentra de nuevo por encima de la gráfica de f y al aplicar el método de la escalera tomando como valor inicial $u_0 \in (1, 2)$, en el primer paso se avanza hacia la izquierda, pero después se vuelve a las condiciones del caso anterior, convergiendo de nuevo la sucesión al punto fijo 1. Esto se puede observar en la Figura 1.3.

■ **Caso 4:** $u_0 \in (2, \infty)$.

Finalmente, si se considera una condición inicial mayor que 2, aplicando el método de la escalera se avanza hacia la izquierda en la primera iteración, mientras que en las sucesivas ocurre lo mismo que en el Caso 1, con lo que resulta una sucesión divergente. Esto se puede ver en la Figura 1.4.

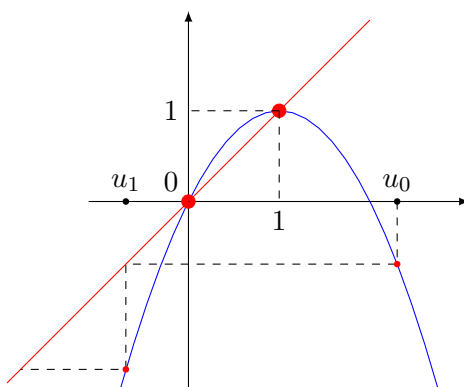


Figura 1.4: Método de la escalera para la función $f(u) = -u^2 + 2u$ con $u_0 \in (2, \infty)$.

Además, para los casos $u_0 = 0$ y $u_0 = 2$, se obtienen las sucesiones $\{u_t\} = \{0, 0, \dots, 0\}$ y $\{u_t\} = \{2, 0, \dots, 0\}$, respectivamente, que claramente convergen al punto fijo 0, mientras que para el caso $u_0 = 1$ se obtiene la sucesión constante 1, que obviamente converge a 1. Se concluye entonces que las soluciones de la ecuación en diferencias (1.6) convergen a 1 si se consideran condiciones iniciales $u_0 \in (0, 2)$, convergen a 0 para $u_0 \in \{0, 2\}$ y, en cualquier otro caso, divergen.

Con esto, ya se tienen todas las herramientas necesarias para el análisis de ecuaciones en diferencias y resolución de sistemas no lineales, que se utilizarán en los modelos genéticos que se van a estudiar en el capítulo siguiente.

Capítulo 2

Modelos genéticos con ecuaciones en diferencias

Llegados a este punto se van a estudiar modelos genéticos que analizan la distribución de alelos de un determinado gen en una población. Para ello será necesario introducir diferentes conceptos generales sobre genética, que facilitarán la comprensión de los posteriores modelos.

Tanto para la introducción a la genética como para los modelos se emplearán el Capítulo 10 de [10], la Sección 3.6 de [8] y la Sección 2.2.5 de [7]. Además, para una información más técnica acerca del contexto genético, se puede consultar el Capítulo 24 de [4], y para más información sobre los modelos se puede ver el Capítulo 4 de [3] y el Capítulo 5 de [17].

2.1. Contexto biológico

Los modelos genéticos serán útiles a la hora de predecir cómo una característica particular de ciertos individuos varía a lo largo del tiempo en una población determinada. Antes de nada, cabe destacar que las leyes de la genética se basan en probabilidades, con lo que estos modelos solo tendrán sentido sobre poblaciones suficientemente grandes.

La estructura de la célula que alberga el ADN se denomina **cromosoma**, y en los cromosomas es donde se encuentran los genes, unidades fundamentales de la herencia que llevan la información genética de generación en generación. En concreto, un **gen** se define como una porción de ADN que contiene la información genética que determina una característica.

En este contexto, dos genes responsables de una misma característica se dicen **alelos**, de forma que la configuración de los mismos en los cromosomas es lo que determina las diferentes

características de un individuo. Dos genes alelos se denotarán como A y a , y recibirán los nombres de **dominante** y **recesivo**, respectivamente. De este modo, pueden aparecer las combinaciones AA , Aa (o análogamente aA) y aa , que es a lo que se le llamará **genotipo**. En relación con esto, los individuos con composición alélica AA o aa se denominan **homocigotos**, mientras que aquellos con Aa , reciben el nombre de **heterocigotos**.

Para entender el concepto de alelo dominante y recesivo, se considera el siguiente ejemplo. Dada una característica determinada de ciertos individuos, sea por ejemplo el color de ojos de las personas, si los individuos con genotipos AA y Aa desarrollan ojos marrones y los individuos con genotipo aa presentan ojos azules, se dice que el alelo A es dominante, ya que es capaz de expresar el color marrón a expensas del alelo a , representante del color azul; y que el alelo a es recesivo, ya que no tiene impacto cuando se empareja con A .

En relación con el ejemplo anterior, cabe definir también el concepto de **fenotipo**, que hace referencia a la expresión externa del código genético, y en el caso previo sería tener los ojos marrones o tenerlos azules.

Como el objetivo será determinar la variación de una característica en una población con el paso de las generaciones, los modelos se centrarán en determinar cómo las proporciones de los tres genotipos en una población varían con el tiempo, para lo cual será necesario saber cómo es la transmisión de los genes durante la reproducción.

Se van a considerar organismos **diploides**, esto es, aquellos que poseen dos conjuntos de cromosomas, los cuales provienen uno de cada progenitor. Por tanto, se considerará un único tipo de reproducción: aquella en la que el macho y la hembra aportan un gameto a la descendencia, y donde cada gameto contiene solo uno de los alelos (A o a).

Para saber qué alelo contiene cada gameto será necesario tener presente la **primera ley de Mendel**, que expresa que este es escogido al azar entre los dos alelos del genotipo del progenitor.

Así, ya quedarían introducidos los conceptos más básicos sobre genética que serán necesarios para tratar los modelos referidos con este tema.

2.2. Modelos genéticos

En particular, el principal objetivo de los modelos que se van a estudiar será determinar cómo las proporciones de los tres posibles genotipos en una población (AA , Aa y aa) varían con el tiempo.

Antes de nada, cabe observar que dada una característica determinada por cierto gen, para obtener la proporción de una población con un genotipo dado, bastará dividir el número de

individuos de la población que presentan dicho genotipo entre el total de individuos de la población, es decir, $G(AA) = \frac{N(AA)}{N}$, $G(Aa) = \frac{N(Aa)}{N}$ y $G(aa) = \frac{N(aa)}{N}$ serán las proporciones de la población cuyo genotipo es AA , Aa y aa , respectivamente, siendo $N(AA)$, $N(Aa)$ y $N(aa)$ el número de individuos de la población con dicho genotipo y N el número total de individuos de la población. Nótese que claramente $N = N(AA) + N(Aa) + N(aa)$, y en consecuencia, $G(AA) + G(Aa) + G(aa) = 1$.

Ahora, será también conveniente introducir el concepto de acervo genético, que se refiere al conjunto total de alelos de un determinado gen que se encuentran en el material genético de una población. Así, en el caso de un individuo con genotipo AA , este contribuiría dos alelos A , mientras que, por ejemplo, un individuo con genotipo Aa contribuiría al acervo genético un alelo A y otro a . De este modo, denotando por $P(A)$ la proporción del alelo A en el acervo genético y por $P(a)$ la proporción del alelo a , se tendrá que, en términos de las proporciones de los genotipos en la población, $P(A) = \frac{2N(AA)+N(Aa)}{2N}$ y $P(a) = \frac{2N(aa)+N(Aa)}{2N}$, y de nuevo es evidente que $P(A) + P(a) = 1$.

Cabe notar que las proporciones de los genotipos $G(AA)$, $G(Aa)$ y $G(aa)$ también se pueden entender como las probabilidades de que un individuo al azar de la población presente el genotipo AA , Aa o aa , respectivamente, mientras que las proporciones de los alelos A y a en el acervo genético, es decir, $P(A)$ y $P(a)$, se pueden entender como las probabilidades de que un gameto de un individuo escogido al azar en la población contenga un alelo A o a .

A partir de este punto se van a considerar diferentes casos en el estudio de los modelos genéticos, de acuerdo con las hipótesis que se establezcan. Se examinarán varios supuestos para determinar la composición genotípica de la descendencia de una población dada, ya que esta puede variar con el paso de las generaciones. Concretamente, en primer lugar, se analizará el caso del equilibrio de Hardy-Weinberg, cuyas hipótesis se explicarán a continuación; y más tarde se tratarán distintas modificaciones de este problema, introduciendo conceptos como la selección natural o las mutaciones y estudiando cómo pueden afectar a las proporciones de los alelos.

2.2.1. El equilibrio de Hardy-Weinberg

El principal objetivo de esta sección será determinar cómo la proporción de un gen recesivo en el conjunto total de genes cambia con el paso de las generaciones en una población determinada, entendiendo como inicio de una generación el nacimiento del cigoto, resultante de la unión de un gameto del macho y otro de la hembra, y como fin de dicha generación la reproducción para formar la siguiente.

Para empezar, se considerará que el **apareamiento** entre los individuos de la población es **aleatorio**, es decir, la elección de pareja por parte de un individuo no depende de su genotipo.

Además, se asumirá igual tasa de supervivencia e igual fertilidad para todos los genotipos.

Por un lado, el supuesto de **igualdad en la tasa de supervivencia** implica que cada genotipo tiene la misma probabilidad de mantenerse desde que el óvulo (gameto de la hembra) es fecundado hasta el final de la generación. Con esto, puede suponerse que una fracción constante r del número de individuos con cada genotipo de la descendencia sobrevive hasta el final de la generación.

Por otro lado, el supuesto de **igual fertilidad** para todos los genotipos se refiere a que todas las parejas de individuos de la población, independientemente de su genotipo, producirán, de media, el mismo número de gametos viables.

Luego, para estudiar la proporción de un gen recesivo para una característica en una población determinada, se construirá una ecuación en diferencias basada en las proporciones de los alelos. Para ello, antes de nada, será necesario distinguir entre las proporciones al principio y al final de una generación dada.

Así, se denotan por $P_k(A)$ y $P_k(a)$ las proporciones de los alelos al final de la generación k -ésima, y por $G_k(AA)$, $G_k(Aa)$ y $G_k(aa)$ las proporciones de los genotipos al final de la generación. Mientras tanto, $G_k^*(AA)$, $G_k^*(Aa)$ y $G_k^*(aa)$ se referirán a dichas proporciones al inicio de la generación k -ésima.

En consecuencia, $G_{k+1}^*(AA)$, $G_{k+1}^*(Aa)$ y $G_{k+1}^*(aa)$ serán las proporciones de los genotipos de los cigotos que dan lugar a la $(k+1)$ -ésima generación, y para obtener la ecuación en diferencias buscada, se intentarán expresar dichas proporciones en función de las proporciones de alelos de la generación anterior.

Para calcular dichas expresiones será útil recurrir al **cuadro de Punnet**, un diagrama que se utiliza para calcular la probabilidad de que un cruce tenga un genotipo particular y que resume las frecuencias de los alelos en la generación actual y las frecuencias de los tres genotipos diferentes posibles en la siguiente generación. Este cuadro se recoge en la Tabla 2.1, donde a lo largo de la parte superior se incluyen los alelos de los gametos del padre, así como sus proporciones, y en el lateral, los de la madre. En el interior del cuadro se presentan tanto los posibles genotipos de la descendencia, es decir, de la siguiente generación, como sus proporciones.

	Padre		
		A $P_k(A)$	a $P_k(a)$
Madre			
A		AA	Aa
$P_k(A)$		$G_{k+1}^*(AA) = (P_k(A))^2$	$G_{k+1}^*(Aa) = P_k(A) P_k(a)$
a		aA	aa
$P_k(a)$		$G_{k+1}^*(Aa) = P_k(A) P_k(a)$	$G_{k+1}^*(aa) = (P_k(a))^2$

Tabla 2.1: Cuadro de Punnet.

A partir de la Tabla 2.1 se deduce que

$$\begin{cases} G_{k+1}^*(AA) = (P_k(A))^2, \\ G_{k+1}^*(Aa) = 2 P_k(A) P_k(a), \\ G_{k+1}^*(aa) = (P_k(a))^2, \end{cases} \quad (2.1)$$

siendo la segunda ecuación resultante de la suma de las dos celdas del Cuadro de Punnet correspondientes al caso de alelos diferentes para el padre y la madre.

Ahora, de forma similar, utilizando la notación N_{k+1}^* para el número total de individuos que dan lugar a la generación $(k+1)$ -ésima, y $N_{k+1}^*(AA)$, $N_{k+1}^*(Aa)$ y $N_{k+1}^*(aa)$ para el número de individuos con cada uno de los genotipos, usando (2.1), se obtiene

$$\begin{cases} N_{k+1}^*(AA) = (P_k(A))^2 N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}^*(Aa) = 2 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}^*(aa) = (P_k(a))^2 N_{k+1}^*. \end{cases} \quad (2.2)$$

De este modo, teniendo en cuenta r , la fracción de individuos con cada genotipo que sobrevive hasta el final de la generación, a partir de (2.2) se puede determinar el número de individuos que presenta cada genotipo al final de la generación $(k+1)$ -ésima,

$$\begin{cases} N_{k+1}(AA) = r N_{k+1}^*(AA) = r (P_k(A))^2 N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(Aa) = r N_{k+1}^*(Aa) = 2 r P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(aa) = r N_{k+1}^*(aa) = r (P_k(a))^2 N_{k+1}^*. \end{cases} \quad (2.3)$$

Finalmente, para obtener la ecuación en diferencias buscada, es necesario conseguir una relación que incluya la proporción de los alelos al final de la generación $(k+1)$ -ésima, esto es, $P_{k+1}(A)$ y $P_{k+1}(a)$. Si se considera el alelo recesivo a , teniendo en cuenta que la proporción del alelo a se puede calcular como el número de alelos a dividido entre el número total de alelos en el acervo genético, se tiene que

$$P_{k+1}(a) = \frac{2 N_{k+1}(aa) + N_{k+1}(Aa)}{2 N_{k+1}} = \frac{2 N_{k+1}(aa) + N_{k+1}(Aa)}{2 N_{k+1}(AA) + 2 N_{k+1}(aa) + 2 N_{k+1}(Aa)}, \quad (2.4)$$

y sustituyendo en (2.4) las ecuaciones recogidas en (2.3),

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{2 r (P_k(a))^2 N_{k+1}^* + 2 r P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*}{2 r (P_k(A))^2 N_{k+1}^* + 4 r P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^* + 2 r (P_k(a))^2 N_{k+1}^*} \\ &= \frac{(P_k(a))^2 + P_k(A) P_k(a)}{(P_k(A))^2 + 2 P_k(A) P_k(a) + (P_k(a))^2}. \end{aligned} \quad (2.5)$$

Además, como $P_k(A) + P_k(a) = 1$, se puede sustituir $P_k(A) = 1 - P_k(a)$ en (2.5) para así obtener una ecuación en diferencias que dependa únicamente de las proporciones del alelo a . Se obtiene

así

$$\begin{aligned}
 P_{k+1}(a) &= \frac{(P_k(a))^2 + (1 - P_k(a)) P_k(a)}{(1 - P_k(a))^2 + 2(1 - P_k(a)) P_k(a) + (P_k(a))^2} \\
 &= \frac{(P_k(a))^2 + P_k(a) - (P_k(a))^2}{(P_k(a))^2 - 2P_k(a) + 1 + 2P_k(a) - 2(P_k(a))^2 + (P_k(a))^2} \\
 &= P_k(a).
 \end{aligned}$$

En definitiva, se puede concluir que, bajos los supuestos fijados, la proporción de alelos a en una generación es igual a dicha proporción en la siguiente generación. Se puede decir por tanto que la proporción de alelos recesivos permanece constante a lo largo de las generaciones y, paralelamente, que la proporción de alelos dominantes tampoco cambia con el paso del tiempo. Este resultado es conocido como el **equilibrio** o **ley de Hardy-Weinberg**.

Nótese que el resultado probado es independiente de la fracción de supervivencia r , y que de forma similar, se podría probar que la proporción de individuos con cada genotipo también permanece constante con el paso de las generaciones.

En las siguientes secciones se considerarán variaciones de este problema, considerando unas hipótesis o supuestos iniciales diferentes y observando cómo pueden afectar a los resultados sobre el cambio de la proporción de alelos de una generación a otra.

2.2.2. Selección natural con dos fenotipos

Un fenómeno muy destacado de la teoría de la evolución es la **selección natural**, que provoca que dentro de una determinada población los individuos con una cierta expresión para una característica tengan más probabilidades de sobrevivir y, así, aparearse y transmitir sus genes a la siguiente generación.

En esta sección se estudiará entonces qué ocurre cuando se viola la hipótesis de igualdad en la tasa de supervivencia para todos los individuos de una población independientemente de su fenotipo.

Por un lado, se seguirán manteniendo los supuestos de **apareamiento aleatorio** entre los individuos de la población e **igual fertilidad** para todos los genotipos. Sin embargo, por otro lado, se sustituirá la hipótesis de igual tasa de supervivencia por la existencia de dos fracciones constantes r_1 y r_2 del número de individuos con los genotipos AA o Aa y aa , respectivamente, que sobrevive hasta el final de la generación, siendo $r_1 \neq r_2$. Esto último quiere decir que se supone **distinta tasa de supervivencia** para los individuos con diferentes fenotipos.

De nuevo, para esta situación, se considera una característica de una población determinada por cierto gen y se estudiará el cambio en la proporción de los genes recesivo y dominante

mediante ecuaciones en diferencias. Para ello se pueden emplear las mismas notaciones que en la sección anterior, de hecho, se seguirán los mismos pasos hasta llegar a las ecuaciones recogidas en (2.2). A partir de ese punto sí será necesario tener en cuenta la hipótesis de distintas tasas de supervivencia.

Así, partiendo de (2.2) y considerando las constantes $r_1, r_2 \in [0, 1]$, se puede determinar el número de individuos que presenta cada genotipo al final de la generación $(k + 1)$ -ésima:

$$\begin{cases} N_{k+1}(AA) = r_1 N_{k+1}^*(AA) = r_1 (P_k(A))^2 N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(Aa) = r_1 N_{k+1}^*(Aa) = 2 r_1 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(aa) = r_2 N_{k+1}^*(aa) = r_2 (P_k(a))^2 N_{k+1}^*. \end{cases} \quad (2.6)$$

Ahora, de nuevo se cumple la ecuación (2.4), con lo que se pueden sustituir las ecuaciones recogidas en (2.6) en (2.4), con el fin de obtener una ecuación que incluya las proporciones de los alelos al final de la generación $(k + 1)$ -ésima, es decir, $P_{k+1}(A)$ y $P_{k+1}(a)$. Se tiene

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{2 r_2 (P_k(a))^2 N_{k+1}^* + 2 r_1 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*}{2 r_1 (P_k(A))^2 N_{k+1}^* + 4 r_1 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^* + 2 r_2 (P_k(a))^2 N_{k+1}^*} \\ &= \frac{r_2 (P_k(a))^2 + r_1 P_k(A) P_k(a)}{r_1 (P_k(A))^2 + 2 r_1 P_k(A) P_k(a) + r_2 (P_k(a))^2}. \end{aligned} \quad (2.7)$$

Como $P_k(A) + P_k(a) = 1$, se puede sustituir $P_k(A) = 1 - P_k(a)$ en (2.7), obteniéndose

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{r_2 (P_k(a))^2 + r_1 (1 - P_k(a)) P_k(a)}{r_1 (1 - P_k(a))^2 + 2 r_1 (1 - P_k(a)) P_k(a) + r_2 (P_k(a))^2} \\ &= \frac{(r_2 - r_1) (P_k(a))^2 + r_1 P_k(a)}{(r_2 - r_1) (P_k(a))^2 + r_1} = \frac{(\beta - 1) (P_k(a))^2 + P_k(a)}{(\beta - 1) (P_k(a))^2 + 1}, \end{aligned} \quad (2.8)$$

para $\beta = \frac{r_2}{r_1}$.

La ecuación (2.8) es la ecuación en diferencias que modela la variación de la proporción del alelo recesivo con el paso de las generaciones y depende de un parámetro β , que se denomina aptitud relativa del genotipo aa . Nótese que el caso de $\beta = 1$ se corresponde con el equilibrio de Hardy-Weinberg, es decir, la igualdad en la tasa de supervivencia, mientras que el caso $\beta = 0$ se identifica con la situación de que ningún individuo con genotipo aa sobreviva.

Para analizar la ecuación en diferencias no lineal (2.8) se pueden emplear tanto técnicas analíticas como el método de la escalera, tal y como se explicó anteriormente. En primer lugar, es importante encontrar los puntos fijos de la ecuación en diferencias, esto es, resolver

$$x = \frac{(\beta - 1) x^2 + x}{(\beta - 1) x^2 + 1}.$$

Dichos puntos serán $x = 0$ y $x = 1$, en efecto,

$$x = \frac{(\beta - 1) x^2 + x}{(\beta - 1) x^2 + 1} \Leftrightarrow (\beta - 1) x^3 + x = (\beta - 1) x^2 + x \Leftrightarrow (\beta - 1) x^3 = (\beta - 1) x^2 \Leftrightarrow \begin{cases} x = 0 \\ x = 1 \end{cases}.$$

En términos del problema genético, el punto $x = 0$ se identifica con la extinción del alelo recesivo a , mientras que el punto $x = 1$ indica que el alelo dominante A se extingue.

Estudio analítico

Se considera la función $f(x) = \frac{(\beta-1)x^2+x}{(\beta-1)x^2+1}$, que define la ecuación en diferencias (2.8), y se calcula

$$f'(x) = \frac{-(\beta-1)x^2 + 2(\beta-1)x + 1}{((\beta-1)x^2 + 1)^2},$$

de forma que $f'(0) = 1$ y $f'(1) = \frac{1}{\beta} = \frac{r_1}{r_2}$.

Ahora, de acuerdo con el Teorema 1.21, se observa que para el punto fijo $x = 0$ no se puede decir nada, con lo que será útil emplear un método gráfico como el diagrama de Cobweb, mientras que para el punto $x = 1$, se distinguen los siguientes casos:

- **Caso I.** Si $\beta > 1$, es decir, $r_1 < r_2$, entonces $f'(1) < 1$ y de acuerdo con el Teorema 1.21, el punto $x = 1$ será asintóticamente estable. En términos biológicos esto quiere decir que efectivamente el alelo dominante A se puede extinguir si la fracción r_1 indicadora de la tasa de supervivencia es suficientemente pequeña.
- **Caso II.** Si $\beta = 1$, o lo que es lo mismo, $r_1 = r_2$, entonces $f'(1) = 1$, y de igual forma que para el punto $x = 0$, el criterio establecido por el Teorema 1.21 no decide. Este caso, tal y como se mencionó antes, se corresponde con el equilibrio de Hardy-Weinberg.
- **Caso III.** Si $\beta < 1$, o equivalentemente, $r_1 > r_2$, entonces $f'(1) > 1$ y en este caso el punto $x = 1$ será inestable.

Diagrama de Cobweb

Para aplicar el método de la escalera será necesario representar gráficamente las funciones $y = x$ e $y = f(x) = \frac{(\beta-1)x^2+x}{(\beta-1)x^2+1}$, así como los puntos fijos $x = 0$ y $x = 1$ de la función f . Para ello, habrá que distinguir distintos casos según los valores del parámetro β .

Hay que tener en cuenta que en la ecuación en diferencias (2.8) $x = P_k(a)$ representa la proporción del alelo a , y por tanto toma valores entre 0 y 1, por lo que tan solo tendrá sentido tomar condiciones iniciales $x_0 \in [0, 1]$ para aplicar el método de la escalera.

- **Caso I.** Si $\beta > 1$, esto es, $r_1 < r_2$, entonces se tiene la siguiente situación.

En la Figura 2.1 se observa que la recta $y = u$ está por debajo de la gráfica de la función f para valores de x comprendidos entre 0 y 1. Así, se ve que para cualquier condición inicial

$0 < x_0 \leq 1$, mediante el método de la escalera se construye una sucesión $\{x_t\}$ que converge al punto fijo 1 cuando t tiende a infinito; y tomando la condición inicial $x_0 = 0$, entonces se obtiene la sucesión $\{x_t\} = \{0, 0, \dots, 0\}$.

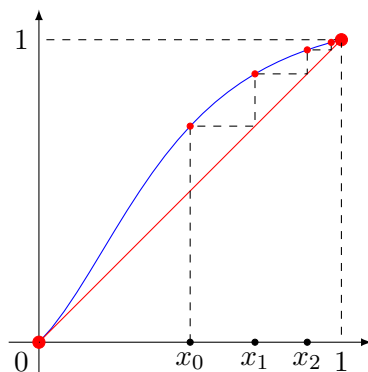


Figura 2.1: Método de la escalera para la función f con $r_1 < r_2$.

A partir de esto y paralelamente al estudio analítico, se deduce que el punto 0 es inestable y el 1 asintóticamente estable para el caso de que $r_1 < r_2$.

- **Caso II.** Si $\beta = 1$, es decir, $r_1 = r_2$, resulta el caso ya estudiado en la Sección 2.2.1.
- **Caso III.** Si $\beta < 1$, o lo que es lo mismo, $r_1 > r_2$, se repite el proceso del Caso I, resultando el siguiente escenario.

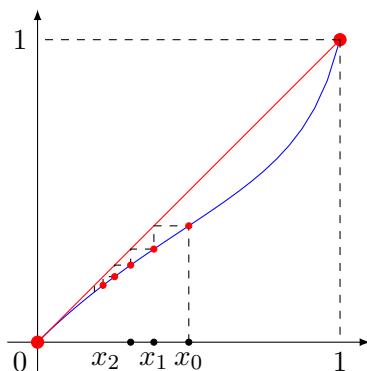


Figura 2.2: Método de la escalera para la función f con $r_1 > r_2$.

En este caso, tal y como se puede ver en la Figura 2.2, la recta $y = x$ se sitúa por encima de la gráfica de la función f para valores entre 0 y 1. Ahora, se puede ver que para cualquier condición inicial $0 \leq x_0 < 1$, las soluciones de la ecuación en diferencias (2.8) convergen al punto fijo 0, mientras que tomando como condición inicial $x_0 = 1$, se obtiene la sucesión $\{x_t\} = \{1, 1, \dots, 1\}$.

Por tanto, en el caso de que $r_1 > r_2$, el punto fijo 0 es asintóticamente estable y el punto 1 es inestable.

Como conclusión, en el caso de que se estudie una característica sobre una población afectada por la selección natural, se puede ver que el alelo dominante A correspondiente al gen que expresa dicha característica se extingue si la tasa de supervivencia de los individuos con genotipo AA o Aa es menor que la de los individuos con genotipo aa , y del mismo modo, el alelo recesivo a desaparece si la tasa de supervivencia de los individuos con genotipo aa es menor que la de los otros genotipos. En resumen, la selección a nivel de fenotipo cuando un alelo es dominante y el otro recesivo, conduce a la extinción de uno de los alelos; y la rapidez con la que el alelo se extingue depende de los parámetros r_1 y r_2 . En particular, cuanto mayor sea la diferencia entre los valores de r_1 y r_2 , más rápido será el proceso de extinción. Este comportamiento puede verse reflejado en la Figura 2.3, donde $r_1 \ll r_2$ denota que el valor de r_1 es mucho menor que el de r_2 y $r_1 \gg r_2$ se refiere a que la tasa r_1 es mucho mayor que la tasa r_2 .

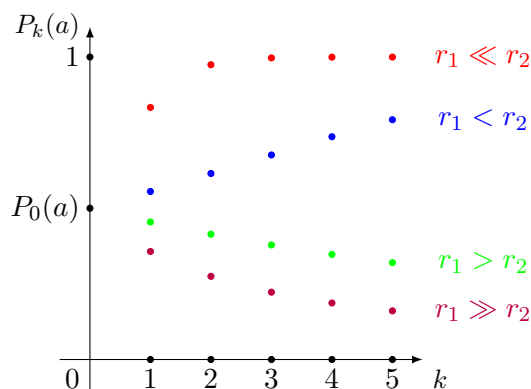


Figura 2.3: Evolución de $P_k(a)$ a lo largo de varias generaciones para distintos valores de las tasas de supervivencia r_1 y r_2 , tomando como condición inicial $P_0(a) = P_0(A) = \frac{1}{2}$, es decir, igual proporción inicial de alelos.

Para ejemplificar la condición de selección natural expuesta en esta sección se pueden considerar el caso del sacrificio animal o el de la polilla *Biston Betularia*.

El primero de ellos se refiere la situación en la que los criadores de animales sacrifican a todos aquellos que manifiestan una determinada característica indeseable, de forma que se extinguen todos los animales que presentan el genotipo asociado a dicha característica. Esto se corresponde con el caso extremo en el que $\beta = 0$.

Por otro lado, las polillas *Biston Betularia* pueden ser de color negro o pálido. El color negro es el dominante y lo presentan todas aquellas con composición genotípica AA o Aa , mientras que el pálido se identifica con la forma recesiva aa . Este ejemplo se relaciona con la selección

natural porque en las ciudades industriales las polillas de color pálido tienen más dificultades para camuflarse y, por tanto, más probabilidades de ser devoradas por los depredadores, lo que conlleva que su tasa de supervivencia sea menor que la de las negras y tengan la desventaja selectiva.

Estos ejemplos y otros similares pueden encontrarse en el Capítulo 10 de [10] o en el Capítulo 4 de [3].

2.2.3. Selección natural con tres fenotipos

En este contexto puede ser interesante también plantear el caso de la presencia de selección natural cuando hay tres posibles fenotipos en lugar de dos. Esto ocurre cuando no hay un alelo dominante y otro recesivo, sino que los tres posibles genotipos AA , Aa y aa dan lugar a tres fenotipos diferentes.

Se planteará esta situación teniendo en cuenta de nuevo los supuestos de **apareamiento aleatorio**, así como **igual fertilidad** para todos los genotipos y **distinta tasa de supervivencia**. En este caso será necesario considerar tres fracciones constantes r_1 , r_2 y r_3 del número de individuos con genotipos AA , Aa y aa que sobreviven hasta el final de la generación, respectivamente.

Cabe notar que esta situación no tiene que representar necesariamente el caso de selección natural con tres fenotipos, sino que también puede identificarse con la existencia de dos fenotipos pero que los individuos con genotipos AA y Aa tengan distinta tasa de supervivencia.

Para analizar este caso, igual que antes, se considera una característica de una población determinada por un gen y se estudia la proporción de los genes A y a a partir de ecuaciones en diferencias que modelen la variación de dichas proporciones. Así, se utilizan de nuevo las notaciones de la Sección 2.2.1 y, paralelamente al caso de selección cuando hay dos fenotipos, se mantienen los mismos pasos hasta llegar a las ecuaciones de (2.2).

Una vez hecho eso, partiendo de (2.2) se determina el número de individuos que presenta cada genotipo al final de la generación $(k + 1)$ -ésima, teniendo en cuenta las distintas tasas de supervivencia r_1 , r_2 y r_3 , y resultando

$$\begin{cases} N_{k+1}(AA) = r_1 N_{k+1}^*(AA) = r_1 (P_k(A))^2 N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(Aa) = r_2 N_{k+1}^*(Aa) = 2 r_2 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*, \\ N_{k+1}(aa) = r_3 N_{k+1}^*(aa) = r_3 (P_k(a))^2 N_{k+1}^*. \end{cases} \quad (2.9)$$

Ahora, sustituyendo (2.9) en (2.4), se obtiene que

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{2r_3 (P_k(a))^2 N_{k+1}^* + 2r_2 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*}{2r_1 (P_k(A))^2 N_{k+1}^* + 4r_2 P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^* + 2r_3 (P_k(a))^2 N_{k+1}^*} \\ &= \frac{r_3 (P_k(a))^2 + r_2 P_k(A) P_k(a)}{r_1 (P_k(A))^2 + 2r_2 P_k(A) P_k(a) + r_3 (P_k(a))^2}. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Como $P_k(a) + P_k(A) = 1$, se puede sustituir $P_k(A) = 1 - P_k(a)$ en (2.10), de forma que

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{r_3 (P_k(a))^2 + r_2 (1 - P_k(a)) P_k(a)}{r_1 (1 - P_k(a))^2 + 2r_2 (1 - P_k(a)) P_k(a) + r_3 (P_k(a))^2} \\ &= \frac{(r_3 - r_2) (P_k(a))^2 + r_2 P_k(a)}{(r_1 - 2r_2 + r_3) (P_k(a))^2 + 2(r_2 - r_1) P_k(a) + r_1} \end{aligned} \quad (2.11)$$

resulta ser la ecuación en diferencias buscada para expresar la variación de la proporción del alelo a en el acervo genético con el paso del tiempo.

En este caso, la ecuación en diferencias (2.11) depende de los tres parámetros r_1 , r_2 y r_3 , indicadores de las tasas de supervivencia. Nótese que si $r_1 = r_2 = r_3$, entonces la ecuación (2.11) se reduciría a $P_{k+1}(a) = P_k(a)$, esto es, el equilibrio de Hardy-Weinberg ya estudiado, mientras que si $r_1 = r_2 \neq r_3$, se correspondería con el caso anterior de selección con dos posibles fenotipos.

Con el fin de analizar las soluciones de dicha ecuación en diferencias, antes de nada, hay que calcular los puntos fijos en el intervalo $[0, 1]$. Estos son $x = 0$, $x = 1$ y $x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$, siempre y cuando $r_1 - 2r_2 + r_3 \neq 0$. En efecto,

$$\begin{aligned} x &= \frac{(r_3 - r_2) x^2 + r_2 x}{(r_1 - 2r_2 + r_3) x^2 + 2(r_2 - r_1) x + r_1} \\ \Leftrightarrow (r_1 - 2r_2 + r_3) x^3 + 2(r_2 - r_1) x^2 + r_1 x &= (r_3 - r_2) x^2 + r_2 x \\ \Leftrightarrow (r_1 - 2r_2 + r_3) x^3 + (3r_2 - 2r_1 - r_3) x^2 + (r_1 - r_2) x &= 0 \\ \Leftrightarrow \begin{cases} x = 0 \\ (r_1 - 2r_2 + r_3) x^2 + (3r_2 - 2r_1 - r_3) x + (r_1 - r_2) = 0 \end{cases} &\Leftrightarrow \begin{cases} x = 1 \\ x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3} \end{cases}. \end{aligned}$$

Así, en el caso de que $r_1 - 2r_2 + r_3 = 0$ los puntos fijos serían solo $x = 0$ y $x = 1$.

Es importante notar que, de nuevo, el punto fijo $x = 0$, en términos biológicos, se identifica con la extinción del alelo recesivo a , mientras que el punto $x = 1$ se corresponde con la extinción del alelo dominante A . El otro punto fijo, sin embargo, representa una situación de equilibrio entre los dos alelos, en la cual ninguno de ellos desaparece.

Llegados a este punto, ya se puede estudiar tanto gráfica como analíticamente la ecuación en diferencias (2.11).

Estudio analítico

En este caso se considera la función $f(x) = \frac{(r_3-r_2)x^2+r_2x}{(r_1-2r_2+r_3)x^2+2(r_2-r_1)x+r_1}$ que define (2.11) y se calcula su derivada

$$f'(x) = \frac{-2(r_3-r_2)(r_1-2r_2+r_3)x^3 + r_1(r_2-2r_3)x^2 + r_1r_2}{((r_1-2r_2+r_3)x^2 + 2(r_2-r_1)x + r_1)^2},$$

que cumple que $f'(0) = \frac{r_2}{r_1}$, $f'(1) = \frac{r_2}{r_3}$ y $f'\left(\frac{r_1-r_2}{r_1-2r_2+r_3}\right) = \frac{2r_1r_3-r_1r_2-r_2r_3}{r_1r_3-r_2^2}$. Luego, de acuerdo con el Teorema 1.21 se diferencian los casos que se recogen en la Tabla 2.2.

		$x = 0$	$x = 1$	$x = \frac{r_1-r_2}{r_1-2r_2+r_3}$
I	$r_1 < r_2 < r_3$	$f'(0) > 1$ Inestable	$f'(1) < 1$ Asintóticamente estable	No tiene sentido
II	$r_1 > r_2 > r_3$	$f'(0) < 1$ Asintóticamente estable	$f'(1) > 1$ Inestable	No tiene sentido
III	$r_2 < r_3 \leq r_1$ $r_2 < r_1 \leq r_3$	$f'(0) < 1$ Asintóticamente estable	$f'(1) < 1$ Asintóticamente estable	$f'\left(\frac{r_1-r_2}{r_1-2r_2+r_3}\right) > 1$ Inestable
IV	$r_2 > r_3 \geq r_1$ $r_2 > r_1 \geq r_3$	$f'(0) > 1$ Inestable	$f'(1) > 1$ Inestable	$f'\left(\frac{r_1-r_2}{r_1-2r_2+r_3}\right) < 1$ Asintóticamente estable

Tabla 2.2: Casos de la estabilidad de soluciones para (2.11) según las tasas de supervivencia.

Antes de nada es importante notar que solo tiene sentido estudiar los casos en los que los puntos fijos estén comprendidos en el intervalo $[0, 1]$, ya en que la ecuación en diferencias (2.11) $x = P_k(a)$ representa la proporción del alelo a en el acervo genético. Los puntos $x = 0$ y $x = 1$ están claramente en el intervalo $[0, 1]$, pero, sin embargo, el punto $x = \frac{r_1-r_2}{r_1-2r_2+r_3}$ no siempre, depende de los valores de las tasas de supervivencia r_1 , r_2 y r_3 . En efecto, si se reescribe

$$x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3} = \frac{\frac{r_1}{r_2} - 1}{\frac{r_1}{r_2} - 2 + \frac{r_3}{r_2}} = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)},$$

para $\alpha = \frac{r_1}{r_2}$ y $\beta = \frac{r_3}{r_2}$, se pueden diferenciar los casos siguientes:

A. Si $\alpha < 1$ y $\beta > 1$, se tiene que

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 < 0 \\ (\alpha - 1) + (\beta - 1) > 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} < 0,$$

o bien

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 < 0 \\ \alpha - 1 < (\alpha - 1) + (\beta - 1) < 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} > 1,$$

con lo que el punto $x = \frac{\alpha-1}{(\alpha-1)+(\beta-1)} \notin [0, 1]$.

B. Si $\alpha > 1$ y $\beta < 1$, se sigue que

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 > 0 \\ (\alpha - 1) + (\beta - 1) < 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} < 0,$$

o bien

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 > 0 \\ \alpha - 1 > (\alpha - 1) + (\beta - 1) > 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} > 1,$$

con lo que, de nuevo, $x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} \notin [0, 1]$.

C. Si $\alpha > 1$ y $\beta > 1$, en cambio, resulta

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 > 0 \\ (\alpha - 1) + (\beta - 1) > \alpha - 1 > 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} \in [0, 1].$$

D. Si $\alpha < 1$ y $\beta < 1$, se llega a

$$\left. \begin{array}{l} \alpha - 1 < 0 \\ \alpha - 1 < (\alpha - 1) + (\beta - 1) < 0 \end{array} \right\} \Rightarrow x = \frac{\alpha - 1}{(\alpha - 1) + (\beta - 1)} \in [0, 1].$$

Luego, identificando que A y B se corresponden con los Casos I y II, respectivamente, y que C y D coinciden con los Casos III y IV, es claro que no tiene sentido estudiar el punto fijo $x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$ en los dos primeros pero sí en los dos siguientes. En concordancia con este razonamiento, se explican a continuación los diferentes casos que se recogen en la Tabla 2.2.

Tal y como se puede ver en dicha tabla, en el **Caso I**, el punto fijo $x = 1$ es asintóticamente estable, lo que en términos genéticos quiere decir que el alelo dominante A tiende a extinguirse. Por otra parte, en el **Caso II** el punto $x = 0$ es asintóticamente estable, por tanto, al contrario del caso anterior, será el alelo recesivo a el que tienda a la extinción. Además, en ambos casos, tal y como se vio antes, no tiene sentido estudiar el punto fijo restante.

En el **Caso III**, tanto el punto fijo $x = 0$ como el $x = 1$ son asintóticamente estables, mientras que $x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$ es inestable. Esto implica que los individuos con fenotipo Aa tienen la desventaja selectiva, con lo que uno de los dos alelos A o a se extinguirá y todos los individuos presentarán el genotipo AA o aa . Que se extinga uno u otro depende de la condición inicial, pero esto se verá más fácilmente de forma gráfica más tarde.

Por último, el **Caso IV** se corresponde con la inestabilidad de los puntos $x = 0$ y $x = 1$, siendo ahora el punto $x = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$ el asintóticamente estable. Esto se traduce en que los individuos con fenotipo Aa tienen la ventaja selectiva, con lo que en este caso ningún alelo se extingue y alcanzan proporciones equilibradas, de forma que todos los genotipos AA , aa y Aa coexisten.

Diagrama de Cobweb

La estabilidad de los puntos fijos estudiada analíticamente se puede ver también de forma gráfica mediante el uso de los diagramas de Cobweb. Para ello se representan las funciones $y = x$

e $y = f(x) = \frac{(r_3 - r_2)x^2 + r_2x}{(r_1 - 2r_2 + r_3)x^2 + 2(r_2 - r_1)x + r_1}$, así como los puntos fijos de f . De nuevo, habrá que distinguir casos según los valores de las tasas de supervivencia de los distintos genotipos.

Además, igual que antes, hay que tener presente que en la ecuación en diferencias (2.11), $x = P_k(a)$ representa la proporción del alelo a en el acervo genético, con lo que toma valores entre 0 y 1. Debido a esto, solo tendrá sentido considerar condiciones iniciales x_0 comprendidas en el intervalo $[0, 1]$.

- **Caso I.** Si $r_1 < r_2 < r_3$, entonces se puede representar la situación como sigue.

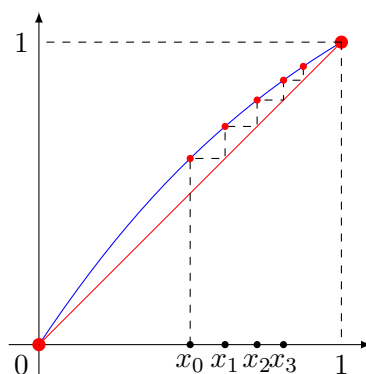


Figura 2.4: Método de la escalera para la función f con $r_1 < r_2 < r_3$.

Tal y como se observa en la Figura 2.4, la recta $y = x$ se sitúa por debajo de la gráfica de la función f para valores de x comprendidos entre 0 y 1. Así, se puede ver que aplicando el método de la escalera para cualquier condición inicial $0 < x_0 \leq 1$, las soluciones de (2.11) convergen al punto fijo 1, y tomando $x_0 = 0$, se obtiene la sucesión constante 0. Es por esto que se concluye que, en este caso, el punto fijo 1 es asintóticamente estable y el 0 inestable, conduciendo esto a una ventaja selectiva para los individuos con genotipo aa y a la extinción del alelo dominante A .

- **Caso II.** Si $r_1 > r_2 > r_3$, entonces se tiene la Figura 2.5.

En esta figura se puede observar que, al contrario del caso anterior, la recta $y = x$ se sitúa por encima de la gráfica de la función f . Ahora, aplicando el método de la escalera, las soluciones de (2.11) convergen a 0 para cualquier condición inicial $0 \leq x_0 < 1$, mientras que para $x_0 = 1$ resulta la sucesión $\{x_t\} = \{(1, 1, \dots, 1)\}$.

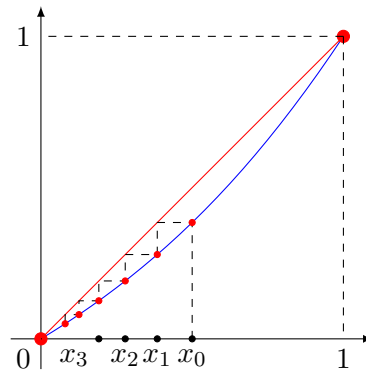


Figura 2.5: Método de la escalera para la función f con $r_1 > r_2 > r_3$.

Así, aquí se puede ver que el punto 0 es asintóticamente estable y el 1 inestable, lo que provoca que el alelo recesivo a se extinga.

- **Caso III.** Si $r_2 < r_3 < r_1$ o $r_2 < r_1 < r_3$, ocurre lo siguiente.

En este caso, tal y como se muestra en la Figura 2.6, la recta $y = x$ se encuentra por encima de la gráfica de la función f para valores comprendidos entre 0 y p , mientras que para valores entre p y 1, está por debajo, siendo $p = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$.

De este modo, tomando como condición inicial $0 \leq x_0 < p$, se ve en la Figura 2.6 que al aplicar el método de la escalera, las soluciones de (2.11) convergen al punto fijo 0.

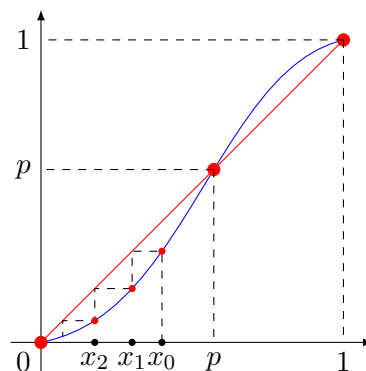


Figura 2.6: Método de la escalera para la función f con $r_2 < r_3 < r_1$ y $0 \leq x_0 < p$.

Por otra parte, al considerar $p < x_0 \leq 1$, las soluciones de (2.11) convergen al punto 1. Este comportamiento se puede ver en la Figura 2.7.

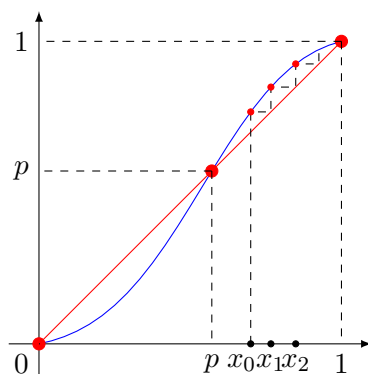


Figura 2.7: Método de la escalera para la función f con $r_2 < r_3 < r_1$ y $p < x_0 \leq 1$.

Así, se concluye que en este caso, los puntos fijos 0 y 1 serán asintóticamente estables, ya que las soluciones de (2.11) convergen a dichos puntos para cualesquiera condiciones iniciales en los intervalos $[0, p)$ y $(p, 1]$, respectivamente. Sin embargo, el punto $p = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$ será inestable.

- **Caso IV.** Si $r_2 > r_3 > r_1$ o $r_2 > r_1 > r_3$, resultan las gráficas que se muestran a continuación, donde de nuevo $p = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$.

Tal y como se muestra en las Figuras 2.8 y 2.9, aplicando el método de la escalera, las soluciones de (2.11) convergen al punto fijo $p = \frac{r_1 - r_2}{r_1 - 2r_2 + r_3}$ para cualquier condición inicial $0 < x_0 < 1$. Tomando $x_0 = 0$ se obtiene la sucesión constante 0, y recíprocamente, tomando $x_0 = 1$ se obtiene la sucesión constante 1. Debido a este comportamiento, se puede decir que el punto fijo p es asintóticamente estable, mientras que los puntos 0 y 1 son inestables.

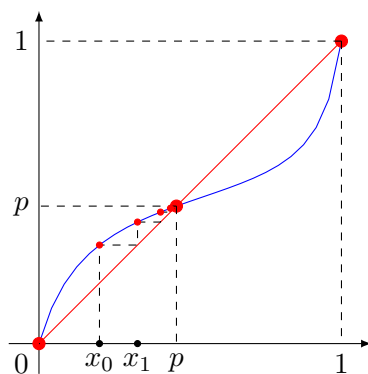


Figura 2.8: Método de la escalera para la función f con $r_2 > r_1 > r_3$ y $0 < x_0 \leq p$.

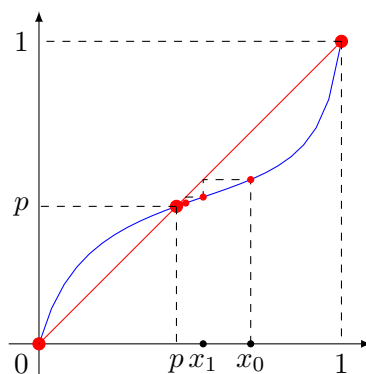


Figura 2.9: Método de la escalera para la función f con $r_2 > r_1 > r_3$ y $p \leq x_0 < 1$.

Con todo esto se puede concluir que en el caso de selección cuando hay solo dos fenotipos posibles con distintas tasas de supervivencia siempre se extingue uno de los genes, mientras que cuando hay tres fenotipos, puede que alguno de los genes se extinga o que ambos coexistan, en función de las tasas de supervivencia de los individuos que presenten los distintos fenotipos posibles. El caso de que coexistan se corresponde precisamente con que los individuos híbridos, con genotipo Aa , son los que tienen la ventaja selectiva y esto se identifica con lo que ocurre con la anemia falciforme y la malaria África.

Más concretamente, la anemia falciforme es provocada por un gen recesivo defectuoso, a , que provoca un cambio en las células sanguíneas, de forma que los individuos con composición genotípica aa tienen una tasa de supervivencia muy baja. Sin embargo, en este caso los individuos híbridos, con genotipo Aa , a pesar de que son ligeramente afectados, tienen la ventaja selectiva. Esto último se debe a que son los más resistentes a la malaria, enfermedad bastante común en África, lo que conlleva que tengan más probabilidades de sobrevivir que los individuos con genotipo AA , seguidos de aquellos con genotipo aa .

2.2.4. Mutaciones

La mutación es otro fenómeno que puede afectar a la distribución de los genes en una población determinada. Este factor produce cambios en la secuencia genética de ADN, provocando que, por ejemplo, un alelo A pase a ser de la forma a .

Usualmente, las mutaciones actúan para cambiar un gen dominante por uno recesivo y esto puede provocar alteraciones en las proporciones de los alelos con el paso de las generaciones. No obstante, la tasa de mutación de los genes por generación suele ser muy pequeña.

Para ilustrar esta situación se puede considerar la mutación por exposición a radiación, así como múltiples enfermedades, como puede ser la fibrosis quística, una enfermedad hereditaria

provocada por la mutación de un gen.

Para estudiar este caso, se mantendrán los supuestos de **apareamiento aleatorio** e **igual tasa de supervivencia** independientemente del genotipo del individuo, pero ahora se incorporará la **mutación de los alelos dominantes** A en alelos a .

Para ello, de forma similar a lo que se hizo en el caso de la selección natural con la tasa de supervivencia, se considera una fracción constante γ del número de alelos A que mutan en alelos a .

En este caso, el procedimiento seguido en la Sección 2.2.1 es el mismo hasta llegar a las ecuaciones recogidas en (2.3). A partir de dicho punto, el procedimiento no puede ser exactamente igual, ya que hay que introducir la constante de mutación γ a la hora de calcular la proporción de alelos en el acervo genético en una generación con respecto a la anterior.

Así, partiendo de (2.3), para obtener la ecuación en diferencias buscada se expresa la proporción de alelos al final de la generación $(k + 1)$ -ésima, $P_{k+1}(A)$ y $P_{k+1}(a)$, en función del número de alelos en dicha generación y teniendo en cuenta la mutación. Esto es, para el alelo recesivo a ,

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{2 N_{k+1}(aa) + N_{k+1}(Aa) + \gamma [2 N_{k+1}(AA) + N_{k+1}(Aa)]}{2 N_{k+1}(AA) + 2 N_{k+1}(Aa) + 2 N_{k+1}(aa)} \\ &= \frac{2 N_{k+1}(aa) + 2 \gamma N_{k+1}(AA) + (\gamma + 1) N_{k+1}(Aa)}{2 N_{k+1}(AA) + 2 N_{k+1}(Aa) + 2 N_{k+1}(aa)}. \end{aligned} \quad (2.12)$$

Igual que antes, se sustituyen en (2.12) las ecuaciones de (2.3), resultando

$$\begin{aligned} P_{k+1}(a) &= \frac{2 r (P_k(a))^2 N_{k+1}^* + 2 \gamma r (P_k(A))^2 N_{k+1}^* + 2 (\gamma + 1) r P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^*}{2 r (P_k(A))^2 N_{k+1}^* + 4 r P_k(A) P_k(a) N_{k+1}^* + 2 r (P_k(a))^2 N_{k+1}^*} \\ &= \frac{(P_k(a))^2 + \gamma (P_k(A))^2 + (\gamma + 1) P_k(A) P_k(a)}{(P_k(A))^2 + 2 P_k(A) P_k(a) + (P_k(a))^2}. \end{aligned} \quad (2.13)$$

La ecuación (2.13) se puede simplificar utilizando que $P_k(A) = 1 - P_k(a)$. En efecto,

$$P_{k+1}(a) = \frac{(P_k(a))^2 + \gamma (1 - P_k(a))^2 + (\gamma + 1) (1 - P_k(a)) P_k(a)}{(1 - P_k(a))^2 + 2 (1 - P_k(a)) P_k(a) + (P_k(a))^2} = (1 - \gamma) P_k(a) + \gamma. \quad (2.14)$$

La ecuación anterior es la ecuación en diferencias que modela el cambio en la proporción de alelos, teniendo en cuenta la presencia de mutaciones. Cabe observar que para $\gamma = 0$, es decir, en ausencia de mutaciones, la ecuación (2.14) se reduce a $P_{k+1}(a) = P_k(a)$, el equilibrio de Hardy-Weinberg; mientras que para $\gamma = 1$, esto es, que todos los alelos A mutan en alelos a , se tiene que $P_{k+1}(a) = 1$, es decir que todos los alelos de la generación $(k + 1)$ -ésima son a .

Para $\gamma \in (0, 1)$, (2.14) es una ecuación en diferencias lineal con coeficientes constantes, y su solución vendrá dada por

$$P_k(a) = (1 - \gamma)^k (P_0(a) - 1) + 1,$$

siendo $P_0(a)$ la proporción inicial de alelos a en el acervo genético.

Se concluye entonces que cuando aparecen las mutaciones sobre una determinada característica de una población, las proporciones de los alelos se ven afectadas: para cualquier valor de la tasa de mutación, la proporción de alelos a aumentará, y en su defecto, el número de individuos con genotipo aa , mientras que la proporción de alelos A será cada vez menor, con lo que disminuirá el número de individuos con genotipos AA y Aa .

Este comportamiento se puede ver gráficamente en la siguiente figura, donde se toma como condición inicial $P_0(a) = \frac{1}{2}$, es decir, se considera que la proporción inicial de alelos A y a en el acervo genético es la misma, y se ilustra como la proporción del alelo a va variando con el paso de las generaciones en función de la tasa de mutación γ .

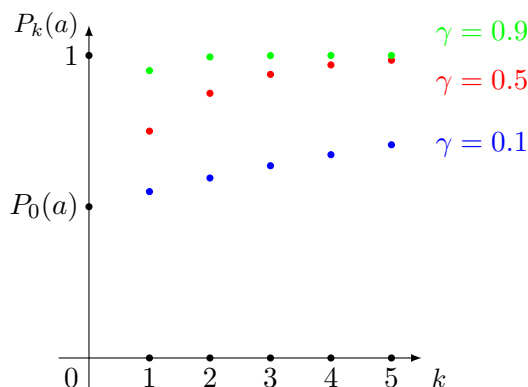


Figura 2.10: Representación de las soluciones de (2.14) para $P_0(a) = \frac{1}{2}$.

Observando la Figura 2.10, se puede ver que la proporción del alelo recesivo a aumenta más rápidamente cuanto mayor es la tasa de mutación.

Para concluir, con el estudio realizado a lo largo de este capítulo, se ha visto que las ecuaciones en diferencias son una herramienta muy útil a la hora de predecir la evolución, en este caso de una población, con el paso del tiempo. Así, se puede decir que estas sirven para modelar de forma discreta muchas situaciones de la vida real y, en particular, de la biología.

Para completar este estudio, así como las ecuaciones en diferencias resultan un instrumento valioso a la hora de modelar procesos discretos o predecir cambios de una generación a otra, las ecuaciones diferenciales también son una herramienta muy útil cuando se quieren modelar situaciones de la vida real de forma continua. En el siguiente capítulo, se ejemplificará este hecho para el campo de la genética, que es el objeto de estudio del presente trabajo.

Capítulo 3

Modelos genéticos con ecuaciones diferenciales

En el marco de las ecuaciones diferenciales también se pueden encontrar numerosos modelos que representan problemas genéticos. De hecho, los vistos en el capítulo anterior con ecuaciones en diferencias también se podrían estudiar mediante ecuaciones diferenciales, sin embargo, en dicho caso, tiene más sentido estudiar los modelos considerando la variable temporal como discreta, de forma que se estudie el cambio de las proporciones alélicas de generación en generación.

En este nuevo capítulo se va a analizar un caso más concreto y que se ajusta a un modelo de ecuaciones diferenciales, pero que, de nuevo, también podría plantearse utilizando ecuaciones en diferencias. Para ello, de forma paralela al capítulo anterior, se introduce a continuación el contexto biológico correspondiente con este tema, que se puede encontrar en la introducción de los artículos recogidos en [1] y [15], y de forma más precisa en [18].

3.1. Contexto biológico

Enfermedades como pueden ser la infección por el virus Zika, la malaria, el dengue, la fiebre amarilla o el virus Chikungunya son un problema de salud pública en todo el mundo, y especialmente en muchos países de África. Lo que tienen en común estas enfermedades es que todas son transmitidas a los seres humanos por **mosquitos**: los mosquitos macho se alimentan de néctar y son las hembras quienes se alimentan de sangre y pueden picar a los seres humanos transmitiendo enfermedades, que a menudo resultan mortales.

Actualmente no existen vacunas para estas enfermedades, por lo que se necesita desarrollar otras técnicas de control para las mismas. Una forma de controlar este tipo de infecciones en

una región sería conseguir reducir la población de mosquitos. En este contexto, surgen los **mosquitos transgénicos**, esto es, mosquitos modificados genéticamente que interfieren con el ciclo de vida de los mosquitos autóctonos de forma que sirven para controlar enfermedades como las anteriormente mencionadas.

Hay múltiples especies de mosquito que transmiten estas enfermedades pero, concretamente, la especie *Aedes aegypti* es capaz de transmitir la mayoría de ellas. Es por esto que, en general, los investigadores se han centrado en esta especie para generar nuevas técnicas de control para dichas enfermedades.

Como el propósito es reducir la población de mosquitos, se diseñó un **transgén** que fuerza la muerte de los mismos en determinados momentos de su ciclo de vida y se introdujo en estos generándose una población de mosquitos transgénicos. Así, al liberar dicha población modificada genéticamente, se producen apareamientos interespecíficos entre los tipos autóctonos o silvestres y los transgénicos.

Lo que se hace es liberar una gran cantidad de **machos modificados** que se reproducen con las hembras autóctonas y mueren al poco tiempo de ser liberados. De este modo, la distribución genética de la descendencia se ve alterada, tal y como se representa de forma esquemática en la Figura 3.1, donde el color rojo representa el transgén modificado y el negro el gen original.

En concreto, los mosquitos transgénicos modificados en el laboratorio son todos **homocigotos** para el transgén mencionado y cuando se aparean con la población silvestre, toda la descendencia es heterocigota. A partir de aquí, la composición genética de las siguientes generaciones depende de los tipos de individuos de la pareja progenitora. En efecto, los apareamientos entre mosquitos heterocigotos pueden producir mosquitos transgénicos homocigotos, silvestres homocigotos y transgénicos heterocigotos. Y, de nuevo, los apareamientos entre mosquitos transgénicos heterocigotos y silvestres o transgénicos homocigotos producen mosquitos transgénicos heterocigotos y silvestres o transgénicos homocigotos.

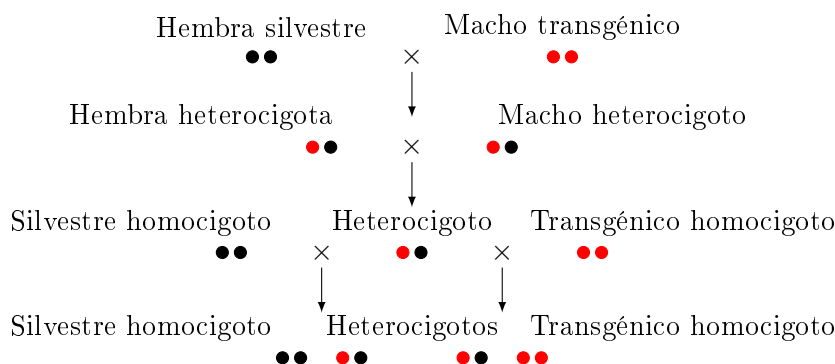


Figura 3.1: Resultados en la descendencia tras sucesivos apareamientos de las poblaciones de mosquitos.

El objetivo entonces es estudiar si la liberación de mosquitos transgénicos en una determinada región reduce de forma significativa el número de individuos de la población autóctona, derivando así en una reducción del número de infecciones causadas por estos mosquitos. Para ello, se emplearán ecuaciones diferenciales que modelen el cambio con el paso del tiempo en el número de mosquitos transgénicos y silvestres.

3.2. Modelos

En este contexto, se pueden considerar múltiples tipos de modelos haciendo uso de ecuaciones diferenciales. Por un lado, se puede modelar la dinámica de transmisión de dichas enfermedades con el fin de estudiar el comportamiento de las poblaciones de mosquitos, así como de las personas afectadas, lo cual puede resultar útil a la hora de desarrollar técnicas de control. El modelado de este tipo de problemas se puede encontrar, por ejemplo, para el virus Zika en el artículo [6] y para el dengue en el artículo [2]. Además, se pueden considerar otras técnicas de control para estas enfermedades, como puede ser la gestión ambiental o el uso de químicos, y modelar la respectiva situación, tal y como se explica en el artículo [19].

En este trabajo se tratarán los modelos enfocados a la genética, esto es, aquellos en los que se estudia si los mosquitos transgénicos resultan una técnica de control efectiva para dichas enfermedades. Para modelar la situación descrita y estudiar el número de mosquitos transgénicos y autóctonos en una determinada población, así como su variación con el paso del tiempo, se seguirán los artículos científicos [1], [15] y [16].

Denótese por x el número de mosquitos autóctonos en una determinada región y por y la cantidad de mosquitos transgénicos. Asimismo, considérese b_1 la tasa de natalidad de la población de mosquitos autóctonos y d_1 la respectiva tasa de mortalidad. Análogamente, b_2 y d_2 representarán las tasas de natalidad y mortalidad de la población de mosquitos transgénicos, respectivamente.

En este contexto hay que tener en cuenta que ambas poblaciones interactúan entre sí, luego las funciones de natalidad y mortalidad, b_i y d_i , $i = 1, 2$, dependerán de ambas poblaciones de mosquitos.

Así, teniendo en cuenta las notaciones anteriores, resulta el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x (b_1(x, y) - d_1(x, y)), \\ \frac{dy}{dt} = y (b_2(x, y) - d_2(x, y)). \end{cases} \quad (3.1)$$

Ahora, por un lado, las tasas de mortalidad se pueden suponer funciones lineales de la forma

$$d_i(x, y) = \mu_i + \xi_i(x + y) \text{ para } i = 1, 2,$$

donde $\mu_i > 0$ es una constante que representa la tasa de mortalidad intrínseca de cada población y $\xi_i \geq 0$ será un factor dependiente del número total de mosquitos, $i = 1, 2$. Además, como la población de mosquitos transgénicos no tiene mejores aptitudes que la autóctona, ambas poblaciones son idénticas en cuanto a sus características físicas, por lo que se puede suponer igual tasa de mortalidad para ambas, es decir, $\mu = \mu_1 = \mu_2$ y $\xi = \xi_1 = \xi_2$.

Por otro lado, en cuanto a las tasas de natalidad, estas dependerán del número total de apareamientos por individuo y unidad de tiempo, así como del número de crías que se producen por apareamiento. Entonces, se denotará por $c(N)$ el número de apareamientos por individuo y unidad de tiempo, siendo $N = x + y$ el número total de individuos de la población, y se considerarán los parámetros α_1 , α_2 , β_1 y β_2 relativos al número de crías, cuyo significado se incluye en la Tabla 3.1.

α_1	Número de mosquitos silvestres provenientes del apareamiento entre dos mosquitos silvestres .
β_1	Número de mosquitos silvestres provenientes del apareamiento entre un mosquito silvestre y uno transgénico .
α_2	Número de mosquitos transgénicos provenientes del apareamiento entre un mosquito transgénico y uno silvestre .
β_2	Número de mosquitos transgénicos provenientes del apareamiento entre dos mosquitos transgénicos .

Tabla 3.1: Parámetros relativos al número de crías resultantes de los distintos apareamientos posibles.

Así, las funciones relativas a la natalidad resultan

$$b_1(x, y) = c(N) \frac{\alpha_1 x + \beta_1 y}{N},$$

$$b_2(x, y) = c(N) \frac{\alpha_2 x + \beta_2 y}{N},$$

para $(x, y) \neq 0$ y se supone $b_i(0, 0) = 0$ para $i = 1, 2$, de forma que el sistema (3.1) es equivalente al sistema

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(c(N) \frac{\alpha_1 x + \beta_1 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right), \\ \frac{dy}{dt} = y \left(c(N) \frac{\alpha_2 x + \beta_2 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right), \end{cases} \quad (3.2)$$

para $x \geq 0$, $y \geq 0$, $(x, y) \neq (0, 0)$.

Llegados a este punto se distinguirán distintos modelos según las suposiciones iniciales que se establezcan. En concreto, siguiendo las ideas del artículo [15], se diferenciarán distintos casos según la tasa de apareamiento. En primer lugar, se considera una tasa de apareamiento constante, para después pasar a considerar el caso de una tasa de apareamiento de tipo funcional *Holling-II*, concepto el cual se explicará en la correspondiente sección.

Otra posible alternativa, que no se tratará en el presente trabajo, sería distinguir diferentes modelos según la tasa de liberación de los mosquitos transgénicos al medio. Dichos modelos se pueden encontrar en el artículo [1].

3.2.1. Tasa de apareamiento constante

Cuando se trata de una población suficientemente grande, aumenta la facilidad de los mosquitos para aparearse. Bajo estas circunstancias se puede suponer que la tasa de apareamiento es constante a la hora de modelar la dinámica de los mosquitos.

De acuerdo con las notaciones fijadas anteriormente, se supone entonces $c(N) = c$ para cualquier N , siendo c una constante arbitraria. En concordancia con esto, resultan $a_i = c\alpha_i$ y $b_i = c\beta_i$, con $i = 1, 2$, el número de crías producidas por mosquito por unidad de tiempo tanto por apareamientos con mosquitos transgénicos como con silvestres. De este modo, el sistema (3.2) se reescribe como

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right) =: F_1(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = y \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right) =: F_2(x, y), \end{cases} \quad (3.3)$$

para $x \geq 0, y \geq 0$, con $(x, y) \neq (0, 0)$ ya que las funciones F_1 y F_2 no están definidas en el origen.

Ahora, una vez planteado el modelo del problema bajo los supuestos fijados, conviene estudiar los puntos de equilibrio del sistema (3.3), así como su estabilidad.

Puntos de equilibrio

Por un lado, fijando $x = 0$, $F_1(0, y) = 0$ para cualquier y y se tiene

$$F_2(0, y) = 0 \Leftrightarrow y(b_2 - \mu - \xi y) = 0 \Leftrightarrow (b_2 - \mu - \xi y) = 0 \Leftrightarrow y = \frac{b_2 - \mu}{\xi},$$

luego $E_1 = \left(0, \frac{b_2 - \mu}{\xi}\right)$ es un punto de equilibrio para el sistema (3.3). Análogamente, para $y = 0$, $F_2(x, 0) = 0$ para cualquier valor de x y

$$F_1(x, 0) = 0 \Leftrightarrow x(a_1 - \mu - \xi x) = 0 \Leftrightarrow (a_1 - \mu - \xi x) = 0 \Leftrightarrow x = \frac{a_1 - \mu}{\xi},$$

es decir, $E_2 = \left(\frac{a_1 - \mu}{\xi}, 0\right)$ es otro punto de equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales definido. Así, se deduce que E_1 y E_2 son puntos de equilibrio positivos de frontera si y solo si $a_1 > \mu$ y $b_2 > \mu$, entendiéndose como equilibrios positivos de frontera aquellos con una de las componentes nula y la otra positiva.

Además, el sistema (3.3) también tiene equilibrios positivos, esto es, con ambas componentes positivas. En referencia con esto, sea (x, y) un punto tal que $x > 0, y > 0$. Para ser equilibrio positivo debe satisfacer las ecuaciones

$$\begin{aligned} F_1(x, y) = x \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right) = 0 &\Leftrightarrow a_1 x + b_1 y = (x + y)(\mu + \xi(x + y)), \\ F_2(x, y) = y \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{N} - (\mu + \xi(x + y)) \right) = 0 &\Leftrightarrow a_2 x + b_2 y = (x + y)(\mu + \xi(x + y)), \end{aligned} \quad (3.4)$$

que dan lugar a

$$a_1 x + b_1 y = a_2 x + b_2 y \Leftrightarrow (a_1 - a_2) x = (b_2 - b_1) y.$$

Luego existirá una solución positiva de (3.4) si y solo si

$$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0. \quad (3.5)$$

Suponiendo que dicha condición se cumple, y escribiendo y en función de x se llega a que

$$y = \frac{(a_1 - a_2)}{(b_2 - b_1)} x = A x, \quad (3.6)$$

y sustituyendo (3.6) en las ecuaciones recogidas en (3.4), resulta

$$(a_1 + b_1 A) x = (1 + A) x (\mu + \xi(1 + A) x) \Leftrightarrow \xi(1 + A) x = \frac{(a_1 + b_1 A)}{(1 + A)} - \mu.$$

De este modo, al sustituir $A = \frac{(a_1 - a_2)}{(b_2 - b_1)}$ se obtienen las expresiones de x e y , respectivamente. Por un lado,

$$\begin{aligned} \xi \left(1 + \frac{a_1 - a_2}{b_2 - b_1} \right) x &= \frac{\left(a_1 + b_1 \frac{a_1 - a_2}{b_2 - b_1} \right)}{\left(1 + \frac{a_1 - a_2}{b_2 - b_1} \right)} - \mu \\ \Leftrightarrow \xi \left(\frac{a_1 - a_2 + b_2 - b_1}{b_2 - b_1} \right) x &= \frac{a_1 b_2 - a_2 b_1 - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)}{a_1 - a_2 + b_2 - b_1} \\ \Leftrightarrow x &= \frac{((a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)) (b_2 - b_1)}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)^2 \xi}, \end{aligned} \quad (3.7)$$

y, por otro,

$$y = A x = \frac{a_1 - a_2}{b_2 - b_1} x = \frac{((a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)) (a_1 - a_2)}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)^2 \xi}. \quad (3.8)$$

Es importante notar que para que el punto (x, y) calculado sea un equilibrio positivo, se debe cumplir que

$$\begin{aligned} ((a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)) (b_2 - b_1) &> 0, \\ ((a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)) (a_1 - a_2) &> 0. \end{aligned}$$

Luego, suponiendo que se satisface la condición (3.5), se distinguen dos casos:

1. Si $b_1 < b_2$ (lo que por (3.5) implica $a_1 > a_2$), entonces necesariamente

$$(a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1) > 0,$$

es decir,

$$\frac{a_1 b_2 - a_2 b_1}{a_1 - a_2 + b_2 - b_1} > \mu.$$

2. Si $b_1 > b_2$ (y equivalentemente, $a_1 < a_2$), entonces

$$(a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu(a_1 - a_2 + b_2 - b_1) < 0,$$

esto es,

$$\frac{a_1 b_2 - a_2 b_1}{a_1 - a_2 + b_2 - b_1} > \mu.$$

Con lo anterior se puede concluir que existe un único punto de equilibrio positivo, E_3 , para el sistema (3.3), y viene dado por (3.7) y (3.8), si y solo si se cumplen las condiciones

$$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0 \quad \text{y} \quad R = \frac{a_1 b_2 - a_2 b_1}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)\mu} > 1.$$

Como resumen, se incluyen las singularidades o puntos de equilibrio del sistema (3.3) en la Tabla 3.2.

	Condiciones	Puntos de equilibrio
Puntos de frontera positivos	$b_2 > \mu$	$E_1 = \left(0, \frac{b_2 - \mu}{\xi}\right)$
	$a_1 > \mu$	$E_2 = \left(\frac{a_1 - \mu}{\xi}, 0\right)$
Puntos positivos	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0$ $R > 1$	$E_3 = \frac{(a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)^2 \xi} (b_2 - b_1, a_1 - a_2)$

Tabla 3.2: Singularidades del sistema (3.3).

Una vez obtenidos estos puntos ya se puede estudiar la estabilidad de los mismos.

Estabilidad de los puntos de equilibrio

Al tratarse de un sistema de ecuaciones diferenciales no lineal, para estudiar la estabilidad de los puntos de equilibrio se puede recurrir a la linealización del sistema en torno a cada uno de dichos puntos.

Para ello, como las funciones $F_i: \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ \setminus \{(0, 0)\} \rightarrow \mathbb{R}$, $i = 1, 2$, son continuas y diferenciables, se puede considerar el desarrollo de Taylor de las mismas en torno a los respectivos puntos de equilibrio, resultando

$$\begin{aligned} F_i(x, y) &= F_i(x_c, y_c) + \frac{\partial F_i}{\partial x}(x_c, y_c)(x - x_c) + \frac{\partial F_i}{\partial y}(x_c, y_c)(y - y_c) + \mathcal{O}(\|(x, y) - (x_c, y_c)\|^2) \\ &\approx \underbrace{F_i(x_c, y_c)}_0 + \frac{\partial F_i}{\partial x}(x_c, y_c)(x - x_c) + \frac{\partial F_i}{\partial y}(x_c, y_c)(y - y_c), \end{aligned}$$

para $i = 1, 2$ en un entorno de (x_c, y_c) , donde (x_c, y_c) denota el punto de equilibrio. Nótese que se puede considerar dicha aproximación ya que se va a estudiar localmente el punto en un entorno del mismo.

Una vez tomada dicha aproximación, considerando dos nuevas variables, $\alpha = x - x_c$ y $\beta = y - y_c$, se obtiene un sistema de ecuaciones diferenciales lineal

$$\begin{cases} \frac{d\alpha}{dt} = \frac{\partial F_1}{\partial x}(x_c, y_c) \alpha + \frac{\partial F_1}{\partial y}(x_c, y_c) \beta, \\ \frac{d\beta}{dt} = \frac{\partial F_2}{\partial x}(x_c, y_c) \alpha + \frac{\partial F_2}{\partial y}(x_c, y_c) \beta, \end{cases} \quad (3.9)$$

asociado al sistema no lineal original.

Así, asumiendo que la matriz jacobiana asociada al sistema (3.9),

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x}(x_c, y_c) & \frac{\partial F_1}{\partial y}(x_c, y_c) \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x_c, y_c) & \frac{\partial F_2}{\partial y}(x_c, y_c) \end{pmatrix}, \quad (3.10)$$

es diagonalizable, se puede estudiar la estabilidad del respectivo punto de equilibrio (x_c, y_c) de acuerdo con la teoría de estabilidad para sistemas de ecuaciones diferenciales lineales autónomos. En particular, atendiendo al signo de los autovalores asociados a dicha matriz se pueden distinguir los casos que se recogen en el siguiente teorema.

Teorema 3.1. *Dados los autovalores λ_1 y λ_2 asociados a la matriz jacobiana diagonalizable J dada por (3.10), se distinguen los siguientes casos en cuanto a la estabilidad del punto de equilibrio (x_c, y_c) del sistema (3.3):*

- Si $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, entonces el punto (x_c, y_c) es asintóticamente estable.
- Si $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, entonces el punto (x_c, y_c) es inestable.
- Si $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 > 0$ o $\lambda_1 > 0$ y $\lambda_2 < 0$, entonces el punto (x_c, y_c) es inestable.

Luego, antes de nada, es necesario obtener las derivadas parciales de las funciones F_1 y F_2 , que son

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= \frac{a_1 x^2 + 2a_1 x y + b_1 y^2}{(x + y)^2} - \mu - \xi(2x + y), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= \frac{(b_1 - a_1)x^2}{(x + y)^2} - \xi x, \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= \frac{(a_2 - b_2)y^2}{(x + y)^2} - \xi y, \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= \frac{a_2 x^2 + 2b_2 x y + b_2 y^2}{(x + y)^2} - \mu - \xi(x + 2y), \end{aligned} \quad (3.11)$$

para $x \geq 0$, $y \geq 0$, $(x, y) \neq (0, 0)$, y evaluarlas en cada uno de los puntos de equilibrio.

Bastará entonces obtener las matrices jacobianas asociadas a los sistemas linealizados en torno a cada uno de los puntos y estudiar sus autovalores.

- Para el punto $E_1 = \left(0, \frac{b_2 - \mu}{\xi}\right)$ se tiene la matriz

$$J = \begin{pmatrix} b_1 - b_2 & 0 \\ a_2 - 2b_2 + \mu & \mu - b_2 \end{pmatrix},$$

cuyos autovalores asociados son $\lambda_1 = b_1 - b_2$ y $\lambda_2 = \mu - b_2$. Como se dijo antes, para que este punto sea un punto de equilibrio positivo, necesariamente tiene que cumplirse que $b_2 > \mu$. En consecuencia, $\lambda_2 < 0$ en cualquier caso, y el signo de λ_1 dependerá de los valores de b_1 y b_2 .

1. Por un lado, si $b_1 < b_2$, entonces $\lambda_1 < 0$, y de acuerdo con el Teorema 3.1, el punto $(0, \frac{b_2 - \mu}{\xi})$ será asintóticamente estable.
2. Por otro lado, si $b_1 > b_2$, entonces $\lambda_1 > 0$, y en concordancia con el Teorema 3.1, el punto $(0, \frac{b_2 - \mu}{\xi})$ será inestable.

- La matriz asociada al punto $E_2 = \left(\frac{a_1 - \mu}{\xi}, 0\right)$ viene dada por

$$J = \begin{pmatrix} \mu - a_1 & b_1 - 2a_1 + \mu \\ 0 & a_2 - a_1 \end{pmatrix},$$

luego los autovalores asociados a la misma son $\lambda_1 = a_2 - a_1$ y $\lambda_2 = \mu - a_1$. Así, de acuerdo con la imposición de que $a_1 > \mu$, se tiene que $\lambda_2 < 0$ en todo caso y, de nuevo, el signo de λ_1 depende de los valores del número de crías.

1. En primer lugar, si $a_1 < a_2$, entonces $\lambda_1 > 0$, y de acuerdo con el Teorema 3.1, el punto $(\frac{a_1 - \mu}{\xi}, 0)$ será inestable.
2. Mientras que si $a_1 > a_2$, entonces $\lambda_1 < 0$, y atendiendo al Teorema 3.1, el punto $(\frac{a_1 - \mu}{\xi}, 0)$ será asintóticamente estable.

- En relación con el punto $E_3 = \frac{(a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)^2 \xi} (b_2 - b_1, a_1 - a_2)$, se tiene la matriz

$$J = \frac{1}{P} \begin{pmatrix} x(\Delta_1 y - \xi P) & x(-\Delta_1 x - \xi P) \\ y(\Delta_2 y - \xi P) & y(-\Delta_2 x - \xi P) \end{pmatrix},$$

donde x e y vienen dados por (3.7) y (3.8), respectivamente, es decir, son las coordenadas del punto, $\Delta_i = a_i - b_i$ para $i = 1, 2$ y $P = (x + y)^2$.

Así, la traza de la matriz J viene dada por $\text{tr}(J) = -\frac{1}{P} ((\Delta_2 - \Delta_1)xy + \xi P(x+y))$, mientras que el determinante es $\det(J) = \frac{\xi xy}{P} (\Delta_2 - \Delta_1)(x+y)$. Por tanto, como es conocido que la traza de una matriz es igual a la suma de sus autovalores y el determinante coincide con el producto de los mismos, se diferenciarán los siguientes casos:

1. Si $\Delta_2 > \Delta_1$, entonces $\det(J) > 0$ y $\text{tr}(J) < 0$, con lo que ambos autovalores serán negativos. De acuerdo con el Teorema 3.1, se tendrá entonces que bajo estas condiciones, el punto E_3 es asintóticamente estable.
2. Si $\Delta_2 < \Delta_1$, se tiene que $\det(J) < 0$, mientras que $\text{tr}(J) > 0$. En este caso los autovalores tienen signos opuestos, lo que deriva en que el punto E_3 sea inestable.

Los detalles de los cálculos referidos a este punto se pueden encontrar en la Sección I.1 del Anexo I.

Una vez estudiada la estabilidad de los puntos, se estudian todos los casos posibles en términos de los parámetros a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , μ y ξ , así como las implicaciones biológicas que conllevan. Estos se recogen en la Tabla 3.3.

Es importante darse cuenta que en el Caso III de la Tabla 3.3, correspondiente con $a_1 > \mu$, $b_2 > \mu$, $a_1 > a_2$ y $b_1 < b_2$, los puntos E_1 y E_2 son ambos puntos de equilibrio asintóticamente estables para el sistema (3.3), mientras que el punto E_3 o bien no es un punto de equilibrio positivo para el sistema o bien es inestable. Este último comportamiento puede verse reflejado en el diagrama de fases de la Figura 3.2, donde en el eje x se representan los mosquitos autóctonos y en el eje y los transgénicos.

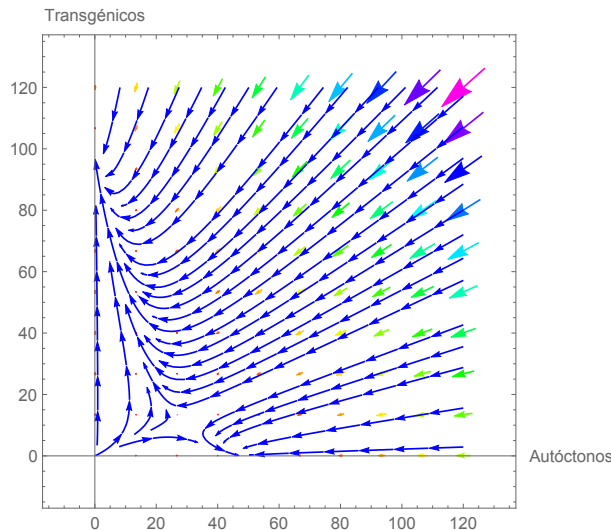


Figura 3.2: Diagrama de fases asociado al sistema (3.3) con $a_1 = 10$, $b_1 = 4$, $a_2 = 3$, $b_2 = 20$, $\mu = 0.5$ y $\xi = 0.2$.

Analizando el diagrama anterior, simulado para ciertos valores de los parámetros implicados en el modelo, puede verse que el punto E_3 , con coordenadas $(26.6919, 11.6777)$ para ese caso, es inestable, mientras que los puntos $E_1 = (0, 97.5)$ y $E_2 = (47.5, 0)$ serán asintóticamente estables. Además, observando la dirección y sentido del campo puede verse que, dependiendo de la condición inicial que se considere, la solución convergerá a uno o a otro punto.

Simulando la variación del número de mosquitos autóctonos y transgénicos con el paso del tiempo para este caso, se obtienen las Figuras 3.3 y 3.4, ambas elaboradas tomando los mismos valores de los parámetros y variando tan solo la condición inicial. En estas puede verse reflejado que la convergencia de la solución al punto E_1 (Figura 3.3) lleva a la extinción de la población autóctona, mientras que la convergencia a E_2 (Figura 3.4), por el contrario, se traduce en la desaparición de los mosquitos transgénicos.

En efecto, biológicamente hablando, si el número de crías transgénicas producidas por un mosquito transgénico a partir de todos los apareamientos posibles (b_2) es mayor que el número de crías silvestres (b_1), y también es mayor que la tasa de mortalidad intrínseca (μ), entonces la interacción conlleva la extinción de la población de mosquitos silvestres, siempre y cuando la cantidad inicial de mosquitos transgénicos sea suficientemente grande. Esto se muestra en la Figura 3.3.

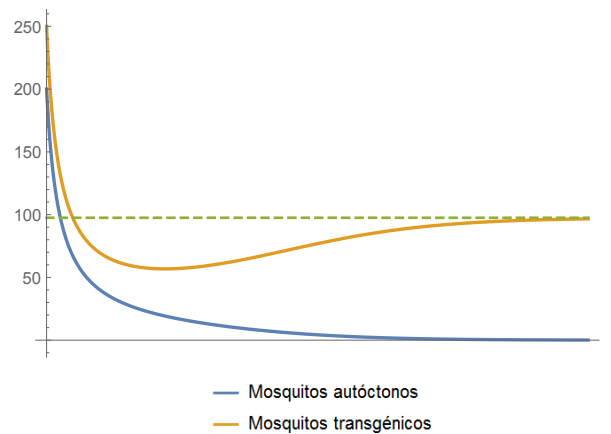


Figura 3.3: Evolución en el número de mosquitos autóctonos y transgénicos con el paso del tiempo simulado para el caso de tasa de apareamiento constante y con $a_1 = 10$, $b_1 = 4$, $a_2 = 3$, $b_2 = 20$, $\mu = 0.5$ y $\xi = 0.2$ y condiciones iniciales $x(0) = 200$ e $y(0) = 250$.

Análogamente, si el número de crías silvestres producidas por un mosquito silvestre a través de todos los apareamientos posibles (a_1) es mayor que el número de crías transgénicas (a_2), y además es mayor que la tasa de mortalidad (μ), entonces la interacción de ambas poblaciones de mosquitos lleva a la extinción de los mosquitos transgénicos si la cantidad inicial de mosquitos transgénicos es suficientemente pequeña, como se puede ver en la Figura 3.4.

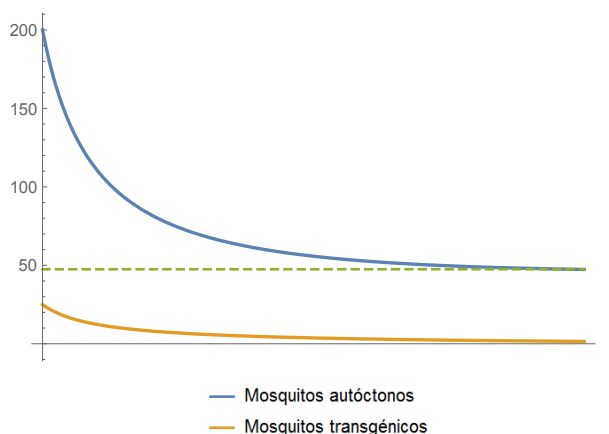


Figura 3.4: Evolución en el número de mosquitos autóctonos y transgénicos con el paso del tiempo simulado para el caso de tasa de apareamiento constante y con $a_1 = 10$, $b_1 = 4$, $a_2 = 3$, $b_2 = 20$, $\mu = 0.5$ y $\xi = 0.2$ y condiciones iniciales $x(0) = 200$ e $y(0) = 25$.

Como conclusión se puede decir que el hecho de que se extinga una u otra población de mosquitos depende del tamaño inicial de las mismas, tal y como se veía antes en el diagrama de fases. Además, es interesante tener en cuenta que, en cualquier caso, introducir mosquitos transgénicos en la población provoca que la población de mosquitos autóctonos disminuya.

La interpretación en términos biológicos anterior también se puede extender a los Casos I, IV, V, VII, XI y XII de la Tabla 3.3, donde solo uno de los puntos E_1 o E_2 existe y es asintóticamente estable, y el punto E_3 o bien no existe o bien es inestable.

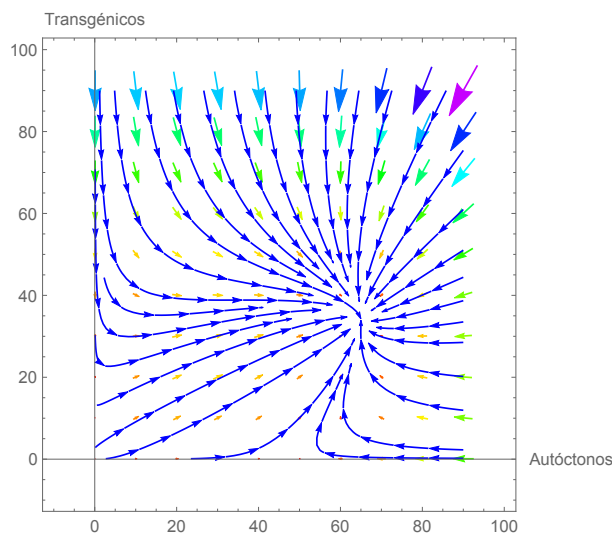


Figura 3.5: Diagrama de fases asociado al sistema (3.3) con $a_1 = 10$, $b_1 = 40$, $a_2 = 30$, $b_2 = 2$, $\mu = 0.5$ y $\xi = 0.2$.

Por otro lado, en el Caso II de la tabla, cuando $a_2 > a_1 > \mu$ y $b_1 > b_2 > \mu$, los puntos E_1 y E_2

son ambos inestables, mientras que el punto E_3 es un punto de equilibrio positivo asintóticamente estable para el sistema (3.3), lo cual implica la coexistencia de ambas poblaciones de mosquitos. El diagrama de fases relativo a este caso se incluye en la Figura 3.5.

Claramente, y al contrario que antes, en este caso puede verse que el campo apunta hacia el punto $E_3 = (65.0089, 34.2152)$ para cualquier condición inicial, con lo que se ve reflejado que este es asintóticamente estable, mientras que los otros dos puntos de equilibrio son inestables.

En cuanto al número de mosquitos de cada una de las poblaciones con el paso del tiempo, este tenderá al punto de equilibrio estable, E_3 , tal y como se refleja en la Figura 3.6, donde se aprecia la coexistencia de ambas poblaciones de mosquitos.

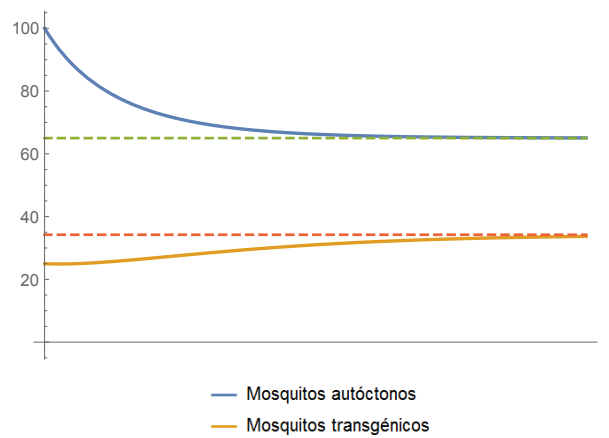


Figura 3.6: Evolución en el número de mosquitos autóctonos y transgénicos con el paso del tiempo, para el caso de tasa de apareamiento constante y simulado para $a_1 = 10$, $b_1 = 40$, $a_2 = 30$, $b_2 = 2$, $\mu = 0.5$ y $\xi = 0.2$, tomando como condiciones iniciales $x(0) = 100$ e $y(0) = 25$.

De forma análoga, los Casos VI, X y XIV, bajo condiciones de que el punto E_3 sea asintóticamente estable, también derivan en la coexistencia de las poblaciones silvestre y transgénica.

Estos casos en los que el punto E_3 es el asintóticamente estable son los realmente interesantes en el estudio de la utilidad de los mosquitos transgénicos para combatir enfermedades. En efecto, por un lado, la estabilidad del punto E_1 , como se dijo, se traduce en la desaparición de la población de mosquitos silvestres, una característica no deseada, puesto que se estaría extinguiendo la especie. Por otro lado, la estabilidad del punto E_2 conlleva la extinción de la población de mosquitos transgénicos, con lo que el experimento se terminaría y no se conseguiría el objetivo de reducir el impacto de la especie. Mientras tanto, la estabilidad del punto E_3 coincide con la coexistencia de ambas poblaciones, lo cual produce las conclusiones a nivel biológico buscadas con este estudio.

Entonces, en relación con lo anterior, habría que estudiar cuál es el tamaño inicial de la población de mosquitos transgénicos que debe soltarse al medio, de forma que los parámetros

cumplan las condiciones que hacen que E_3 sea asintóticamente estable, y de modo que se consiga que la población transgénica genere un impacto sobre la autóctona, en el sentido de que se consigan reducir los contagios de dichas enfermedades sin extinguirse la población de mosquitos.

Por último, cabe mencionar que en los casos restantes (VII, IX, XIII, XV y XVI) no mencionados, o bien los tres puntos no existen o bien alguno no existe y los demás son inestables.

		E_1	E_2	E_3
I	$a_1, b_2 > \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 > a_2$	Existe y es inestable	Existe y es A.E.	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
II	$a_1, b_2 > \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 < a_2$	Existe y es inestable	Existe y es inestable	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R > 1$ y $\Delta_1 < \Delta_2$ \Rightarrow Existe y es A.E.
III	$a_1, b_2 > \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 > a_2$	Existe y es A.E.	Existe y es A.E.	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 > \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es inestable
IV	$a_1, b_2 > \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 < a_2$	Existe y es A.E.	Existe y es inestable	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
V	$a_1 > \mu, b_2 \leq \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 > a_2$	No existe	Existe y es A.E.	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
VI	$a_1 > \mu, b_2 \leq \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 < a_2$	No existe	Existe y es inestable	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 < \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es A.E.
VII	$a_1 > \mu, b_2 \leq \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 > a_2$	No existe	Existe y es A.E.	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 > \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es inestable
VIII	$a_1 > \mu, b_2 \leq \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 < a_2$	No existe	Existe y es inestable	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
IX	$a_1 \leq \mu, b_2 > \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 > a_2$	Existe y es inestable	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
X	$a_1 \leq \mu, b_2 > \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 < a_2$	Existe y es inestable	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 < \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es A.E.
XI	$a_1 \leq \mu, b_2 > \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 > a_2$	Existe y es A.E.	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 > \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es inestable
XII	$a_1 \leq \mu, b_2 > \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 < a_2$	Existe y es A.E.	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
XIII	$a_1, b_2 \leq \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 > a_2$	No existe	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe
XIV	$a_1, b_2 \leq \mu,$ $b_1 > b_2, a_1 < a_2$	No existe	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R$ depende y $\Delta_1 < \Delta_2$ \Rightarrow Puede existir o no, pero si existe es A.E.
XV	$a_1, b_2 \leq \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 > a_2$	No existe	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0, R \leq 1$ \Rightarrow No existe
XVI	$a_1, b_2 \leq \mu,$ $b_1 < b_2, a_1 < a_2$	No existe	No existe	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) < 0$ \Rightarrow No existe

Tabla 3.3: Posibles casos en cuanto a la estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema (3.3).

3.2.2. Tasa de apareamiento proporcional al tamaño de la población de mosquitos con saturaciones

Además de las técnicas de control genéticas, existen procesos químicos que pretenden reducir la población de mosquitos con el fin de disminuir las infecciones de algunas enfermedades. Se recurre por ejemplo a la fumigación con insecticidas y a la disminución de los lugares de cría. Así, si se utilizan dichas estrategias sobre una población de mosquitos silvestres antes de liberar la población de mosquitos transgénicos, el tamaño de la población autóctona se verá disminuido.

Ante tales circunstancias, no se da una saturación en los apareamientos, por lo que no tiene sentido suponer una tasa de apareamiento constante. Por el contrario, ante poblaciones de pequeño tamaño, sería más adecuado considerar una tasa de apareamiento proporcional al tamaño de la población.

Teniendo en cuenta lo anterior, lo más realista es que la tasa de apareamiento siga una forma intermedia, esto es, se puede suponer una tasa de apareamiento constante para valores altos del tamaño poblacional y proporcional al tamaño de la población para poblaciones más pequeñas. Para ello, se considera una tasa de apareamiento de tipo funcional *Holling-II*, lo que quiere decir que será proporcional pero presentará saturaciones. Se puede encontrar más información y detalles sobre los tipos de respuesta funcional de *Holling* en [5].

En particular, se considera $c(N) = \frac{kN}{\varepsilon + N}$, donde k es una constante que representa la tasa de apareamiento máxima y ε es una constante de semisaturación. Es importante notar que si $\varepsilon = 0$, entonces esta situación se reduce al caso de la Sección 3.2.1 ya que $c(N) = k$, con lo que será suficiente suponer $\varepsilon > 0$ para este caso.

De acuerdo con lo anterior, y denotando $a_i = k \alpha_i$ y $b_i = k \beta_i$, con $i = 1, 2$, de forma análoga al caso de la Sección 3.2.1, el sistema (3.2) con tasa de apareamiento de tipo *Holling-II* toma la forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{\varepsilon + N} - (\mu + \xi(x + y)) \right), \\ \frac{dy}{dt} = y \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{\varepsilon + N} - (\mu + \xi(x + y)) \right), \end{cases} \quad (3.12)$$

para $x \geq 0, y \geq 0$.

Para facilitar cálculos, se reescalan las variables x e y por $\frac{x}{\varepsilon}$ e $\frac{y}{\varepsilon}$, de forma que el sistema (3.12) se transforma en

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{1 + N} - (\mu + \eta(x + y)) \right) =: F_1(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = y \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{1 + N} - (\mu + \eta(x + y)) \right) =: F_2(x, y), \end{cases} \quad (3.13)$$

para $x \geq 0, y \geq 0$, y donde $\eta = \varepsilon \xi$ es una nueva variable auxiliar. Así, a partir de este nuevo sistema, se estudian los puntos de equilibrio para el modelo y la estabilidad de los mismos.

Puntos de equilibrio

En primer lugar, es claro que el punto $(0, 0)$ es un punto de equilibrio para el sistema (3.13).

Continuando con los equilibrios de frontera positivos, por un lado, cuando $x = 0$, $F_1(0, y) = 0$ para todo valor de y , mientras que

$$\begin{aligned} F_2(0, y) &= y \left(\frac{b_2 y}{1+y} - \mu - \eta y \right) = 0 \Leftrightarrow b_2 y - \mu(1+y) - \eta y(1+y) = 0 \\ \Leftrightarrow -\eta y^2 + (b_2 - \mu - \eta)y - \mu &= 0 \Leftrightarrow y = \frac{b_2 - \mu - \eta \pm \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}. \end{aligned}$$

Por tanto, fijado $x = 0$, existirá un único equilibrio de frontera positivo si $b_2 - \mu - \eta = 2\sqrt{\mu\eta}$, existirán dos si $b_2 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$ y, en otro caso, no existirá ninguno.

Por otra parte, para $y = 0$ se verifica que $F_2(x, 0) = 0$ para cualquier valor de x , sin embargo,

$$\begin{aligned} F_1(x, 0) &= x \left(\frac{a_1 x}{1+x} - \mu - \eta x \right) = 0 \Leftrightarrow a_1 x - \mu(1+x) - \eta x(1+x) = 0 \\ \Leftrightarrow -\eta x^2 + (a_1 - \mu - \eta)x - \mu &= 0 \Leftrightarrow x = \frac{a_1 - \mu - \eta \pm \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}, \end{aligned}$$

de forma que con $y = 0$, existirá un único equilibrio de frontera positivo si $a_1 - \mu - \eta = 2\sqrt{\eta\mu}$, existirán dos si $a_1 - \mu - \eta > 2\sqrt{\eta\mu}$ y ninguno si $a_1 - \mu - \eta < 2\sqrt{\eta\mu}$.

En cuanto a los equilibrios positivos, igual que en el caso anterior, se deben buscar los puntos (x, y) con $x > 0$, $y > 0$ tales que satisfagan las ecuaciones

$$\begin{aligned} F_1(x, y) &= x \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{1+N} - (\mu + \eta(x+y)) \right) = 0 \Leftrightarrow a_1 x + b_1 y = (1+x+y)(\mu + \eta(x+y)), \\ F_2(x, y) &= y \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{1+N} - (\mu + \eta(x+y)) \right) = 0 \Leftrightarrow a_2 x + b_2 y = (1+x+y)(\mu + \eta(x+y)). \end{aligned}$$

Luego, como antes, se llega a que existirá una solución positiva para el sistema anterior si y solo si se cumple la condición (3.5). Bajo dicha suposición y escribiendo y de la forma que se especifica en (3.6) se deduce

$$\begin{aligned} (a_1 + b_1 A)x &= (1 + (1+A)x)(\mu + \eta(1+A)x) \\ \Leftrightarrow \eta(1+A)^2 x^2 + ((\mu + \eta)(1+A) - (a_1 + b_1 A))x + \mu &= 0. \end{aligned} \tag{3.14}$$

Las soluciones de la ecuación cuadrática obtenida en (3.14) vienen dadas por

$$x = \frac{\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)^2},$$

donde $\Delta = (a_1 + b_1 A) - (1+A)(\mu + \eta)$, de forma que si $\Delta < 0$ no existirán puntos de equilibrio positivos para el sistema (3.13), mientras que si $\Delta \geq 0$, escribiendo

$$\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2 = (\Delta - 2\sqrt{\mu\eta}(1+A))(\Delta + 2\sqrt{\mu\eta}(1+A)), \tag{3.15}$$

se concluye que si $\Delta > 2\sqrt{\mu\eta}(1+A)$, existirán dos equilibrios positivos para el sistema; si $\Delta = 2\sqrt{\mu\eta}(1+A)$, existirá un único equilibrio positivo; y si $\Delta < 2\sqrt{\mu\eta}(1+A)$, no habrá ninguno.

	Condiciones	Puntos de equilibrio
Puntos de frontera positivos	$b_2 - \mu - \eta \geq 2\sqrt{\mu\eta}$	$E_2 = \left(0, \frac{b_2 - \mu - \eta \pm \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}\right)$
	$a_1 - \mu - \eta \geq 2\sqrt{\mu\eta}$	$E_3 = \left(\frac{a_1 - \mu - \eta \pm \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}, 0\right)$
Puntos positivos	$(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0$ $\Delta \geq 2\sqrt{\mu\eta}(1+A)$	$E_4 = \left(\frac{\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)^2}, \frac{A(\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2})}{2\eta(1+A)^2}\right)$

Tabla 3.4: Singularidades del sistema (3.13).

Como antes, se incluye en la Tabla 3.4 un resumen de los puntos de equilibrio no nulos del sistema (3.13), cuya estabilidad se estudia en el siguiente apartado.

Estabilidad de los puntos de equilibrio

De nuevo, para estudiar la estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema, basta considerar la matriz jacobiana del sistema linealizado asociado al sistema (3.13), evaluada en cada uno de los puntos.

En este caso, las derivadas parciales de las funciones F_1 y F_2 que definen el sistema (3.13) vienen dadas por

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= \frac{a_1 x^2 + b_1 y^2 + 2a_1 x + b_1 y + 2a_1 x y}{(1+x+y)^2} - \mu - \eta(2x+y), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= x \left(\frac{(b_1 - a_1)x + b_1}{(1+x+y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= y \left(\frac{(a_2 - b_2)y + a_2}{(1+x+y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= \frac{a_2 x^2 + b_2 y^2 + a_2 x + 2b_2 y + 2b_2 x y}{(1+x+y)^2} - \mu - \eta(x+2y),\end{aligned}$$

para $x \geq 0$, $y \geq 0$. Luego, se distinguen los casos siguientes para los puntos de equilibrio calculados.

- Para el punto $E_1 = (0, 0)$, claramente se tiene

$$J = \begin{pmatrix} -\mu & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix},$$

con lo que ambos autovalores son $\lambda_1 = \lambda_2 = -\mu < 0$, y de acuerdo con el Teorema 3.1, el punto es asintóticamente estable.

- En cuanto a los puntos de la forma $E_2 = \left(0, \frac{b_2 - \mu - \eta \pm \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}\right)$, resulta la matriz

$$J = \begin{pmatrix} \frac{b_1 - b_2}{b_2} (\mu + \eta y) & 0 \\ y \left(\frac{(a_2 - b_2)y + a_2}{(1+y)^2} - \eta \right) & \frac{1}{1+y} (\mu - \eta y^2) \end{pmatrix},$$

donde y denota la segunda coordenada del punto E_2 y cuyos detalles de obtención se pueden encontrar en la Sección I.2 del Anexo I.

Para estudiar la estabilidad de los puntos de la forma dada por E_2 se distinguen los siguientes casos:

1. Si hay dos equilibrios de frontera positivos con $x = 0$, es decir, si $b_2 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$, se tiene lo siguiente.

Se escriben como $E_2^{(1)} = (0, y^{(1)})$ y $E_2^{(2)} = (0, y^{(2)})$ los dos equilibrios, siendo

$$y^{(1)} = \frac{b_2 - \mu - \eta - \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta} \quad \text{e} \quad y^{(2)} = \frac{b_2 - \mu - \eta + \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}.$$

De este modo, se puede comprobar que $\frac{1}{1+y^{(1)}} (\mu - \eta (y^{(1)})^2) > 0$, mientras que $\frac{1}{1+y^{(2)}} (\mu - \eta (y^{(2)})^2) < 0$. Asimismo, $\frac{b_1 - b_2}{b_2} (\mu + \eta y^{(i)})$ tendrá signo negativo si $b_1 < b_2$ y positivo en otro caso, con $i = 1, 2$.

De acuerdo con eso, se concluye que $E_2^{(1)}$ es inestable en cualquier caso, mientras que $E_2^{(2)}$ será inestable si $b_1 > b_2$ y asintóticamente estable si $b_1 < b_2$.

2. En el caso de que exista un único equilibrio positivo con $x = 0$, entonces será $E_2 = (0, \frac{b_2 - \mu - \eta}{2\eta})$. En dicho caso, el primer término de la matriz jacobiana se anula y, en consecuencia, no se puede estudiar la estabilidad mediante la linealización del sistema.

Alternativamente se consideran dos nuevas variables $u_1 = x$ y $u_2 = y - \bar{y}$, donde $\bar{y} = \frac{b_2 - \mu - \eta}{2\eta}$. A partir de estas se construye un nuevo sistema equivalente a (3.13), que viene dado por

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt}(u_1, u_2) = g_1(u_1, u_2), \\ \frac{du_2}{dt}(u_1, u_2) = g_2(u_1, u_2), \end{cases} \quad (3.16)$$

donde

$$g_1(u_1, u_2) = u_1 \left(\frac{a_1 u_1 + b_1 u_2 + b_1 \bar{y}}{1 + u_1 + u_2 + \bar{y}} - (\mu + \eta(u_1 + u_2) + \eta \bar{y}) \right),$$

$$g_2(u_1, u_2) = (u_2 + \bar{y}) \left(\frac{a_2 u_1 + b_2 u_2 + b_2 \bar{y}}{1 + u_1 + u_2 + \bar{y}} - (\mu + \eta(u_1 + u_2) + \eta \bar{y}) \right).$$

De este modo, estudiar la estabilidad del origen del nuevo sistema es lo mismo que estudiar la estabilidad del punto E_3 en el sistema original.

Es claro que $g_1(0, u) = 0$, o lo que es lo mismo, que el campo es vertical a lo largo de la recta $u_1 = 0$, mientras que

$$G(u) = g_2(0, u) = (u + \bar{y}) \left(\frac{b_2 u + b_2 \bar{y}}{1 + u + \bar{y}} - (\mu + \eta u + \eta \bar{y}) \right).$$

Ahora, se puede comprobar que $G(0) = 0$, $G'(0) = 0$ y $G''(0) = -\frac{2b_2 \bar{y}}{(1+\bar{y})^3}$, luego, aplicando Taylor

$$G(u) = g_2(0, u) = -\frac{b_2 \bar{y}}{(1 + \bar{y})^3} u^2 + \mathcal{O}(u^3).$$

Por tanto, se deduce que en un entorno del origen, el campo es vertical y va hacia abajo, lo cual se traduce en que el origen del sistema (3.16) es un punto de silla y por tanto, inestable. Es así como en el caso de que exista un único equilibrio de frontera positivo con $x = 0$ para el sistema original, este será inestable.

- Para los puntos de la forma $E_3 = \left(\frac{a_1 - \mu - \eta \pm \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}, 0 \right)$ se tiene la matriz jacobiana

$$J = \begin{pmatrix} \frac{1}{1+x}(\mu - \eta x^2) & x \left(\frac{(b_1 - a_1)x + b_1}{(1+x)^2} - \eta \right) \\ 0 & \frac{a_2 - a_1}{a_1}(\mu + \eta x) \end{pmatrix},$$

donde x denota la primera coordenada del punto E_3 y cuyos detalles de obtención se pueden encontrar en la Sección I.2 del Anexo I, igual que en el caso anterior.

De forma similar, para estudiar la estabilidad de los puntos de la forma dada por E_3 se diferencia:

1. Si hay dos equilibrios de frontera positivos con $y = 0$, es decir, si $a_1 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$, ocurre lo siguiente.

Se denotan como $E_3^{(1)} = (x^{(1)}, 0)$ y $E_3^{(2)} = (x^{(2)}, 0)$ los dos equilibrios, siendo

$$x^{(1)} = \frac{a_1 - \mu - \eta - \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta} \quad \text{y} \quad x^{(2)} = \frac{a_1 - \mu - \eta + \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}.$$

Entonces se puede comprobar que, por un lado $\frac{1}{1+x^{(1)}}(\mu - \eta(x^{(1)})^2) > 0$, mientras que por otro, $\frac{1}{1+x^{(2)}}(\mu - \eta(x^{(2)})^2) < 0$. Además, $\frac{a_2 - a_1}{a_1}(\mu + \eta x^{(i)})$ será negativo si $a_2 < a_1$ y positivo en caso contrario, para $i = 1, 2$.

Con lo anterior se puede concluir que, en cualquier caso, $E_3^{(1)}$ es inestable, mientras que $E_3^{(2)}$ será inestable si $a_2 > a_1$ y asintóticamente estable si $a_2 < a_1$.

2. En el caso de que exista un único equilibrio positivo con $y = 0$, entonces será $E_3 = \left(\frac{a_1 - \mu - \eta}{2\eta}, 0 \right)$, y ocurrirá lo mismo que se tenía en el punto 2 del caso anterior. Haciendo un razonamiento análogo se llegará a que dicho equilibrio es inestable. El desarrollo completo de este caso puede consultarse en la Sección I.2 del Anexo I.

- Los puntos de la forma dada por $E_4 = \left(\frac{\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)^2}, \frac{A(\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2})}{2\eta(1+A)^2} \right)$ presentan la matriz jacobiana

$$J = \begin{pmatrix} x \left(\frac{(a_1 - b_1)y + a_1}{(1+x+y)^2} - \eta \right) & x \left(\frac{(b_1 - a_1)y + b_1}{(1+x+y)^2} - \eta \right) \\ y \left(\frac{(a_2 - b_2)y + a_2}{(1+x+y)^2} - \eta \right) & y \left(\frac{(b_2 - a_2)y + b_2}{(1+x+y)^2} - \eta \right) \end{pmatrix},$$

donde x e y denotan las coordenadas del punto E_4 , respectivamente. Observando la matriz que se obtiene, cuyos detalles de cálculo se pueden encontrar en la Sección I.2 del Anexo I, conviene estudiar el determinante y la traza de la misma.

La traza viene dada por

$$\text{tr}(J) = \frac{x}{(1 + (1 + A)x)^2} [(a_1 - a_2)(1 + (1 + A)x) + (1 + A)(W - \eta(1 + (1 + A)x)^2)],$$

y el determinante es

$$\det(J) = \frac{(a_1 - a_2)(1 + A)x^2}{(1 + (1 + A)x)^3} (W - \eta(1 + (1 + A)x)^2),$$

donde $W = \frac{a_1 b_2 - b_1 a_2}{a_1 - a_2 + b_2 - b_1}$. Luego:

- En el caso de que haya dos equilibrios positivos, $E_4^{(1)} = (x^{(1)}, y^{(1)})$ y $E_4^{(2)} = (x^{(2)}, y^{(2)})$, donde $x^{(1)} < x^{(2)}$, ocurrirá lo siguiente. Por un lado, para $E_4^{(1)}$, el determinante de la matriz jacobiana será negativo si $a_1 < a_2$ y $b_2 < b_1$; y si $a_1 > a_2$ y $b_2 > b_1$, tanto el determinante como la traza serán positivos, luego en cualquier caso $E_4^{(1)}$ será inestable. Por otro lado, en $E_4^{(2)}$ el determinante de la matriz será negativo cuando $a_1 > a_2$ y $b_2 > b_1$; mientras que en el caso de $a_1 < a_2$ y $b_2 < b_1$, el determinante será positivo pero la traza negativa, es así como el punto $E_4^{(2)}$ será estable solo si y solo si $a_1 < a_2$ y $b_2 < b_1$. La explicación del signo del determinante y la traza en cada uno de los casos puede encontrarse en la Sección I.2 del Anexo I.
- Asimismo, en caso de que exista un único equilibrio positivo $E_4 = \left(\frac{\Delta}{2\eta(1+A)^2}, \frac{A\Delta}{2\eta(1+A)^2} \right)$, este será inestable. En este caso, el determinante de la matriz jacobiana se anula, tal y como se prueba en la Sección I.2 del Anexo I, lo que significa que al menos uno de los autovalores asociados es 0. De esta forma, igual que en los casos anteriores, hay que recurrir a otra forma de estudio de la estabilidad para este punto. Los detalles de dichos cálculos no se incluyen debido a la gran extensión de los mismos. Sin embargo, tal y como se explica en [15], la existencia de este punto de equilibrio es poco probable desde el punto de vista biológico, luego no es un caso muy interesante para el estudio.

Con esto, ya quedaría estudiada la estabilidad de todos los puntos de equilibrio del sistema (3.13).

En cuanto a las interpretaciones biológicas resultantes, se puede ver que hay una analogía con las conclusiones expuestas en la Sección 3.2.1. En efecto, el punto $E_2^{(2)}$ puede identificarse con el punto E_1 de la sección anterior, y de la misma manera, el punto $E_3^{(2)}$ se identifica con el punto E_2 y el $E_4^{(2)}$ con el E_3 .

Así, por un lado, bajo las condiciones de que $b_2 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$ y $a_1 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$, y además $b_1 < b_2$ y $a_2 < a_1$, los puntos de frontera positivos E_2 y E_3 existen y son asintóticamente estables para el sistema (3.13), mientras que el punto E_4 o bien no existe o bien es inestable.

De nuevo, esto quiere decir que si el número de crías silvestres producidas por un mosquito silvestre (a_1) es mayor que el número de crías transgénicas (a_2), y se verifica la condición $a_1 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$, entonces la interacción de las poblaciones conduce a la extinción de la población transgénica. Mientras que, si el número de crías transgénicas producidas por mosquitos transgénicos (b_2) es mayor que el número de crías silvestres (b_1), y se verifica $b_2 - \mu - \eta > 2\sqrt{\mu\eta}$, entonces la interacción de las poblaciones da lugar a la extinción de la población silvestre. Es así como, igual que antes, dependiendo del tamaño inicial de las poblaciones de mosquitos se llegará a la extinción de una u otra población.

Por otro lado, de forma análoga, el caso más interesante se corresponde con la coexistencia de ambas poblaciones de mosquitos, lo que se traduce en la estabilidad del punto E_4 de este caso. Como se vio, dicho punto existe y es asintóticamente estable si se cumplen las condiciones $(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) > 0$ y $\Delta > 2\sqrt{\mu\eta}(1 + A)$, y además $a_1 < a_2$ y $b_1 > b_2$, en cuyo caso E_2 y E_3 o bien no existen o bien son inestables, igual que ocurriría con los puntos del caso de la sección previa, considerando la tasa de apareamiento constante. A continuación, se incluye en la Figura 3.7 el diagrama de fases correspondiente a esta situación.

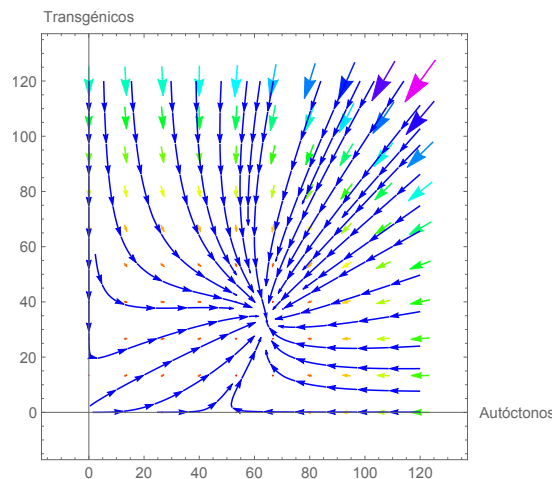


Figura 3.7: Diagrama de fases asociado al sistema (3.13) con $a_1 = 10$, $b_1 = 40$, $a_2 = 30$, $b_2 = 2$, $\mu = 0.5$ y $\eta = 0.2$.

Observando el sentido y dirección del campo en el diagrama de fases anterior puede verse la estabilidad del punto E_4 , así como la inestabilidad de los puntos de equilibrio E_2 y E_3 en el sistema (3.13).

Nótese que, pese a que en el diagrama anterior parezca que el $(0,0)$ es inestable, en realidad este punto es siempre asintóticamente estable, tal y como se ha comentado previamente. Esto se puede observar en la Figura 3.8, en la que se representa el mismo diagrama de fases con la escala ampliada en un entorno del punto $E_1 = (0,0)$.

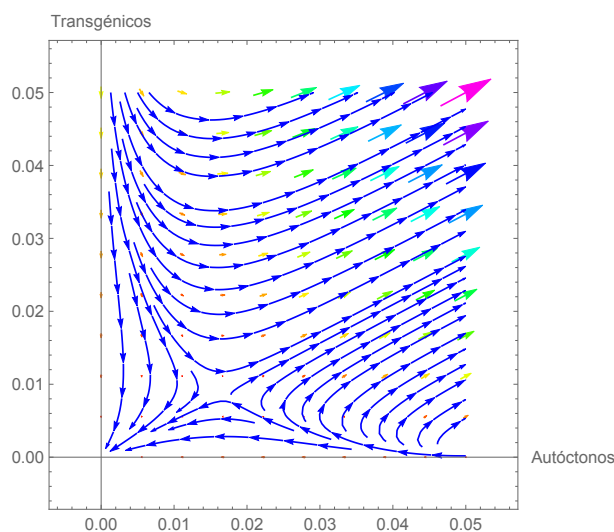


Figura 3.8: Diagrama de fases asociado al sistema (3.13) con $a_1 = 10$, $b_1 = 40$, $a_2 = 30$, $b_2 = 2$, $\mu = 0.5$ y $\eta = 0.2$ ampliado en un entorno del origen.

Con esto, se concluye que hay que obtener el tamaño óptimo para la población de mosquitos transgénicos que debe liberarse al medio, forzando que se satisfagan las condiciones que hacen que E_4 sea asintóticamente estable, y garantizando que la solución no converge al $(0,0)$, sino al punto E_4 .

De este modo, se conseguiría que ambas poblaciones coexistan generando una situación de equilibrio y por tanto, dando lugar a una técnica de control para las correspondientes enfermedades transmitidas por estos mosquitos. En la Figura 3.9 puede verse la coexistencia de ambas poblaciones con el paso del tiempo, tomando ciertas condiciones iniciales para el tamaño de las mismas.

Dados los valores de los parámetros establecidos puede verse la convergencia del modelo hacia el punto $E_4 = (64.3371, 33.8616)$.

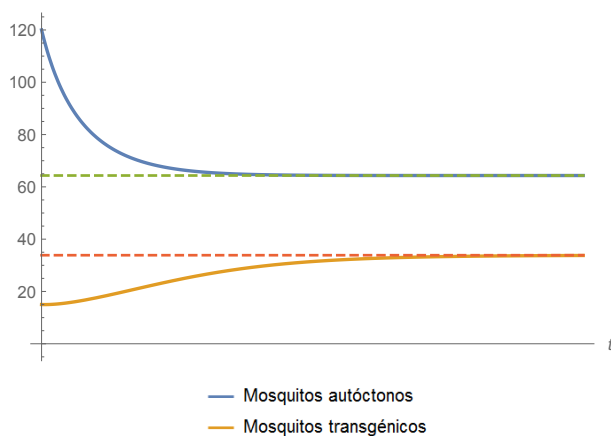


Figura 3.9: Evolución en el número de mosquitos autóctonos y transgénicos con el paso del tiempo para el caso de tasa de apareamiento de tipo funcional *Holling-II*, simulado para $a_1 = 10$, $b_1 = 40$, $a_2 = 30$, $b_2 = 2$, $\mu = 0.5$ y $\eta = 0.2$ y tomando como condiciones iniciales $x(0) = 120$ e $y(0) = 15$.

En el caso de que ninguno de estos tres puntos, E_2 , E_3 ni E_4 , fuera asintóticamente estable, el único punto de equilibrio asintóticamente estable sería $E_1 = (0, 0)$, lo que se traduce en la extinción de ambas poblaciones, una situación indeseable para este estudio, biológicamente hablando.

Para terminar, notar que el estudio llevado a cabo a lo largo de todo este último capítulo podría realizarse de forma análoga empleando ecuaciones en diferencias. Dicho desarrollo puede encontrarse en [14].

Bibliografía

- [1] Ai, S., Cai, L. y Li, J. (2014). Dynamics of Mosquitoes Populations with Different Strategies for Releasing Sterile Mosquitoes, *SIAM Journal On Applied Mathematics*, 74(6), 1786-1809. doi:10.1137/13094102X
- [2] Betancourt-Bethencourt, J., López, L. E., Muñoz-Loaiza, A. y Olivar-Tost, G. (2012). Modelo matemático para el control de la transmisión del Dengue, *Revista de Salud Pública* 14(3), 512-523. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0124-00642012000300014
- [3] Britton, N. F. (2003). *Essencial Mathematical Biology*, Springer.
- [4] Cox, M. M. y Nelson, D. L. (2009). *Lehninger Principios de Bioquímica*, Ediciones Omega, S.A.
- [5] Dawes, J. H. P. y Souza, M. O. (2013). A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems, *Journal of Theoretical Biology*, 327, 11-22. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S002251931300091X>
- [6] Delgado Moya, E. M. y Marrero Severo, A. (2019). Mathematical models for Zika with exposed variables and delay. Comparison and experimentation in Suriname and El Salvador, *Selecciones Matemáticas*, 6(1), 1-13. doi: <http://dx.doi.org/10.17268/sel.mat.2019.01.01>
- [7] De Vries, G., Hillen, T., Lewis, M., Müller, J. y Schöfnisch, B. (2006). *A course in mathematical biology. Quantitative modeling with mathematical and computational methods*, SIAM.
- [8] Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*, SIAM.
- [9] Elaydi, S. N. (1996). *An Introduction to Difference Equations*, Springer.
- [10] Fulford, G., Forrester, P. y Jones, A. (1997). *Modelling with Differential and Difference Equations*, Cambridge University Press.
- [11] Goldberg, S. (1986). *Introduction to Difference Equations with Illustrative Examples from Economics, Psychology, and Sociology*, Dover Publications, Inc., New York.

-
- [12] Kelley, W. G. y Peterson, A. C. (1991). *Difference Equations: An Introduction with Applications*, Academic Press.
- [13] Lakshmikantham, V. y Trigiante, D. (1988). *Theory of Difference Equations: Numerical Methods and Applications*, CRC Press.
- [14] Li, J. (2004). Simple mathematical models for interacting wild and transgenic mosquito populations, *Mathematical Biosciences*, 189(1), 39-59. doi: 10.1016/j.mbs.2004.01.001
- [15] Li, J. (2008). Differential equation models for interacting wild and transgenic mosquito populations, *Journal Of Biological Dynamics*, 2(3), 241-258. doi: 10.1080/17513750701779633
- [16] Li, J. y Yu, J. (2020). Global asymptotic stability in an interactive wild and sterile mosquito model, *Journal of Biological Dynamics*, 269(7), 6193-6215. doi: 10.1016/j.jde.2020.04.036
- [17] Maynard Smith, J. (1968). *Mathematical Ideas in Biology*, Cambridge University Press.
- [18] Montoliu, L. (23 de agosto de 2020). Mosquitos transgénicos. *Genética*. <https://montoliu.naukas.com/2020/08/23/mosquitos-transgenicos/>
- [19] Muñoz Loaiza, A. y Olarte García, J. A. (2017). Un modelo de crecimiento poblacional de *Aedes Aegypti* con capacidad de carga logística, *Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones*, 25(1), 79-113. doi: 10.15517/rmta.v1i25.32233

Anexos

Anexo I

Cálculos detallados para el Capítulo 3

Para un mejor entendimiento del desarrollo realizado, en este Anexo se incluirán los detalles de algunos de los cálculos necesarios a lo largo del Capítulo 3.

I.1. Detalle de los cálculos de la Sección 3.2.1

Por un lado, el cálculo de las matrices jacobianas y autovalores asociados para los puntos de equilibrio E_1 y E_2 del sistema con tasa de apareamiento constante es trivial. Sin embargo, por otro, para el punto $E_3 = \frac{(a_1 b_2 - a_2 b_1) - \mu (a_1 - a_2 + b_2 - b_1)}{(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)^2 \xi} (b_2 - b_1, a_1 - a_2)$, se incluyen a continuación los respectivos cálculos.

Para la obtención de la matriz jacobiana evaluada en el punto E_3 , será más útil reescribir las derivadas parciales incluidas en (3.11) como sigue

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{N} - (\mu + \xi (x + y)) \right) + x \left(\frac{a_1 (x + y) - (a_1 x + b_1 y)}{(x + y)^2} - \xi \right), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= \frac{(b_1 - a_1) x^2}{(x + y)^2} - \xi x, \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= \frac{(a_2 - b_2) y^2}{(x + y)^2} - \xi y, \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{x + y} - (\mu + \xi (x + y)) \right) + y \left(\frac{b_2 (x + y) - (a_2 x + b_2 y)}{(x + y)^2} - \xi \right).\end{aligned}$$

De este modo, al evaluarlas en el punto es fácil ver que tanto el primer sumando de $\frac{\partial F_1}{\partial x}$ como el primer sumando de $\frac{\partial F_2}{\partial y}$ se anulan en el mismo. Luego, siendo x la expresión dada en (3.7) e

y la recogida en (3.8), esto es, las coordenadas del punto E_3 , se tiene

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= \frac{1}{P} ((a_1 - b_1)xy - P\xi x) = \frac{1}{P} x (\Delta_1 y - \xi P), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= \frac{1}{P} x (-\Delta_1 x - \xi P), \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= \frac{1}{P} y (\Delta_2 y - \xi P), \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= \frac{1}{P} ((b_2 - a_2)xy - \xi y P) = \frac{1}{P} y (-\Delta_2 x - \xi P),\end{aligned}$$

donde $P = (x + y)^2$ y $\Delta_i = a_i - b_i$ para $i = 1, 2$.

Así, ya se tiene la matriz jacobiana de la que se hablaba en dicha sección.

En cuanto a la traza y el determinante de la misma, estos se calculan como se muestra a continuación.

Por un lado,

$$\begin{aligned}\text{tr}(J) &= \frac{1}{P} x (\Delta_1 y - \xi P) + \frac{1}{P} y (-\Delta_2 x - \xi P) = \frac{1}{P} ((\Delta_1 - \Delta_2)xy - \xi P(x + y)) \\ &= -\frac{1}{P} ((\Delta_2 - \Delta_1)xy + \xi P(x + y)),\end{aligned}$$

mientras que, por otro

$$\begin{aligned}\det(J) &= \frac{1}{P^2} [xy(\Delta_1 y - \xi P)(-\Delta_2 x - \xi P) - xy(-\Delta_1 x - \xi P)(\Delta_2 y - \xi P)] \\ &= \frac{xy}{P^2} (-\Delta_1 \Delta_2 xy - \xi \Delta_1 y P + \xi \Delta_2 x P + \xi^2 P^2 + \Delta_1 \Delta_2 xy - \xi \Delta_1 x P + \xi \Delta_2 y P - \xi^2 P^2) \\ &= \frac{\xi xy}{P} (\Delta_2 - \Delta_1)(x + y).\end{aligned}$$

Con esto se concluyen todos los cálculos necesarios para la comprensión de los resultados desarrollados en la Sección 3.2.1.

I.2. Detalle de los cálculos de la Sección 3.2.2

En este caso, el cálculo de los puntos de equilibrio del sistema (3.13) ya está detallado en la Sección 3.2.2.

En cuanto al cálculo de las matrices jacobianas para cada uno de los puntos, en el caso de $E_1 = (0, 0)$ es trivial, mientras que para el resto de puntos se incluyen a continuación los detalles de su obtención.

De nuevo, conviene escribir las derivadas parciales de las funciones que definen el sistema (3.13) como sigue.

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= \left(\frac{a_1 x + b_1 y}{1 + x + y} - (\mu + \eta(x + y)) \right) + x \left(\frac{a_1 + (a_1 - b_1) y}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= x \left(\frac{(b_1 - a_1) x + b_1}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= y \left(\frac{(a_2 - b_2) y + a_2}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= \left(\frac{a_2 x + b_2 y}{1 + x + y} - (\mu + \eta(x + y)) \right) + y \left(\frac{(b_2 - a_2) x + b_2}{(1 + x + y)^2} - \eta \right),\end{aligned}$$

- En cuanto al punto $E_2 = \left(0, \frac{b_2 - \mu - \eta \pm \sqrt{(b_2 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta} \right)$, denotando por y la segunda coordenada del punto se tiene

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial x}(0, y) &= \frac{b_1 y}{1 + y} - (\mu + \eta y) = \frac{b_1 y - \mu - \mu y - \eta y - \eta y^2}{1 + x} \stackrel{(*)}{=} \frac{(b_1 - b_2) y}{1 + y} \\ &\stackrel{(**)}{=} \frac{(b_1 - b_2) y}{b_2 y} (\mu + \eta y) = \frac{b_1 - b_2}{b_2} (\mu + \eta y),\end{aligned}$$

donde la igualdad (*) viene dada por la ecuación

$$-\eta y^2 + (b_2 - \mu - \eta) y - \mu = 0, \quad (\text{I.1})$$

y la igualdad (**) se obtiene a partir de

$$\frac{b_2 y}{1 + y} - \mu - \eta y = 0 \Leftrightarrow 1 + y = \frac{b_2 y}{\mu + \eta y}.$$

Por otro lado, se tiene que

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_1}{\partial y}(0, y) &= 0, \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(0, y) &= y \left(\frac{(a_2 - b_2) y + a_2}{(1 + y)^2} - \eta \right),\end{aligned}$$

y,

$$\begin{aligned}\frac{\partial F_2}{\partial y}(0, y) &= \frac{b_2 y}{(1 + y)^2} - \eta y \stackrel{(*)}{=} \frac{\eta y^2 + (\mu + \eta) y + \mu}{(1 + y)^2} - \eta y = \frac{\eta(1 + y)(y + \frac{\mu}{\eta})}{(1 + y)^2} - \eta y \\ &= \frac{\eta y + \mu}{1 + y} - \eta y = \frac{1}{1 + y} (\mu - \eta y^2),\end{aligned}$$

donde la igualdad (*) viene dada por (I.1).

Así, una vez ya obtenidas las entradas de la matriz jacobiana J para este punto, solo resta estudiar sus autovalores. Para ello, se considera una variable auxiliar $\bar{y} = \frac{b_2 - \mu - \eta}{2\eta}$, a partir de la cual se deduce

$$\mu - \eta y^2 = (b_2 - \mu - \eta) y - 2\eta y^2 = 2\eta y (\bar{y} - y),$$

utilizando la ecuación $-\eta y^2 + (b_2 - \mu - \eta)y - \mu = 0$.

Ahora, atendiendo a la notación utilizada en la Sección 3.2.2, se tiene que

$$y^{(1)} < \bar{y} < y^{(2)}.$$

Luego,

$$\begin{aligned} \frac{1}{1+y^{(1)}} (\mu - \eta (y^{(1)})^2) &= \frac{1}{1+y^{(1)}} 2\eta y^{(1)} (\bar{y} - y^{(1)}) > 0, \\ \frac{1}{1+y^{(2)}} (\mu - \eta (y^{(2)})^2) &= \frac{1}{1+y^{(2)}} 2\eta y^{(2)} (\bar{y} - y^{(2)}) < 0, \end{aligned}$$

con lo que se llega a la conclusión obtenida en la correspondiente sección del presente trabajo.

El caso particular de la existencia de un único equilibrio de esta forma, $E_2 = (0, \frac{b_2 - \mu - \eta}{2\eta})$, esto es, cuando $b_2 - \mu - \eta = 2\sqrt{\mu\eta}$, ya se encuentra detallado en la respectiva sección del trabajo.

- Para calcular la matriz J asociada al punto $E_3 = \left(\frac{a_1 - \mu - \eta \pm \sqrt{(a_1 - \mu - \eta)^2 - 4\eta\mu}}{2\eta}, 0 \right)$ se procede del siguiente modo. Sea x la primera coordenada del punto, se tiene

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_1}{\partial x}(x, 0) &= \frac{a_1 x}{(1+x)^2} - \eta x \stackrel{(*)}{=} \frac{\eta x^2 + (\mu + \eta)x + \mu}{(1+x)^2} - \eta x = \frac{\eta(1+x)(x + \frac{\mu}{\eta})}{(1+x)^2} - \eta x \\ &= \frac{\eta x + \mu}{1+x} - \eta x = \frac{1}{1+x} (\mu - \eta x^2), \end{aligned}$$

donde la igualdad (*) se consigue a partir de la ecuación cuadrática

$$-\eta x^2 + (a_1 - \mu - \eta)x - \mu = 0 \Leftrightarrow a_1 x = \eta x^2 + (\mu + \eta)x + \mu. \quad (\text{I.2})$$

Además,

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, 0) &= x \left(\frac{(b_1 - a_1)x + b_1}{(1+x)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, 0) &= 0, \end{aligned}$$

y,

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, 0) &= \left(\frac{a_2 x}{1+x} - (\mu + \eta x) \right) = \frac{a_2 x - \mu - \mu x - \eta x - \eta x^2}{1+x} \stackrel{(*)}{=} \frac{(a_2 - a_1)x}{1+x} \\ &\stackrel{(**)}{=} \frac{(a_2 - a_1)x}{a_1 x} (\mu + \eta x) = \frac{a_2 - a_1}{a_1} (\mu + \eta x), \end{aligned}$$

donde la igualdad (*) viene dada de nuevo por la ecuación (I.2) y la igualdad (**) se obtiene a partir de

$$\frac{a_1 x}{1+x} - \mu - \eta x = 0 \Leftrightarrow 1+x = \frac{a_1 x}{\mu + \eta x}.$$

Así ya queda probada la forma de la matriz jacobiana J evaluada en el punto E_3 .

En cuanto al análisis de la misma, para comprobar el signo de los autovalores asociados, igual que antes se considera una variable auxiliar $\bar{x} = \frac{a_1 - \mu - \eta}{2\eta}$, de forma que a partir de la ecuación cuadrática $-\eta x^2 + (a_1 - \mu - \eta)x - \mu = 0$ se deduce

$$\mu - \eta x^2 = (a_1 - \mu - \eta)x - 2\eta x^2 = 2\eta x(\bar{x} - x).$$

De este modo, siguiendo la notación empleada en la Sección 3.2.2, se tendrá que

$$x^{(1)} < \bar{x} < x^{(2)},$$

y en consecuencia

$$\begin{aligned} \frac{1}{1+x^{(1)}}(\mu - \eta(x^{(1)})^2) &= \frac{1}{1+x^{(1)}}2\eta x^{(1)}(\bar{x} - x^{(1)}) > 0, \\ \frac{1}{1+x^{(2)}}(\mu - \eta(x^{(2)})^2) &= \frac{1}{1+x^{(2)}}2\eta x^{(2)}(\bar{x} - x^{(2)}) < 0, \end{aligned}$$

con lo que se llega al resultado antes especificado.

Para este punto, en el caso particular de la existencia de un único equilibrio positivo $E_3 = (\frac{a_1 - \mu - \eta}{2\eta}, 0)$, es decir, en el caso de que $a_1 - \mu - \eta = 2\sqrt{\mu\eta}$ hay que proceder de forma totalmente análoga al caso del punto E_2 . Los detalles del desarrollo para este caso, se incluyen a continuación.

Se consideran dos nuevas variables $u_1 = x - \bar{x}$ y $u_2 = y$, y el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt}(u_1, u_2) = g_1(u_1, u_2), \\ \frac{du_2}{dt}(u_1, u_2) = g_2(u_1, u_2), \end{cases} \quad (\text{I.3})$$

equivalente al sistema (3.13), donde

$$\begin{aligned} g_1(u_1, u_2) &= (u_1 + \bar{x}) \left(\frac{a_1 \bar{x} + a_1 u_1 + b_1 u_2}{1 + u_1 + u_2 + \bar{x}} - (\mu + \eta(u_1 + u_2) + \eta \bar{x}) \right), \\ g_2(u_1, u_2) &= u_2 \left(\frac{a_2 \bar{x} + a_2 u_1 + b_2 u_2}{1 + u_1 + u_2 + \bar{x}} - (\mu + \eta(u_1 + u_2) + \eta \bar{x}) \right). \end{aligned}$$

Es fácil ver que $g_2(u, 0) = 0$, lo que se traduce en que el campo es horizontal en la recta $u_2 = 0$, mientras que

$$G(u) = g_1(u, 0) = (u + \bar{x}) \left(\frac{a_1 \bar{x} + a_1 u}{1 + u + \bar{x}} - (\mu + \eta u + \eta \bar{x}) \right).$$

Ahora, calculando la primera y segunda derivada de la función G

$$\begin{aligned} G'(u) &= \left(\frac{a_1 \bar{x} + a_1 u}{1 + u + \bar{x}} - (\mu + \eta u + \eta \bar{x}) \right) + (u + \bar{x}) \left(\frac{a_1}{(1 + u + \bar{x})^2} - \eta \right), \\ G''(u) &= 2 \left(\frac{a_1}{(1 + u + \bar{x})^2} - \eta \right) + (u + \bar{x}) \left(-\frac{2a_1(1 + u + \bar{x})}{(1 + u + \bar{x})^4} \right), \end{aligned}$$

y evaluándolas en 0, se obtiene

$$G(0) = 0, \quad G'(0) = 0 \quad \text{y} \quad G''(0) = -\frac{2a_1 \bar{x}}{(1 + \bar{x})^3}.$$

Luego, aplicando Taylor sobre la función G en torno al punto 0, resulta

$$G(u) = g_1(u, 0) = -\frac{a_1 \bar{x}}{(1 + \bar{x})^3} u^2 + \mathcal{O}(u^3).$$

De forma que, en un entorno del punto $(u_1, u_2) = (0, 0)$ el campo va hacia la izquierda y por tanto, el origen es un punto de silla para el sistema (I.3). Con esto, se tiene entonces que, en el caso de que exista un único equilibrio de frontera positivo con $y = 0$, este será inestable.

- Para el punto $E_4 = \left(\frac{\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)^2}, \frac{A(\Delta \pm \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2})}{2\eta(1+A)^2} \right)$, denotando por x e y las respectivas coordenadas del mismo, resulta

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) &= 0 + x \left(\frac{a_1 + (a_1 - b_1)y}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) &= x \left(\frac{(b_1 - a_1)x + b_1}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) &= y \left(\frac{(a_2 - b_2)y + a_2}{(1 + x + y)^2} - \eta \right), \\ \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) &= 0 + y \left(\frac{(b_2 - a_2)x + b_2}{(1 + x + y)^2} - \eta \right). \end{aligned}$$

A partir de las derivadas parciales, ya se está en condiciones de calcular la traza y el determinante de la matriz jacobiana evaluada en el punto E_4 . Por un lado, se tiene que

$$\begin{aligned} \text{tr}(J) &= \frac{a_1 x + (a_1 - b_1)xy + (b_2 - a_2)xy + b_2 y}{(1 + x + y)^2} - \eta(x + y) \\ &= \frac{(a_1 - b_1 + b_2 - a_2)xy + a_1 x + b_2 y}{(1 + x + y)^2} - \eta(x + y) \\ &\stackrel{(*)}{=} \frac{(a_1 - b_1 + b_2 - a_2)Ax^2 + a_1 x + b_2 Ax}{(1 + (1 + A)x)^2} - \eta(1 + A)x \\ &= \frac{x}{(1 + (1 + A)x)^2} [(a_1 - a_2)(1 + A)x + a_1 + b_2 A - \eta(1 + A)(1 + (1 + A)x)^2] \\ &\stackrel{(**)}{=} \frac{x}{(1 + (1 + A)x)^2} [(a_1 - a_2)(1 + (1 + A)x) + (1 + A)(W - \eta(1 + (1 + A)x)^2)], \end{aligned}$$

donde $W = \frac{a_1 b_2 - b_1 a_2}{a_1 - a_2 + b_2 - b_1}$, y donde la igualdad (*) se debe a la expresión $y = Ax$ y la igualdad (**) viene dada por

$$a_1 + b_2 A = \frac{2a_1 b_2 - a_1 b_1 - a_2 b_2}{b_2 - b_1} = \frac{(a_1 - a_2)(b_2 - b_1) + a_1 b_2 - a_2 b_1}{b_2 - b_1} = a_1 - a_2 + W(1 + A);$$

mientras que, por otro lado,

$$\begin{aligned}
\det(J) &= xy \left[\frac{(a_1 + (a_1 - b_1)y)((b_2 - a_2)x + b_2) - ((b_1 - a_1)x + b_1)((a_2 - b_2)y + a_2)}{(1+x+y)^4} + \right. \\
&\quad \left. \frac{\eta}{(1+x+y)^2} ((a_2 - b_2 - a_1 + b_1)y + (a_2 - b_2 - a_1 + b_1)x + a_2 - b_2 - a_1 + b_1) \right] \\
&= \frac{xy}{(1+x+y)^3} [a_1 b_2 - a_2 b_1 + \eta(a_2 - b_2 - a_1 + b_1)(1+x+y)^2] \\
&\stackrel{(*)}{=} \frac{Ax^2}{(1+(1+A)x)^3} (W(a_1 - a_2 + b_2 - b_1) + \eta(-a_1 + a_2 - b_2 + b_1)(1+(1+A)x)^2) \\
&= \frac{Ax^2(a_1 - a_2 + b_2 - b_1)}{(1+(1+A)x)^3} (W - \eta(1+(1+A)x)^2) \\
&= \frac{(a_1 - a_2)(1+A)x^2}{(1+(1+A)x)^3} (W - \eta(1+(1+A)x)^2),
\end{aligned}$$

donde, de nuevo, la igualdad (*) viene de sustituir la expresión $y = Ax$.

Así, para el punto $E_4^{(1)} = (x^{(1)}, y^{(1)})$, se tiene

$$\begin{aligned}
W - \eta(1+(1+A)x^{(1)})^2 &= W - \eta \left(1 + \frac{\Delta - \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)} \right)^2 \\
&> W - \eta \left(1 + \frac{2\mu(1+A)}{\Delta} \right)^2 = W - (\sqrt{\mu} + \sqrt{\eta})^2 > 0,
\end{aligned}$$

donde la primera desigualdad se deduce de las siguientes equivalencias

$$\begin{aligned}
\frac{\Delta - \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)} < \frac{2\mu(1+A)}{\Delta} &\Leftrightarrow \Delta^2 - \Delta\sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2} < 4\mu\eta(1+A)^2 \\
\Leftrightarrow \Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2 < \Delta\sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2} &\Leftrightarrow \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2} < \Delta \\
\Leftrightarrow \Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2 < \Delta^2.
\end{aligned}$$

Así, se tiene que si $a_1 < a_2$ y $b_2 < b_1$, $\det(J) < 0$, y si $a_1 > a_2$ y $b_2 > b_1$, $\det(J) > 0$ y $\text{tr}(J) > 0$.

Mientras tanto, para el punto $E_4^{(2)} = (x^{(2)}, y^{(2)})$,

$$\begin{aligned}
W - \eta(1+(1+A)x^{(2)})^2 &= W - \eta \left(1 + \frac{\Delta + \sqrt{\Delta^2 - 4\mu\eta(1+A)^2}}{2\eta(1+A)} \right)^2 \\
< W - \eta \left(1 + \frac{\Delta}{2\eta(1+A)} \right)^2 &\stackrel{(*)}{=} W - \eta \left(1 + \frac{W - \eta - \mu}{2\eta} \right)^2 \\
= \frac{1}{4\eta} (W 4\eta - (W + \eta - \mu)^2) &= -\frac{1}{4\eta} (W - (\sqrt{\mu} + \sqrt{\eta})^2) (W - (\sqrt{\mu} - \sqrt{\eta})^2) < 0,
\end{aligned}$$

donde (*) resulta de la igualdad $\Delta = (1+A)(W - \mu - \eta)$. Por tanto, si $a_1 < a_2$ y $b_2 < b_1$, $\det(J) > 0$ y $\text{tr}(J) < 0$, y si $a_1 > a_2$ y $b_2 > b_1$, $\det(J) < 0$.

En el caso de existir un único equilibrio positivo, $E_4 = (x, y)$, entonces

$$\begin{aligned} W - \eta(1 + (1 + A)x)^2 &= W - \eta \left(1 + \frac{\Delta}{2\eta(1 + A)}\right)^2 = W - \eta \left(1 + \sqrt{\frac{\mu}{\eta}}\right)^2 \\ &= W - \eta - \mu - 2\eta\sqrt{\frac{\mu}{\eta}} = W - \eta - \mu - 2\sqrt{\mu\eta} = W - (\sqrt{\mu} + \sqrt{\eta})^2 = 0, \end{aligned}$$

con lo que, en este caso, $\det(J) = 0$.

Con esto ya quedarían especificados los cálculos necesarios para una mejor comprensión de la Sección 3.2.2 del Capítulo 3 del presente trabajo.