

# Un ejemplo de ondas viajeras en la dispersión de enfermedades infecciosas

Ma. Jocelyn Lizzett Hernández Romero

zapato@ciencias.unam.mx

Lourdes Esteva\*

Departamento de Matemáticas,

Facultad de Ciencias,

UNAM, México, D.F. 04510

lesteva@lya.fcencias.unam.mx

## Resumen

En este artículo presentamos la dinámica espacio-temporal de un modelo en ecuaciones diferenciales que describe la transmisión de una enfermedad entre dos poblaciones, una que permanece estática, y otra que se desplaza debido a difusión y advección.

## 1. Introducción

El estudio de las epidemias tiene una larga historia. Desde la antigüedad, el hombre ha encontrado una gran cantidad de explicaciones y teorías para tratar de entender las causas de la difusión de una enfermedad.

En particular, la aplicación de las matemáticas a la Epidemiología ha contribuido de manera significativa al entendimiento de la dinámica de las epidemias, además de que proporciona métodos para la estimación de parámetros y la realización de pronósticos, así como la evaluación de mecanismos de control de las enfermedades infecciosas. De entre los primeros modelos matemáticos aplicados a la Epidemiología

---

\*A quien la correspondencia debe ser dirigida.

de los cuales se tiene conocimiento, se encuentra la aportación del matemático y médico francés Daniel Bernoulli, quien en 1790 publicó un tratado sobre la epidemia de peste que asolaba a Europa en esa época. Bernoulli formuló un modelo matemático en ecuaciones diferenciales para evaluar la efectividad de las técnicas de control en ese entonces usadas [2].

Hay que reconocer que los modelos matemáticos tienen tanto limitaciones como capacidades. Algunas preguntas no pueden ser contestadas por medio de modelos matemáticos, sin embargo, en algunas ocasiones el modelador es capaz de encontrar la combinación correcta de datos, una pregunta interesante y un modelo matemático el cual le da la respuesta. Como en otras áreas de la modelación matemática, hay siempre un intercambio entre modelos simples, los cuales omiten muchos aspectos de una situación y están diseñados para explicar un comportamiento general de tipo cualitativo, y modelos más complicados que pretenden incorporar más detalles. Estos modelos están pensados para hacer predicciones de tipo cuantitativo a corto plazo, pero generalmente son muy difíciles de analizar, lo cual limita su utilidad.

Para ejemplificar cómo es que los modelos matemáticos se aplican a situaciones epidemiológicas, en este trabajo trataremos el problema de la difusión geográfica-temporal de una enfermedad. ¿Cuáles son las condiciones que determinan la existencia de una onda epidémica que se propaga por un determinado territorio, y en caso de existir dicha onda, cuál es su velocidad? En las siguientes secciones abordaremos estas preguntas en el caso particular de una infección que se transmite entre dos poblaciones, una estática, y la otra que se traslada, ya sea sólo por dispersión, o por dispersión y migración. Cabe mencionar que este tipo de situaciones se presentan en la realidad, tal es el caso de la infección del virus del Oeste del Nilo, enfermedad que se transmite entre mosquitos y aves. Esta enfermedad se ha difundido, tanto por la difusión como la migración de aves, desde el este hacia el oeste de Estados Unidos, viajando a una velocidad de 1.98 km. por día [8]. En estos casos es claro que las tasas de contagio y recuperación, así como la dinámica vital de las diferentes especies involucradas influyen de manera distinta en el proceso de propagación de la infección.

En la siguiente sección haremos la formulación del modelo que representa la dinámica temporal de la transmisión de una enfermedad entre dos especies. Este modelo está basado en [5].

## 2. El modelo temporal

Supondremos que tenemos dos poblaciones que pertenecen a especies distintas y que pueden infectarse entre sí. Podemos considerar como ejemplo dos poblaciones de aves que transmiten la fiebre aviar o el virus de oeste del Nilo. Designaremos por  $N_v = S_v + I_v$  al número de individuos de la especie  $v$ , mientras que  $N_l = S_l + I_l$  representa al número de individuos de la especie  $l$ . Supondremos que la enfermedad puede ser transmitida entre individuos de la misma especie con una tasa de contagio dada por  $\bar{\beta}_{ll}$  y  $\bar{\beta}_{vv}$ , respectivamente.

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

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

$$E_{lv} = \bar{\beta}_{lv}I_l(N_v - I_v). \quad (1)$$

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

$$E_{vl} = \bar{\beta}_{vl}I_v(N_l - I_l). \quad (2)$$

Para el contagio entre individuos de la misma especie tenemos que

$$E_{vv} = \bar{\beta}_{vv}I_v(N_v - I_v), \quad E_{ll} = \bar{\beta}_{ll}I_l(N_l - I_l). \quad (3)$$

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

$$I_v = \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{-\alpha_v(t-\tau)} d\tau, \quad (4)$$

que es equivalente a

$$I_v = e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{\alpha_v \tau} d\tau. \quad (5)$$

Derivando (5) con respecto de  $t$  y tomando  $E_{vv}(0) = 0$ ,  $E_{lv}(0) = 0$  obtenemos

$$\frac{dI_v}{dt} = e^{-\alpha_v t}(E_{vv}(t) + E_{lv}(t))e^{\alpha_v t} - \alpha_v e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{\alpha_v \tau} d\tau, \quad (6)$$

$$\frac{dI_v}{dt} = E_{vv}(t) + E_{lv}(t) - \alpha_v e^{-\alpha_v t} \int_0^t (E_{vv}(\tau) + E_{lv}(\tau))e^{-\alpha_v(t-\tau)} d\tau, \quad (7)$$

sustituyendo  $I_v$  dado por la ecuación (5) en (7) obtenemos

$$\frac{dI_v}{dt} = E_{vv}(t) + E_{lv}(t) - \alpha_v I_v. \quad (8)$$

Siguiendo los mismos pasos para  $I_l$  tenemos que

$$\frac{dI_l}{dt} = E_{ll}(t) + E_{vl}(t) - \alpha_l I_l. \quad (9)$$

Sustituyendo las expresiones de  $E_{ll}$ ,  $E_{vv}$ ,  $E_{lv}$  y  $E_{vl}$  dadas en (1), (2) y (3) en (8) y (9) obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineal

$$\begin{aligned} \frac{dI_v}{dt} &= \bar{\beta}_{vv} I_v (N_v - I_v) + \bar{\beta}_{lv} I_l (N_v - I_v) - \alpha_v I_v \\ \frac{dI_l}{dt} &= \bar{\beta}_{ll} I_l (N_l - I_l) + \bar{\beta}_{vl} I_v (N_l - I_l) - \alpha_l I_l. \end{aligned} \quad (10)$$

Dado que las poblaciones  $N_v$  y  $N_l$  son constantes, (10) es equivalente al sistema considerando como variables dinámicas las proporciones  $i_v = I_v/N_v$ ,  $i_l = I_l/N_l$  dado por:

$$\begin{aligned} \frac{di_v}{dt} &= \beta_{vv} i_v (1 - i_v) + \beta_{lv} i_l (1 - i_v) - \alpha_v i_v \\ \frac{di_l}{dt} &= \beta_{ll} i_l (1 - i_l) + \beta_{vl} i_v (1 - i_l) - \alpha_l i_l, \end{aligned} \quad (11)$$

donde  $\beta_{vv} = \bar{\beta}_{vv} N_v$ ,  $\beta_{lv} = \bar{\beta}_{lv} N_l$ ,  $\beta_{ll} = \bar{\beta}_{ll} N_l$  y  $\beta_{vl} = \bar{\beta}_{vl} N_v$ .

### 3. El número reproductivo básico

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

De acuerdo a [1], el número reproductivo básico puede ser calculado a partir de dos matrices, la primera es la matriz de infección que denotaremos por  $F$ . En esta matriz, las entradas representan las tasas a las cuales se genera un nuevo infeccioso de cada especie. La segunda de estas matrices es la de transmisión que denotaremos por  $V$ . En las entradas de esta matriz están los tiempos promedio de recuperación de cada especie. Siguiendo a [1] se define el número reproductivo básico como  $R_0 = \rho(FV^{-1})$ , donde  $\rho$  es el radio espectral de la matriz  $(FV^{-1})$ , esto es,  $R_0 = \max |\lambda_i|$  donde  $\lambda_i$  son los valores propios de  $(FV^{-1})$ . Para el sistema (11) la matriz de infección está dada por

$$F = \begin{pmatrix} \beta_{vv} & \beta_{lv} \\ \beta_{vl} & \beta_{ll} \end{pmatrix}, \quad (12)$$

y la matriz de transmisión corresponde a

$$V = \begin{pmatrix} \alpha_v & 0 \\ 0 & \alpha_l \end{pmatrix}. \quad (13)$$

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

$$\begin{pmatrix} \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} & \frac{\beta_{lv}}{\alpha_l} \\ \frac{\beta_{vl}}{\alpha_v} & \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \end{pmatrix}. \quad (14)$$

Para obtener los valores propios calculamos los ceros del polinomio característico de la matriz (14) y obtenemos

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \pm \sqrt{\left[ \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \right]^2 - \frac{4}{\alpha_v \alpha_l} (\beta_{ll} \beta_{vv} - \beta_{lv} \beta_{vl})} \right). \quad (15)$$

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

de  $\lambda_1$  es siempre real dado que

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

es siempre positivo.

De la expresión para  $\lambda_1$ , es claro que si  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} > 2$ , entonces  $R_0 > 1$ .

Si  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} < 2$ , se deduce después de algunos cálculos que  $R_0 > 1$  es equivalente a

$$\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} - \frac{\beta_{vv}\beta_{ll}}{\alpha_v\alpha_l} - 1 + \frac{\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > 0. \quad (16)$$

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

$$-(1 - \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v})(1 - \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l}),$$

y sustituyendo en (16) obtenemos

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

es decir, para que la enfermedad progrese es necesario que

$$\frac{\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > (1 - \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v})(1 - \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l}). \quad (17)$$

## 4. Estados de equilibrio

Los equilibrios del sistema (11) están dados por las soluciones del sistema algebraico

$$\begin{aligned} \beta_{vv}i_v(1 - i_v) + \beta_{lv}i_l(1 - i_v) - \alpha_v i_v &= 0, \\ \beta_{ll}i_l(1 - i_l) + \beta_{vl}i_v(1 - i_l) - \alpha_l i_l &= 0. \end{aligned} \quad (18)$$

Es claro que una solución es  $Q_0 = (0, 0)$ , que corresponde al estado donde no hay enfermedad. Para asegurar la eliminación de la enfermedad, independientemente del número inicial de infectados cuando  $R_0 < 1$ , debemos demostrar que toda solución del sistema (11) con condiciones

iniciales en  $[0, 1] \times [0, 1]$  se aproxima asintóticamente a dicho estado. Para este fin, notemos que las soluciones  $(i_v, i_l)$  del sistema (11) satisfacen la siguiente desigualdad diferencial:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} i_v(t) \\ i_l(t) \end{pmatrix} \leq (F - V) \begin{pmatrix} i_v(t) \\ i_l(t) \end{pmatrix}, \quad (19)$$

donde  $F$  y  $V$  son las matrices de infección y transmisión definidas en (12) y (13). Si  $R_0 < 1$ , entonces  $\rho(FV^{-1}) < 1$  lo que es equivalente a que los valores propios de  $F - V$  estén del lado izquierdo del plano, y por lo tanto, las soluciones de la desigualdad diferencial (19) se aproximen asintóticamente a la solución  $Q_0$  [1]. Usando un resultado de comparación [6], se sigue que las soluciones del sistema (11) también tienden a  $Q_0$  para  $t \rightarrow \infty$ . Con esto demostramos la estabilidad global del punto de equilibrio donde no hay enfermedad cuando  $R_0 < 1$ .

Los equilibrios  $(i_v, i_l) \neq (0, 0)$  definen los estados donde la enfermedad persiste en forma endémica, es decir, por periodos de tiempo muy prolongados. Estos equilibrios corresponden a las soluciones  $i_l \neq 0$  e  $i_v \neq 0$  dadas por las intersecciones de las gráficas de las funciones

$$g(i_l) = \frac{[\alpha_l - \beta_{ll}(1 - i_l)]i_l}{\beta_{vl}(1 - i_l)} \quad \text{y} \quad f(i_v) = \frac{[\alpha_v - \beta_{vv}(1 - i_v)]i_v}{\beta_{iv}(1 - i_v)} \quad (20)$$

con  $0 \leq i_l \leq 1$  y  $0 \leq i_v \leq 1$ .

Observemos que  $g(i_l)$  y  $f(i_v)$  son positivas y crecientes cuando  $1 - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}} \leq i_l \leq 1$  y  $1 - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}} \leq i_v \leq 1$ . Además,

$$\lim_{i_v \rightarrow 1} f(i_v) = \infty, \quad \lim_{i_l \rightarrow 1} g(i_l) = \infty,$$

lo que implica que existe un único punto de equilibrio  $Q_1 = (i_v^*, i_l^*)$  en la región  $[1 - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}}, 1] \times [1 - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}}, 1]$  cuando  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} > 1$  (ver figura 1). En el caso de que  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} \leq 1$  y  $\frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \leq 1$ , la condición para que haya un punto de equilibrio con  $0 \leq i_l \leq 1$  y  $0 \leq i_v \leq 1$  es que  $dg(0)/di_l < 1/df(0)/di_v$ . Después de varios cálculos se verifica que esta condición es equivalente a la desigualdad dada en (17) (Figura 2).

Por lo tanto, hemos demostrado en ambos casos que existe un único punto de equilibrio cuando  $R_0 > 1$ .

Para saber si dada  $R_0 > 1$  y cualquier condición inicial  $i_v(0) > 0$ ,  $i_l(0) > 0$ , la enfermedad evolucionará hacia el estado endémico, debemos determinar la estabilidad global del punto de equilibrio  $Q_1 =$

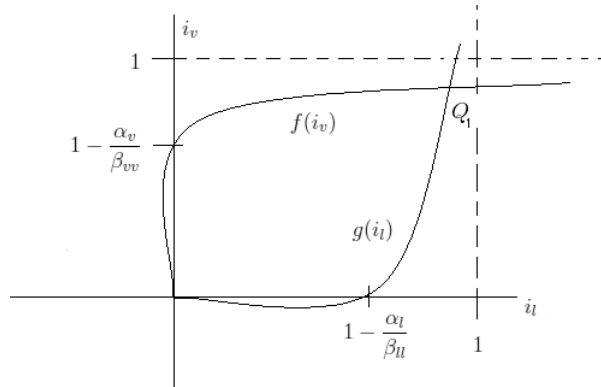


Figura 1: Intersección de  $f$  y  $g$ . En este caso  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} + \frac{\beta_u}{\alpha_l} > 1$

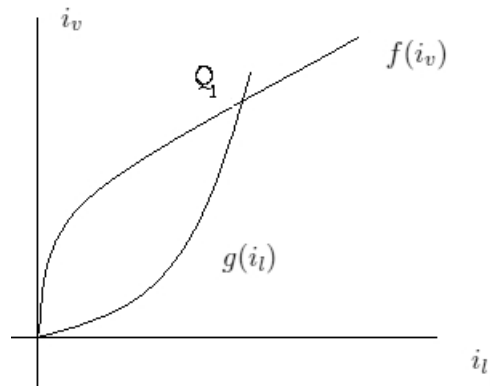


Figura 2: Intersección de  $f$  y  $g$  en el caso  $\frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} \leq 1$ ,  $\frac{\beta_u}{\alpha_l} \leq 1$  y  $\frac{\beta_{lv}\beta_{vl}}{\alpha_v\alpha_l} > (1 - \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v})(1 - \frac{\beta_u}{\alpha_l})$ .



$(i_v^*, i_l^*)$ . Para esto usaremos el Teorema de Lyapunov [4], que en nuestro caso dice que si existe una función  $V : (0, 1) \times (0, 1) \rightarrow R$  definida positiva tal que su derivada orbital

$$\dot{V} = \frac{\partial V(i_v(t), i_l(t))}{\partial i_v} \frac{di_v(t)}{dt} + \frac{\partial V(i_v(t), i_l(t))}{\partial i_l} \frac{di_l(t)}{dt}$$

es menor que cero, entonces el punto de equilibrio  $Q_1$  es globalmente asintóticamente estable. Para los modelos epidemiológicos se ha usado con bastante éxito la función de Lyapunov tipo Goh [3], que está definida para este modelo en particular por

$$V = a_1(S_v - S_v^* - S_v^* \ln \frac{S_v}{S_v^*}) + a_2(i_v - i_v^* - i_v^* \ln \frac{i_v}{i_v^*}) \\ + a_3(S_l - S_l^* - S_l^* \ln \frac{S_l}{S_l^*}) + a_4(i_l - i_l^* - i_l^* \ln \frac{i_l}{i_l^*}),$$

donde  $S_v = 1 - i_v$ ,  $S_l = 1 - i_l$ ,  $S_v^* = 1 - i_v^*$ ,  $S_l^* = 1 - i_l^*$  y  $a_1 = a_2 = 1$ ,  $a_3 = a_4 = \frac{\beta_{vl} i_l^* S_v^* a_1}{\beta_{vl} S_l^* S_v^*}$ . Se comprueba fácilmente que  $V$  es definida positiva. Después de varios cálculos se obtiene que la derivada orbital está dada por

$$\dot{V} = \frac{-\alpha_v(S_v - S_v^*)^2}{S_v} - \frac{\beta_{lv} S_v^* i_l^* (S_l - S_l^*)^2}{\beta_{vl} S_l^* i_v^* S_l} \\ - \beta_{vv} S_v^* i_v^* \left[ \frac{S_v^*}{S_v} + \frac{S_v}{S_v^*} - 2 \right] \\ \beta_{ll} i_l^* - \left( \frac{\beta_{lv} S_v^* i_l^*}{\beta_{vl} i_v^*} \right) \left[ \frac{S_l^*}{S_l} + \frac{S_l}{S_l^*} - 2 \right] \\ - \beta_{lv} S_v^* i_l^* \left[ \frac{S_v^*}{S_v} + \frac{S_l^*}{S_l} + \frac{S_l}{S_l^*} \frac{i_v}{i_v^*} \frac{i_l^*}{i_l} \frac{S_v}{S_v^*} \frac{i_l}{i_l^*} \frac{i_v^*}{i_v} - 4 \right]. \quad (21)$$

Haciendo  $x_1 = \frac{S_v^*}{S_v}$ ,  $x_2 = \frac{S_l}{S_l^*}$  y  $x_3 = \frac{i_v^* i_l}{i_v i_l^*}$ , las expresiones en el interior de los dos primeros paréntesis cuadrados se pueden escribir como:

$$f_1(x_1) = x_1 + \frac{1}{x_1} - 2 \quad \text{y} \quad f_2(x_2) = x_2 + \frac{1}{x_2} - 2,$$

respectivamente. Dado que la media aritmética es mayor o igual que la media geométrica se tiene que

$$f_1(x_1) = 2 \left[ \frac{1}{2} \left( x_1 + \frac{1}{x_1} \right) - 1 \right] \geq 2 \left( \sqrt{x_1 \cdot \frac{1}{x_1}} - 1 \right) = 0,$$

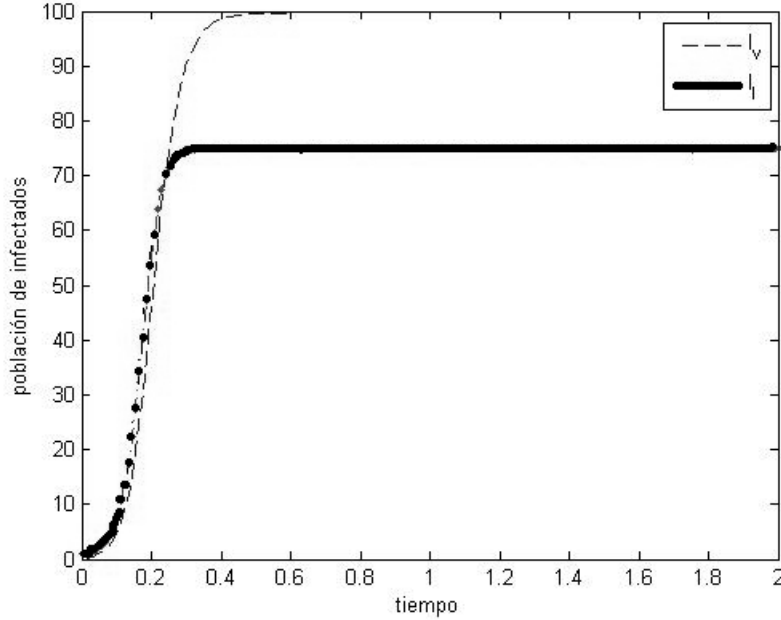


Figura 3: Comportamiento de las soluciones del sistema (3).

$$f_1(x_2) = 2\left[\frac{1}{2}\left(x_2 + \frac{1}{x_2}\right) - 1\right] \geq 2\left(\sqrt{x_2 \cdot \frac{1}{x_2}} - 1\right) = 0.$$

Para el último paréntesis

$$f_3(x_1, x_2, x_3) = x_1 + \frac{1}{x_2} + \frac{x_2}{x_3} + \frac{x_3}{x_1} - 4,$$

cómo en el caso anterior se tiene que

$$4\left[\frac{1}{4}\left(x_1 + \frac{1}{x_2} + \frac{x_2}{x_3} + \frac{x_3}{x_1} - 4\right)\right] \geq 4\sqrt{x_1 + \frac{1}{x_2} + \frac{x_2}{x_3} + \frac{x_3}{x_1}} - 4 = 0.$$

Por lo tanto,  $\dot{V} < 0$ , y por el Teorema de Lyapunov,  $Q_1$  es globalmente asintóticamente estable en  $(0, 1) \times (0, 1)$ .

En la figura (3) se ilustra el curso temporal de las poblaciones  $i_v$  e  $i_l$ . Los parámetros usados en la simulación son  $\beta_{ll} = 0.25$ ,  $\beta_{vv} = 0.52$ ,  $\beta_{lv} = 0.3$ ,  $\beta_{vl} = 0.4$ ,  $1/\alpha_v = 1/\alpha_l = 7$  días. En este caso el número reproductivo básico  $R_0 \approx 4$ . Las condiciones iniciales de este sistema representan el caso en el que sólo se tiene población infecciosa en la especie migrante, estas condiciones están dadas por:  $i_v(0) = 1$  e  $i_l(0) = 0$ . De la gráfica podemos observar que ambas poblaciones tienden al estado endémico y que es en la población local que la epidemia se espere más rápidamente.

## 5. El modelo con dispersión geográfica

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

$$\begin{aligned}\frac{\partial i_v}{\partial t} &= \beta_{vv}i_v(1-i_v) + \beta_{lv}i_l(1-i_v) - \alpha_v i_v + D \frac{\partial^2 i_v}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial i_l}{\partial t} &= \beta_{ll}i_l(1-i_l) + \beta_{vl}i_v(1-i_l) - \alpha_l i_l.\end{aligned}\quad (22)$$

Estamos interesados en conocer las condiciones necesarias para que se propague la enfermedad en una cierta región, por lo que buscaremos soluciones de (22) tipo *onda viajera*, esto es, ondas que se desplazan a una velocidad constante  $c$  sin perder su forma. Matemáticamente una onda viajera se representa como  $K(x, t) = k(x + ct) = k(z)$ ,  $z = x + ct$ , donde  $c$  es la velocidad del desplazamiento en la  $x$ -dirección negativa [9]. Para determinar la existencia de ondas viajeras del sistema (22), hacemos el cambio de variable  $z = x + ct$ , que da lugar al siguiente sistema

$$\begin{aligned}c \frac{di_v}{dz} &= \beta_{vv}i_v(1-i_v) + \beta_{lv}i_l(1-i_v) - \alpha_v i_v + D \frac{d^2 i_v}{dz^2} \\ c \frac{di_l}{dz} &= \beta_{ll}i_l(1-i_l) + \beta_{vl}i_v(1-i_l) - \alpha_l i_l.\end{aligned}\quad (23)$$

Introduciendo la variable  $h(z) = \frac{di_v}{dz}$ , el sistema (23) es equivalente a

$$\begin{aligned}\frac{di_v}{dz} &= h(z) \\ \frac{dh}{dz} &= \frac{1}{D}[ch - \beta_{vv}i_v(1-i_v) - \beta_{lv}i_l(1-i_v) + \alpha_v i_v] \\ \frac{di_l}{dz} &= \frac{1}{c}[\beta_{ll}i_l(1-i_l) + \beta_{vl}i_v(1-i_l) - \alpha_l i_l].\end{aligned}\quad (24)$$

El sistema (24) tiene dos puntos de equilibrio:  $E_0 = (0, 0, 0)$  y  $E_1 = (i_v^*, 0, i_l^*)$  donde  $i_v^*$  e  $i_l^*$  satisfacen las ecuaciones (20) en la región

$$\left[1 - \frac{\alpha_l}{\beta_{ll}}, 1\right] \times \left[1 - \frac{\alpha_v}{\beta_{vv}}, 1\right].$$

Para asegurar la existencia de  $E_1$  en lo siguiente supondremos que  $R_0 > 1$ . Dado que la infección se propaga de los lugares donde la enfermedad es endémica, hacia los lugares donde no existe enfermedad, la onda viajera debe satisfacer las condiciones

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} (i_v, h, i_l) = (0, 0, 0), \quad \text{y} \quad \lim_{z \rightarrow \infty} (i_v, h, i_l) = (i_v^*, 0, i_l^*). \quad (25)$$

Una condición necesaria para la existencia de un frente de onda epidémico que cumpla las condiciones dadas en (25), es que exista una trayectoria heteroclínica de  $E_0$  a  $E_1$  [7], lo que implica que  $E_0$  debe ser un punto silla con una variedad inestable. Además, dado que las variables del modelo representan poblaciones, las soluciones no deben oscilar alrededor de  $E_0$ , pues de lo contrario dichas variables tomarían valores negativos. En otras palabras, los valores propios del polinomio característico  $P(\lambda)$  de la derivada del sistema (24) evaluada en  $E_0$  deben ser reales, y al menos uno de ellos debe ser positivo. después de algunos cálculos, se obtiene que dicho polinomio es igual a

$$P(\lambda) = \lambda^3 - \lambda^2 \left( \frac{c}{D} + \frac{1}{c} [\beta_{ll} - \alpha_l] \right) + \lambda \left( \frac{1}{D} [\beta_{vv} + \beta_{ll} - (\alpha_v + \alpha_l)] \right) - \frac{\alpha_l \alpha_v}{cD} \left( \left( 1 - \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \right) \left( 1 - \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} \right) - \frac{\beta_{lv} \beta_{vl}}{\alpha_l \alpha_v} \right). \quad (26)$$

De la expresión (17) se tiene que el término constante es positivo ya que  $R_0 > 1$ ; por otro lado observamos que  $\lim_{\lambda \rightarrow -\infty} P(\lambda) = -\infty$  lo que indica que  $P(\lambda)$  debe tener al menos una raíz negativa. Aplicando el criterio de Descartes con  $\lambda > 0$  vemos que hay dos cambios de signo lo que implica que hay cero o dos raíces reales positivas. Como todas las raíces deben ser reales, la gráfica de  $P(\lambda)$  debe cruzar el eje positivo dos veces. Siguiendo a [8, 7] tomamos  $\lambda > 0$  y consideramos el  $\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c)$ , manteniendo  $\lambda$  fijo. Vemos entonces que el coeficiente de  $\lambda^2$  tiende a menos infinito, mientras el coeficiente de  $\lambda$  se mantiene fijo y el término independiente tiende a cero, lo que implica que  $P(\lambda, c) \rightarrow -\infty$  para toda  $\lambda$  cuando  $c \rightarrow \infty$ , es decir,

$$\lim_{c \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = -\infty, \quad (27)$$

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

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} P(\lambda, c) = \infty, \quad (28)$$

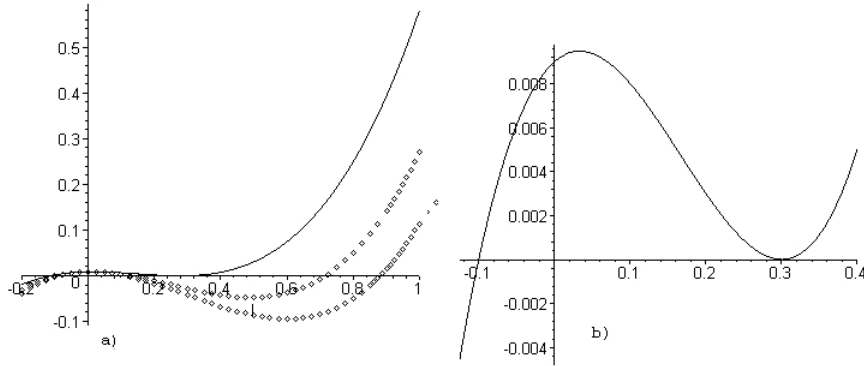


Figura 4: Polinomios de la familia  $P(\lambda, c)$ .

lo que implica que para  $c$  suficientemente grande y  $\lambda > 0$ , existe un cambio de signo en el polinomio, y por lo tanto  $P(\lambda, c)$  debe tener una raíz positiva. Tenemos así una raíz negativa y una positiva, por lo tanto  $E_0$  es un punto silla. Además, por el criterio de Descartes la tercera raíz debe ser real y positiva. Con esto hemos demostrado que para  $R_0 > 1$  y  $c$  suficientemente grande se cumplen las condiciones necesarias para la existencia de una solución en forma de onda viajera del sistema (24). La figura 4a) muestra algunos polinomios de la familia  $P(\lambda, c)$ .

## 6. Cálculo de la velocidad de onda mínima

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

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

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

$$\frac{\partial P(\lambda, c_0)}{\partial \lambda} = 0, \quad \frac{\partial^2 P(\lambda, c_0)}{\partial \lambda^2} > 0 \quad y \quad P(\lambda, c_0) = 0. \quad (29)$$

La figura 4b) ilustra la gráfica del polinomio  $P(\lambda, c_0)$  que satisface las condiciones dadas en (29).

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

$$3\lambda^2 - 2\lambda\left(\frac{c_0}{D} + \frac{1}{c_0}[\beta_{ll} - \alpha_l]\right) + \left(\frac{1}{D}[\beta_{vv} + \beta_{ll} - (\alpha_v + \alpha_l)]\right) = 0 \quad (30)$$

cuyas raíces son

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

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

donde

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

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

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

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

$$c_0 > \frac{1}{2} \left( D \sqrt{\frac{3}{D}[\beta_{ll} + \beta_{vv} - (\alpha_l + \alpha_v)]} + \sqrt{3D(\beta_{vv} - \alpha_v) - D(\beta_{ll} - \alpha_l)} \right). \quad (31)$$

La segunda condición dada en (29) es válida para  $\lambda_1$ , lo que implica que para encontrar  $c_0$  debemos sustituir  $\lambda_1$  en (30), lo cual nos llevará a una función que dependerá solamente de  $c_0$ . Para cumplir la tercera condición de (29) debemos encontrar los ceros de esta función y tomar el valor positivo más pequeño. En el siguiente ejemplo los valores de los parámetros fueron tomados de [5] y [10]. Estos son

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

Obtenemos que la cota mínima dada por la ecuación (31) para la velocidad  $c$  es  $c_0 = 1.22$  y el valor de  $c$  es aproximadamente 1.6.

En la figura (5) se muestran los frentes de onda resultantes del sistema (24) para las poblaciones  $i_l$  e  $i_v$ , respectivamente.

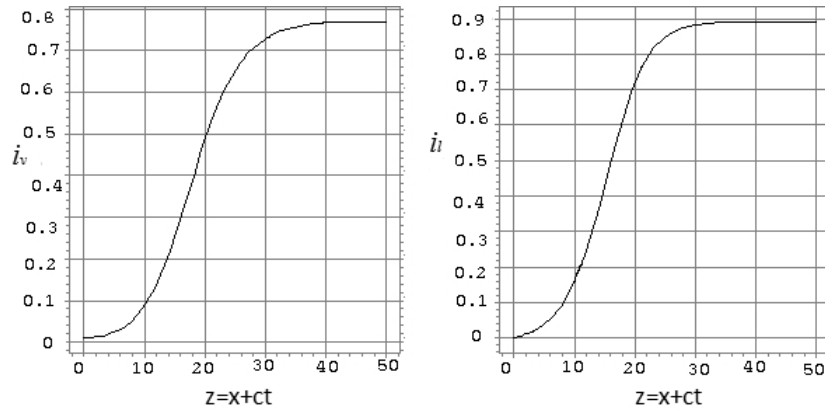


Figura 5: Frentes de onda para las poblaciones  $i_l$  e  $i_v$ .

Las condiciones iniciales son:

$$i_l(x, 0) = 0,$$

e

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

para simular la introducción de individuos infecciosos en una población susceptible. De la figura 5 podemos ver que la infección avanza rápidamente y que tiende al equilibrio endémico en poco tiempo.

En las figuras 6 y 7 se observa el comportamiento espacial de las poblaciones  $i_l$  e  $i_v$  dado por el sistema (22), con los parámetros antes mencionados.

En las gráficas se observa que la introducción de individuos infecciosos en la población  $N_v$ , afecta de manera importante a la población  $N_l$ , ya que el número de infecciosos de esta última especie,  $i_l$  crece rápidamente hacia el punto endémico, que para este ejemplo es  $i_l^* = 0.88$ , lo que se muestra en el inciso d) de la figura (6). Análogamente, en la población  $i_v$  el número de infecciosos crece rápidamente hacia el valor endémico  $i_v^* = 0.72$ , como se ve en las siguientes gráficas.

## 7. Migración

La ecuación  $\frac{\partial C}{\partial t} = -v \frac{\partial C}{\partial x} + D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}$  representa fenómenos en los cuales, aparte de tener desplazamiento por difusión, existe un desplazamiento con velocidad y dirección específica, por lo que puede ser usada para modelar el comportamiento de una enfermedad en una población que

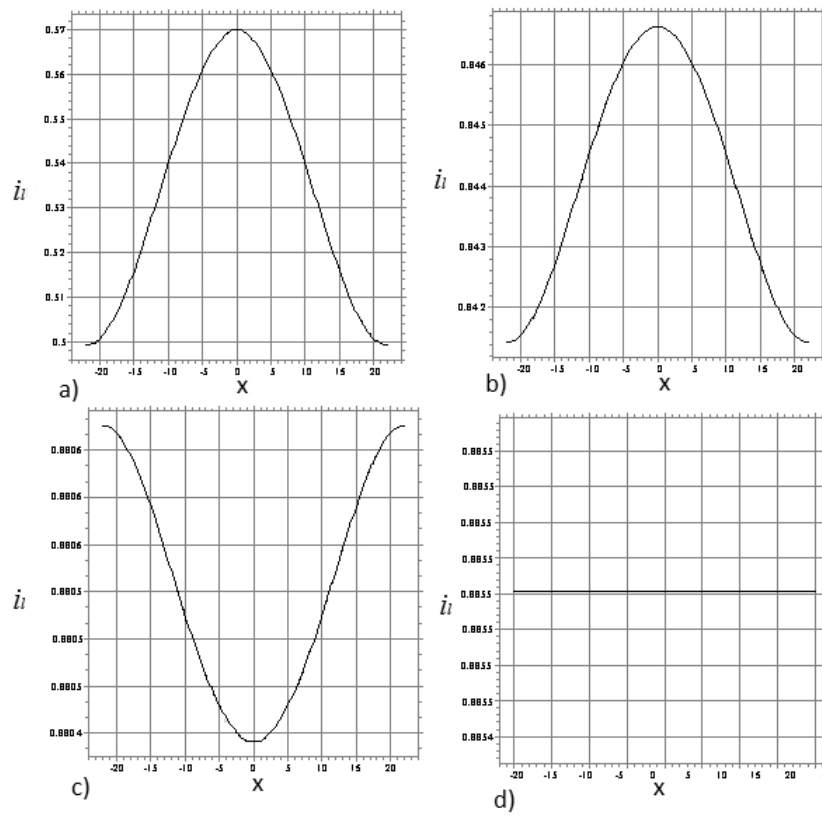


Figura 6: Comportamiento de la población  $i_l$  para a)  $t = 0.2$ , b)  $t = 1$ , c)  $t = 1.2$  y d)  $t = 1.4$ .



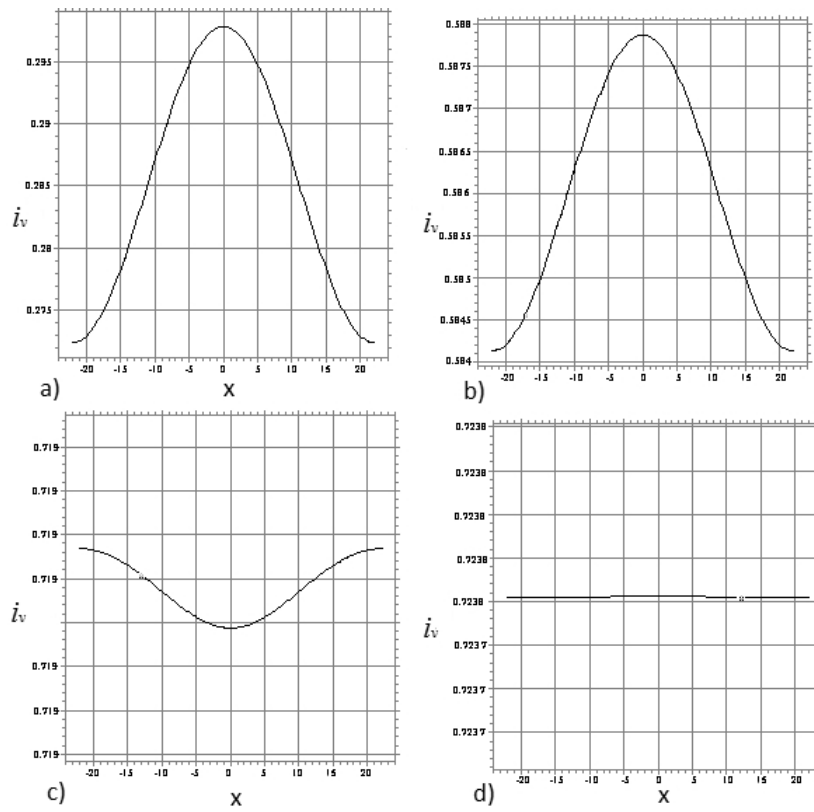


Figura 7: Comportamiento de la población  $i_v$  para a)  $t = 0$ , b)  $t = 0.6$ , c)  $t = 1.2$  y d)  $t = 1.6$ .

se difunde y presenta un movimiento migratorio. Siguiendo la notación de la sección 5, denotaremos con  $N_l$  al número de individuos de la población que permanece fija en un lugar dado y con  $N_v$  al número de individuos de la población migrante. Tenemos entonces, que las ecuaciones que modelan este problema son

$$\begin{aligned}\frac{\partial i_v}{\partial t} &= \beta_{vv}i_v(1 - i_v) + \beta_{lv}i_l(1 - i_v) - \alpha_v i_v + D \frac{\partial^2 i_v}{\partial x^2} - v \frac{\partial i_v}{\partial x}, \\ \frac{\partial i_l}{\partial t} &= \beta_{ll}i_l(1 - i_l) + \beta_{vl}i_v(1 - i_l) - \alpha_l i_l,\end{aligned}\quad (32)$$

donde  $D$  es el coeficiente de difusión y  $v$  es la velocidad de advección debida a la migración. Como en el caso anterior, nuestro objetivo es encontrar bajo qué condiciones es posible esperar que exista una solución en forma de onda viajera. Haciendo el cambio de variable  $z = x + ct$  se obtiene el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\frac{di_v}{dz} &= h(z) \\ \frac{dh}{dz} &= \frac{1}{D}[h(c + v) - \beta_{vv}i_v(1 - i_v) - \beta_{lv}i_l(1 - i_v) + \alpha_v i_v] \\ \frac{di_l}{dz} &= \frac{1}{c}[\beta_{ll}i_l(1 - i_l) + \beta_{vl}i_v(1 - i_l) - \alpha_l i_l],\end{aligned}\quad (33)$$

donde  $h(z) = \frac{di_v}{dz}$ .

Los puntos de equilibrio del sistema (33) son

$$P_0 = (0, 0, 0) \quad y \quad P_1 = (i_v^*, 0, i_l^*).$$

El polinomio característico asociado a  $P_0$  está dado por

$$\begin{aligned}P(\lambda, c) &= \lambda^3 - \lambda^2 \left( \frac{c + v}{D} + \frac{1}{c}[\beta_{ll} - \alpha_l] \right) \\ &+ \lambda \left( \frac{\beta_{ll} + \beta_{vv} - (\alpha_l + \alpha_v)}{D} + v \left( \frac{\beta_{ll} - \alpha_l}{cD} \right) \right) \\ &- \frac{\alpha_l \alpha_v}{cD} \left( \left( 1 - \frac{\beta_{ll}}{\alpha_l} \right) \left( 1 - \frac{\beta_{vv}}{\alpha_v} \right) - \frac{\beta_{lv} \beta_{vl}}{\alpha_l \alpha_v} \right).\end{aligned}\quad (34)$$

Análogamente al caso anterior, se demuestra que para  $c$  suficientemente grande,  $P_0$  tiene dos valores reales positivos y uno negativo, por lo que se cumplen las condiciones necesarias para la existencia de una solución en forma de onda viajera.

## 8. Cálculo de la velocidad de onda mínima

La velocidad de onda mínima  $c_*$  satisface las condiciones

$$\frac{\partial P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda} = 0, \quad \frac{\partial^2 P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda^2} > 0 \quad y \quad P(\lambda, c_*) = 0. \quad (35)$$

En este caso, de la condición  $\frac{\partial P(\lambda, c_*)}{\partial \lambda} = 0$  obtenemos el polinomio

$$3\lambda^2 - 2\lambda\left[\frac{c_* + v}{D} + \frac{1}{c_*}(\beta_u - \alpha_l)\right] + \frac{\beta_u + \beta_{vv} - (\alpha_l + \alpha_v)}{D} + v\left(\frac{\beta_u - \alpha_l}{c_* D}\right) = 0, \quad (36)$$

cuyas raíces son

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

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

donde

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

La segunda condición de (35), se cumple para  $\lambda_1$ , lo que implica que debemos buscar la raíz positiva más pequeña de la función resultante al sustituir  $\lambda_1$  en (36). Usando los mismos valores para las tasas de infección y recuperación del caso anterior y la velocidad de migración  $v = -5 \text{ Km/día}$  que tomaremos en sentido negativo debido a la dirección de la onda, obtenemos que la velocidad de onda mínima  $c_*$  es aproximadamente 0.38.

En la figura (8) se muestran los frentes de onda para las poblaciones  $i_l$  e  $i_v$  resultantes del sistema (33). Observamos que la epidemia evoluciona rápidamente hacia el equilibrio endémico.

En las figuras (9) y (10) se observa el comportamiento espacial de la población  $i_l$  e  $i_v$ , dado por el sistema (33) con los parámetros antes mencionados haciendo  $v = -5$ , y con la misma condición inicial que en el caso donde no hay advección. De manera similar al caso donde no hay advección, la infección se propaga rápidamente, con la salvedad de que en este caso lo hace preferentemente hacia el lado izquierdo debido a la migración. Encontramos también que  $i_v$  crece rápido hasta su nivel endémico  $i_v = 0.71$ , como lo muestran las siguientes gráficas.

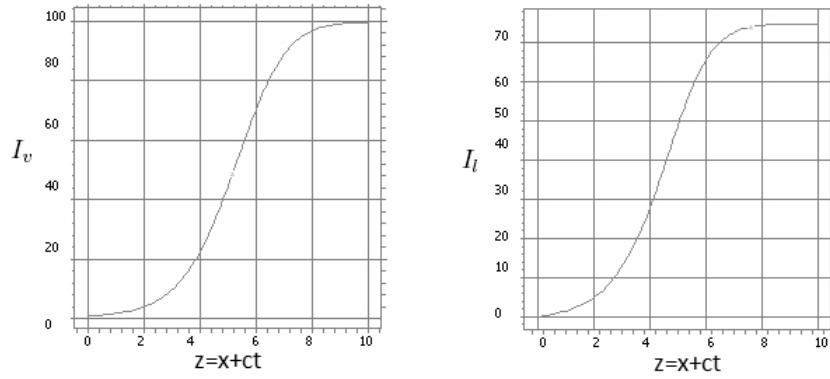


Figura 8: Frentes de onda para las poblaciones  $i_l$  e  $i_v$ .

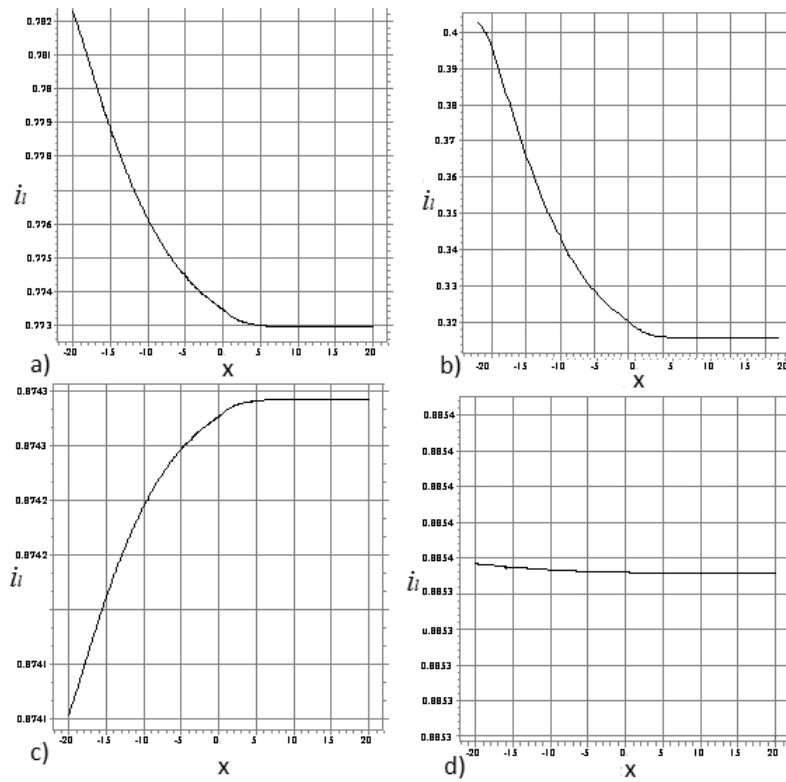


Figura 9: Comportamiento de la población  $i_l$  para a)  $t = 0.2$ , b)  $t = 0.6$ , c)  $t = 1.2$  y d)  $t = 1.4$ .

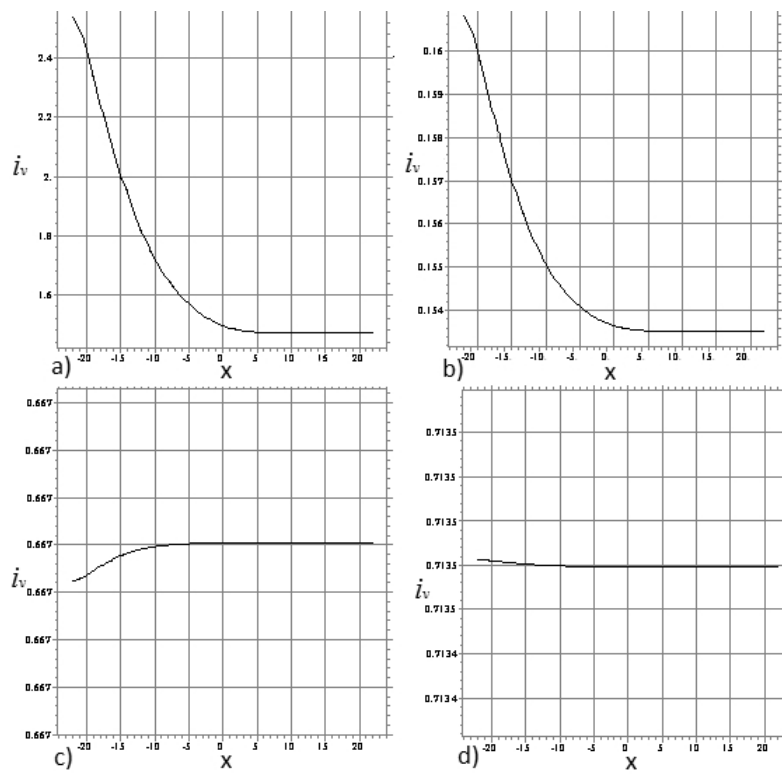


Figura 10: Comportamiento de  $i_v$ : a)  $t = 0$ , b)  $t = 0.4$ , c)  $t = 0.8$ , d)  $t = 1.6$ .

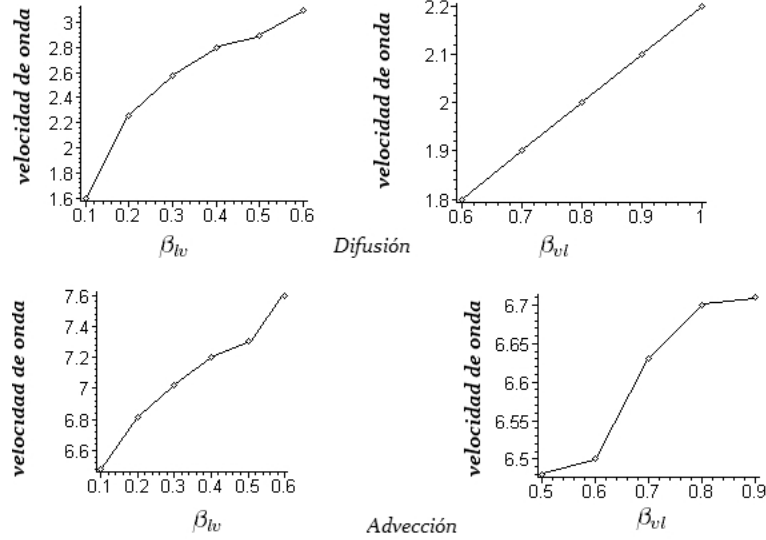


Figura 11: Gráficas de las tasas de infección contra la velocidad de onda.

## 9. Conclusiones y análisis de sensibilidad

En los modelos anteriormente desarrollados se encontraron las velocidades de onda mínimas requeridas para tener la posibilidad de que las enfermedades presenten comportamientos en forma de onda viajera. Estas velocidades están sujetas a los parámetros establecidos, por lo que las variaciones de los mismos repercuten en la velocidad de onda. La figura (11) muestra las variaciones de la velocidad de onda  $c$  con respecto a las tasas de contacto  $\beta_{vl}$  y  $\beta_{lw}$ , con difusión y con advección, respectivamente. Notamos que el patrón es similar en ambos casos, aunque la velocidad de onda cuando hay advección es mayor. También notamos que la influencia de la tasa de contacto  $i_{lv}$ , que representa el contagio de los individuos de la población estática,  $N_l$ , en la población migrante,  $N_v$ , es mayor. Esto es de esperarse, ya que las aves migrantes son las que dispersan geográficamente la enfermedad. Por último, observamos que la velocidad de onda se incrementa con aceleración negativa, lo que indica que dicha velocidad varía más rápidamente para valores pequeños de las tasas de contacto, y parece tender a un límite cuando dichas tasas aumentan.

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

Sí modificamos la tasa de recuperación  $\alpha_v$  en ambos modelos nota-

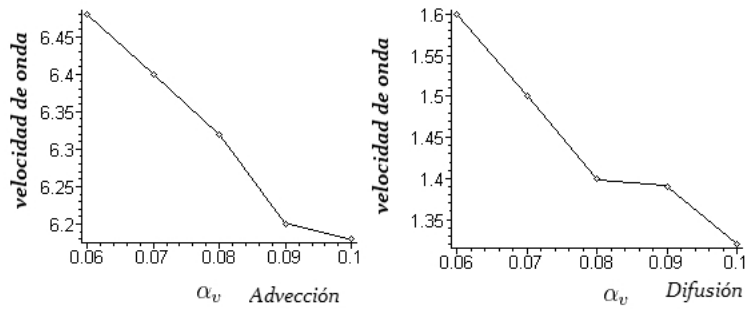


Figura 12: Gráficas de la tasa de recuperación contra la velocidad de onda.

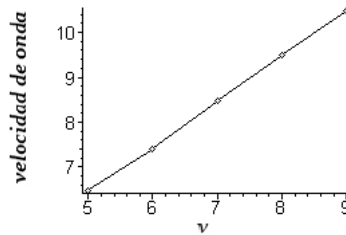


Figura 13: Gráfica de la velocidad de onda contra la velocidad de migración.

mos que la velocidad de onda disminuye lentamente para ambos casos, aunque lo hace de manera menos regular en el caso donde sólo se tiene difusión, debido quizás a una inestabilidad numérica, como se muestra en la figura (12). Para el modelo con advección encontramos que si la velocidad de migración de las aves aumenta, la velocidad de onda también aumenta, como se muestra en la figura (13) donde se grafica el valor absoluto de la velocidad de migración  $v$ , contra la velocidad de onda  $c$ .

**Agradecimientos.** Agradecemos los valiosos comentarios y sugerencias de los referis. L. Esteva agradece el apoyo del proyecto IN105110 PAPIIT-UNAM.

## Bibliografía

1. P. V. den Driessche y J. Watmough, Reproduction numbers and subthreshold endemic equilibria for compartmental models of disease of transmission, *Mathematical Biosciences* **180** (2002) 29–48.

2. L. Esteva, J. Hernández, G. Gómez, y M. Zepeda, Matemáticas y epidemiología, *Ciencias* **24** (1991) 57–63.
3. B. Goh, Global stability in a class of prey-predator models, *Bull. Math. Biol.* **40** (1978) 525–533.
4. J. Hale y H. Kocak, *Dynamics and Bifurcations*, Springer, New York, 1991.
5. H. Hethcote, Qualitative analyses of communicable disease models, *Mathematical Biosciences* **28** (1976) 335–356.
6. V. Lashmikantham, S. Leela, y A. Martynyuk, *Stability Analysis of Non-linear Systems*, Marcel Dekker, Inc., New York y Basel, 1989.
7. L.T.Takahashi, N. A. Maidana, C. W. F. Jr, P. Pulino, C. Ferreira, y H. M. Yang, Mathematical models for the aedes aegypti dispersal dynamics: Travelling waves by wing and wind, *Bull. Math. Biol.* **67** (2005) 509–528.
8. A. N. Maidana y H. M. Yang, Spatial spreading of west nile virus described by traveling waves, *Journal of Theoretical Biology* **258** (2009) 403–417.
9. J. Murray, *Mathematical Biology. I: An Introduction*, Springer New York, 2002.
10. I. Newton, *Population Ecology of Raptors*, T. and A.D. Poyser, London, 1979.