



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Ecología matemática en redes Heterogéneas: Persistencia y extinción bajo flujo unidireccional

Andrés Felipe Escobar David

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Escuela de Matemáticas
Medellín, Colombia
2015

Ecología matemática en redes Heterogéneas: Persistencia y extinción bajo flujo unidireccional

Andrés Felipe Escobar David

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias - Matemáticas

Director:
Ph.D. Jorge Mario Ramirez Osorio

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Escuela de Matemáticas
Medellín, Colombia
2015

Contenido

1. Introducción	2
2. Teoría de Grafos Cuánticos y Estabilidad	7
2.1. Digrafos y redes de drenaje	7
2.1.1. Redes de drenaje y funciones	9
2.2. Operadores y grafos cuánticos	13
2.2.1. Condiciones de vértice	16
2.2.2. Espectro de un grafo cuántico	16
2.3. Problemas de evolución y estabilidad	19
3. Modelo de Advección-Dispersión en Redes de Drenaje	22
3.1. Derivación del modelo	22
3.2. Estimativos a priori	26
3.2.1. Estimativos para un modelo logístico	26
3.2.2. Estimativos para un modelo lineal	30
4. Modelo de Dispersión por Salto en Redes de Drenaje	33
4.1. Derivación del modelo	33
4.2. Análisis espectral	36
4.3. Aplicación del modelo de dispersión por salto	42
4.3.1. Semigrupos y generadores	43
4.3.2. Condiciones de persistencia	49
5. Conclusiones	53
Bibliografía	55

1 Introducción

El estudio de persistencia y extinción de poblaciones en redes de drenaje aborda un problema de larga data en ecología matemática. Las redes de drenaje describen ambientes fluviales como ríos y arroyos que presentan estructuras dendríticas en forma de árbol binario. Una de las características de este tipo de ambientes es el flujo unidireccional predominante del agua. Sin embargo, las variaciones en los campos de velocidad y en la geometría de los canales tienen como efecto que el movimiento de los organismos sea mucho más complejo que simples líneas rectas en dirección río abajo. En algunos casos dicho fenómeno de transporte se puede modelar como un proceso de advección-difusión.

Los organismos sin movimiento autónomo que habitan las redes de drenaje, están expuestos entonces a una dispersión que predominantemente los expulsa de su hábitat. Sin embargo, se ha observado que incluso las partes altas de los ríos permanecen pobladas. Esta paradoja se ha denominado la “*paradoja de la deriva*”. Dicha paradoja conduce al problema de explicar la persistencia de poblaciones a largo plazo, en términos de parámetros físicos, biológicos o dinámicos de la red de drenaje.

Resoluciones a la paradoja de la deriva comienzan a surgir a mediados del siglo pasado con los trabajos de Müller [1954], Waters [1972] y Anholt [1995] entre otros. Estos trabajos plantean hipótesis con gran énfasis en aspectos determinísticos de los procesos biológicos vinculados con organismos y afluentes. En Speirs and Gurney [2001], Lutscher et al. [2005] y Ramirez [2012] se demuestra como esta paradoja puede ser explicada usando ecuaciones de transporte en términos de operadores parabólicos de advección-difusión. En este trabajo se estudian y se expanden estos modelos.

Partiendo de los trabajos en una dimensión de Speirs and Gurney [2001], se han desarrollado hipótesis donde se demuestra que la acción de dispersión difusiva permite la persistencia de las especies habitando ambientes advectivos. Esto se logra al incorporar en sus modelos las características determinísticas de la deriva río abajo, los movimientos aleatorios de los organismos a baja escala y las dinámicas del crecimiento poblacional. El modelamiento matemático de dicho problema se ha logrado formalizar considerando ecuaciones de advección-difusión de la forma

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = D(x)\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x, t) - V(x)\frac{\partial u}{\partial x}(x, t) + ru(x, t), \quad t > 0, x \in \Gamma, \quad (1-1)$$

donde la función u representa, por ejemplo, densidad de población por unidad de longitud, V es el término advectivo, D es el término difusivo y el término ru representa una linealización del crecimiento poblacional.

Este trabajo ha sido extendido por Pachepsky et al. [2005], Lutscher et al. [2006], Lutscher et al. [2010] a modelos de salto-dispersión integro-diferenciales de la forma

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = (r - \mu)u(x, t) + \mu \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x)u(y, t) dy, \quad t > 0, x \in \Gamma, \quad (1-2)$$

donde la función u y la constante r son como en (1-1), μ es la tasa a la cual los organismos se separan del fondo de un canal y empiezan a dispersarse dentro de la columna de agua y \mathcal{K} es un kernel de dispersión que denota la probabilidad de que un organismo en el bentos¹ que salta en un punto y , regrese de nuevo al bentos en un punto x en el dominio Γ .

Los modelos (1-1), (1-2) describen el crecimiento y la dinámica del movimiento de organismos de agua dulce en su etapa larval, durante la cual los organismos no tienen modos autónomos de dispersión, como el vuelo por ejemplo. Cuantifica condiciones de persistencia en términos de parámetros de movimiento y concluye que una población puede persistir en cualquier locación de un hábitat dado que el kernel de dispersión \mathcal{K} asigna una probabilidad positiva al movimiento en la dirección río arriba, lo que da respuesta a la paradoja de la deriva.

Sin embargo los modelos propuestos se restringen al caso uno-dimensional modelando hábitats que constan de un sólo tramo de río. Esto dista bastante de las estructuras dendríticas que presentan los sistemas fluviales reales. Adicionalmente, se ha encontrado que las geometrías de redes dendríticas en sí mismas pueden conducir a cambios en la dinámica poblacional y la viabilidad de los sistemas (ver por ejemplo Cuddington and Yodzis [2002]; Fagan [2002]; Goldberg et al. [2010]).

Más aún, la escala espacial, el tamaño y la geometría del sistema, la conectividad y parámetros demográficos pueden tener efectos bastante variables sobre la razón de crecimiento asintótico de las poblaciones rivereñas [Goldberg et al., 2010]. A esto se suman las características de dependencia de afluentes, incluidos frentes de agua no uniformes y cambios longitudinales en áreas de secciones transversales habitables que también pueden alterar las condiciones de persistencia (ver por ejemplo, Fausch et al. [2002], Campbell Grant et al.

¹Conjunto de organismos que viven en los fondos acuáticos.

[2007]).

Estos hechos han llevado a considerar en el modelamiento de las dinámicas poblacionales, árboles binarios cuyas aristas pueden ser consideradas como hábitats primarios continuos. Este tipo de grafos conectan la dinámica local de segmentos de río con la dinámica global de los ríos [Sarhad et al., 2013]. Sus aristas al ser dominios continuos, admiten formular modelos en términos de ecuaciones diferenciales o integrales como (1-1) ó (1-2). Para ello, se hace necesario un sistema de modelación que permita entender la influencia de la estructura espacial y la variabilidad de los parámetros físicos en dinámicas ecológicas (Campbell Grant et al. [2007]).

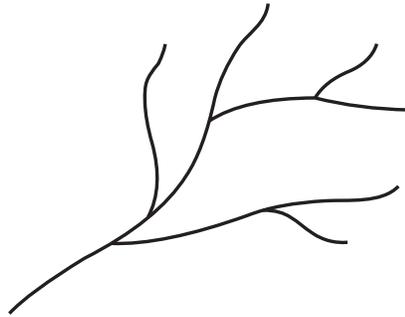


Figura 1-1: Representación esquemática de una red de ríos.

La teoría de grafos cuánticos proporciona el contexto matemático adecuado para conseguir una mejor aproximación a los sistemas fluviales en consideración. Esta teoría extiende de manera natural los modelos unidireccionales del tipo (1-1) y (1-2). Básicamente un grafo cuántico es un grafo visto como un complejo simplicial² uno-dimensional equipado con un operador diferencial [Kuchment, 2004]. A cada arista del grafo le asociamos un intervalo continuo permitiendo así, definir funciones y operadores sobre estos intervalos. Como se verá a lo largo de este trabajo, dicha configuración proporciona los fundamentos necesarios para justificar los modelos de ecuaciones diferenciales definidos sobre grafos.

El desarrollo de esta tesis aborda los trabajos de Ramirez [2012] y Sarhad et al. [2013] que recientemente han adaptado conceptos de grafos cuánticos para modelar el impacto que tienen las estructuras de redes de drenaje en la dinámica de poblaciones en ríos. El objetivo general es estudiar condiciones de persistencia y extinción de poblaciones modeladas por ecuaciones de evolución del tipo (1-1) y (1-2) pero donde el dominio espacial es un árbol binario con propiedades físicas espacialmente heterogéneas.

²Un complejo simplicial es un espacio topológico de cierto tipo, construido “pegando” puntos, segmentos de línea, triángulos y sus contrapartes n-dimensionales

Una red heterogénea es una red de drenaje Γ representada mediante un árbol métrico binario que posee un vértice raíz. La dirección de la red se toma en la dirección del vértice raíz. A cada arista e se le asigna una longitud L_e , una área de sección transversal A_e , una velocidad V_e y un coeficiente de difusión D_e , donde L_e , A_e , V_e y D_e son constantes positivas sobre cada arista e . Los grafos cuánticos que se consideran en este trabajo son pares (Γ, \mathcal{L}) donde Γ es una red heterogénea y \mathcal{L} es un operador de evolución parabólico como en (1-1) y (1-2). En este marco se considera la evolución de la densidad de población u de cierta especie mediante una ecuación de evolución de la forma

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}u(t) = \mathcal{L}[u(t)], & u \in \text{Dom}(\mathcal{L}) \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (1-3)$$

Se hallan condiciones bajo las cuales la población se extingue a través del análisis de estabilidad para la solución trivial $u = 0$ del problema (1-3). En particular se encuentran expresiones y cotas para una tasa de reproducción crítica en términos de parámetros tales como: razón de advección, características de dispersión y geometría de la red. Esta tasa crítica se define como el mínimo valor de la tasa de reproducción que garantiza la persistencia de la población .

Considerando redes heterogéneas, se busca extender el modelo de grafo cuántico a modelos particulares propuestos en Gutierrez et al. [2012] y Sarhad et al. [2013] que consideran redes homogéneas donde los coeficientes de advección y difusión son constantes sobre toda la red. En el caso de Gutierrez et al. [2012] se estudian modelos de tipo logístico y lineal. Para el caso de Sarhad et al. [2013] se relacionan las condiciones de persistencia dadas en Ramirez [2012] para el modelo (1-2) con las del modelo (1-1).

En el capítulo 2 se presenta la teoría general de grafos cuánticos, las definiciones básicas y algunos ejemplos. Además se introduce la teoría de estabilidad de Lyapunov y su conexión e interpretación con los conceptos ecológicos de persistencia y extinción en el marco de modelos de evolución del tipo (1-1) y (1-2).

En el capítulo 3 se deduce el modelo (1-1) sobre una red de drenaje Γ con condiciones de frontera hidrológicas. Se adapta este planteamiento al modelo propuesto en Gutierrez et al. [2012] y se consideran distintas ecuaciones con términos lineales y logísticos. Siguiendo el protocolo propuesto en Gutierrez et al. [2012], se calculan estimativos en $L^2(\Gamma)$ y se obtienen cotas para la tasa de reproducción crítica del modelo.

En el capítulo 4 se considera el modelo de dispersión por salto propuesto por Lutscher et al. [2006] y su extensión a redes de drenaje en Ramirez [2012]. Se relacionan las condiciones de persistencia del modelo (1-2) con las del modelo (1-1) por medio de la teoría general de semigrupos para ecuaciones de evolución. Se obtienen, a través de este análisis, cotas para

la tasa de reproducción crítica del modelo (1-1) en una red heterogénea, extendiendo así los resultados en Sarhad et al. [2013].

2 Teoría de Grafos Cuánticos y Estabilidad

En este capítulo se introducen las herramientas básicas de la teoría de grafos cuánticos, presentadas en Berkolaiko and Kuchment [2013], Kuchment [2004], Kuchment [2008]. Esta teoría surge aproximadamente en 1930 por la necesidad de simplificar modelos en matemáticas, física, química e ingeniería cuando se consideran sistemas cuasi-uno-dimensionales que lucen como una vecindad delgada de un grafo. Estas herramientas son necesarias para abordar modelos de evolución en grafos. Se dan las definiciones iniciales y la notación principal, luego se dota a los grafos de una “estructura diferencial” que permite definir modelos de ecuaciones diferenciales para distintos problemas en ecología (e.g., Campbell Grant et al. [2007], Freidlin and Wentzell [1993], Oppenheimer [2000]). En este trabajo son de interés principal los modelos que abordan dinámicas poblacionales en redes de ríos. Por último se presentan los aspectos básicos de la teoría de estabilidad de Lyapunov y su conexión e interpretación con el concepto de estabilidad en ecología matemática.

2.1. Digrafos y redes de drenaje

En esta sección se introducen los principales objetos de la teoría de grafos cuánticos: grafos métricos y operadores diferenciales definidos sobre estos. Las definiciones básicas de la teoría general de digrafos que se presentan a continuación pueden consultarse con más detalle en Berkolaiko and Kuchment [2013] y Chartrand et al. [2010].

Definición 2.1.1. *Un grafo dirigido o digrafo Γ consiste de un conjunto finito de elementos llamados **vértices** (o nodos) y un conjunto de pares ordenados de vértices distintos llamados **aristas dirigidas** (o simplemente aristas).*

Los vértices de un digrafo Γ se denotan por \mathbf{v} y el conjunto de todos sus vértices se denota por $\mathcal{V}(\Gamma)$. Las aristas de Γ se denotan por \mathbf{e} y el conjunto de todas sus aristas se denota por $\mathcal{E}(\Gamma)$. Las aristas dirigidas se llaman **canales** y en este trabajo el uso de ambos términos no

debe dar lugar a confusión. Si $e = (\mathbf{u}, \mathbf{v}) \in \mathcal{E}(\Gamma)$, decimos que \mathbf{u} es el vértice inicial de e y \mathbf{v} es el vértice final de e . Para abreviar se escribe $e = \mathbf{uv}$. Dos vértices \mathbf{u}, \mathbf{v} son **adyacentes** si $\mathbf{uv} \in \mathcal{E}(\Gamma)$.

Definición 2.1.2. *Sea Γ un grafo dirigido.*

- a) El **grado de entrada** id_v de un vértice $\mathbf{v} \in \mathcal{V}(\Gamma)$ es el número de aristas de Γ de la forma \mathbf{uv} .
- b) El **grado de salida** od_v de un vértice $\mathbf{v} \in \mathcal{V}(\Gamma)$ es el número de aristas de Γ de la forma \mathbf{vw} .

La estructura de los digrafos permite definir, por ejemplo, cantidades vectoriales sobre estos (e.g. velocidad advectiva de una sustancia u organismo). Por tanto en este trabajo se consideran únicamente digrafos Γ cuyas aristas se tratan como segmentos uno dimensionales.

Definición 2.1.3. *Sea Γ un grafo dirigido.*

- a) Un **camino** en Γ es una sucesión ordenada de aristas en $\mathcal{E}(\Gamma)$, tal que el final de la $(n - 1)$ -ésima arista en la sucesión (excepto la última) coincide con el origen de la n -ésima.
- b) Un **semi-camino** de \mathbf{v}_0 a \mathbf{v}_l en Γ es una sucesión de vértices $\mathbf{v}_0\mathbf{v}_1 \cdots \mathbf{v}_l$ tales que $\mathbf{v}_{t-1}\mathbf{v}_t$ o $\mathbf{v}_t\mathbf{v}_{t-1}$ pertenece a $\mathcal{E}(\Gamma)$ para todo $t = 1, \dots, l$.
- c) Un **camino cerrado** en Γ es un camino tal que su última arista termina al comienzo de la primera.
- d) Un camino cerrado es un **ciclo simple** (o simplemente un ciclo) si este no pasa a través de una misma arista o vértice más de una vez.

El modelamiento de dinámicas poblacionales en sistemas de ríos hace uso de un tipo especial de digrafos que se presentan a continuación Diestel [2005].

Definición 2.1.4. *Sea Γ un grafo dirigido.*

- a) Un digrafo se dice **conexo** si para cualquier par de vértices, existe un semi-camino que los conecta.
- b) Un **árbol dirigido** es un digrafo conexo sin ciclos simples.
- c) Un **árbol binario dirigido** es un árbol dirigido con un vértice distinguido denominado vértice raíz, tal que cada vértice (excepto el raíz) tiene exactamente un vértice adyacente en la dirección del vértice raíz.

En este trabajo son de especial interés los árboles binarios dirigidos, que dotados de cierta estructura adicional, se usan para definir el concepto de red de drenaje en la siguiente sección. Dicho concepto es abordado en los distintos modelos que se estudian a lo largo de este trabajo.

Las siguientes definiciones se presentan para introducir condiciones de frontera adecuadas en los modelos considerados en los capítulos 3 y 4.

Definición 2.1.5. *Sea Γ un árbol binario dirigido hacia el vértice raíz ϕ .*

- a) La **frontera** de Γ , denotada por $\partial\Gamma$, consiste de todos los vértices $v \in \mathcal{V}(\Gamma)$ tales que $id_v = 0$.
- b) Los **vértices interiores** de Γ son los vértices de Γ , distintos del vértice raíz, que no pertenecen a la frontera de Γ . Se denotan por $I(\Gamma) = \mathcal{V}(\Gamma) \setminus (\{\phi\} \cup \partial\Gamma)$.

2.1.1. Redes de drenaje y funciones

En esta sección se añade a los digrafos una estructura que los dota con una topología y una métrica, considerando las aristas de Γ como conexiones físicas entre los vértices.

Definición 2.1.6. *Un **grafo métrico** es un grafo dirigido Γ tal que a cada arista $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ se le asigna una longitud positiva $L_e \in (0, \infty)$.*

En un grafo métrico Γ cada arista $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ se identifica con un intervalo cerrado $[0, L_e]$ de longitud L_e . Así, un punto $x \in e$ se identifica por $x = (e, x)$ donde la arista e está asociada al intervalo $[0, L_e]$ y $0 \leq x \leq L_e$.

La introducción de la estructura de grafo métrico permite interpretar un grafo Γ como un espacio topológico que es la unión de todas las aristas, donde los extremos finales de las aristas que corresponden a un mismo vértice están completamente identificados. Esta consideración no asume que el grafo esté embebido de alguna manera en un espacio Euclideo o inclusive en un manifold Riemanniano. En los modelos de redes de drenaje, abordados en los siguientes capítulos de este trabajo, tal embebimiento existe y entonces la coordenada a lo largo de una arista es usualmente la inducida por la longitud de arco.

Como su nombre lo sugiere, cualquier grafo métrico Γ puede ser dotado con una métrica natural. Si una sucesión de aristas $\{e_j\}_{j=1}^M$ forman un camino, su longitud está definida como $\sum L_{e_j}$. Para dos vértices v y v' , la distancia entre v y v' está definida como la longitud del camino más corto que los conecta, siempre que exista un camino de v a v' . Dado que a lo

largo de cada arista la distancia está determinada por la coordenada x , para dos puntos x y y del grafo que no son necesariamente vértices, se define la distancia entre x y y , como la distancia más corta que separa a x y y medida a través de las aristas del grafo.

Definición 2.1.7.

1. Un grafo es **finito** si tiene un número de vértices finito.
2. Un grafo es **compacto** si es finito y todas sus aristas tienen longitud finita.

Un grafo compacto es también compacto como espacio topológico. Nótese que no todo grafo finito es compacto; en efecto, puede ocurrir que aunque tenga un número finito de aristas, algunas de ellas pueden ser de longitud infinita lo cual no permite que se dé la compacidad.

La siguiente definición contiene el tipo de grafo utilizado para modelar conceptualmente redes de ríos.

Definición 2.1.8. Sea Γ un grafo compacto embebido en \mathbb{R}^2 . Se dice que Γ es una **red de drenaje** si Γ es un árbol métrico binario que posee un vértice distinguido ϕ denominado **vértice raíz**.

En este trabajo se modelan redes de ríos por medio de redes de drenaje Γ dirigidas hacia el vértice raíz ϕ .

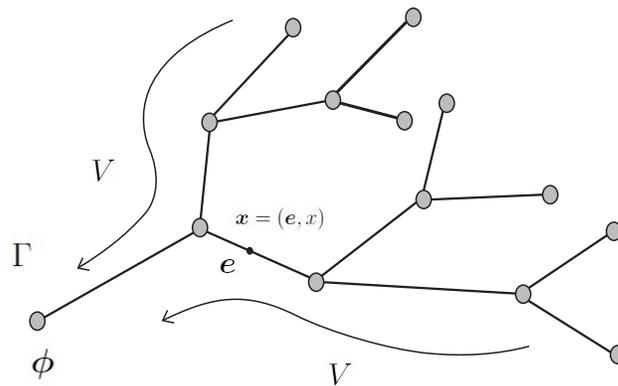


Figura 2-1: Representación esquemática de una red de drenaje Γ .

Las redes de drenaje Γ que se consideran tienen un número finito, tanto de aristas como de vértices. En particular, se pueden clasificar sus vértices en tres conjuntos distintos. El primer conjunto está conformado por un único elemento, el vértice raíz ϕ que tiene $id_\phi = 1$ y $od_\phi = 0$. El segundo conjunto está conformado por los vértices interiores de Γ que tienen

$id_{\mathbf{w}} = 2$ y $od_{\mathbf{w}} = 1$. Estos vértices \mathbf{w} se conocen como vértices de intersección y en todo su conjunto se denotan por $I(\Gamma)$. Finalmente, el tercer conjunto está conformado por los vértices de frontera que tienen $id_{\mathbf{v}} = 0$, $od_{\mathbf{v}} = 1$. Dicho conjunto se denota por $\partial\Gamma$. Por tanto $\mathcal{V}(\Gamma) = \{\phi\} \cup I(\Gamma) \cup \partial\Gamma$. La notación $\mathbf{e} \in \partial\Gamma$ indica que la arista \mathbf{e} tiene uno de sus vértices en $\partial\Gamma$.

Localmente toda red de drenaje luce como un grafo tipo estrella de tres aristas $\mathbf{e}_0, \mathbf{e}_1$ y \mathbf{e}_2 que se denota por Υ . Acá \mathbf{e}_1 y \mathbf{e}_2 se intersectan en el vértice \mathbf{w} para formar \mathbf{e}_0 . Los vértices de frontera aguas arriba se denotan por $\mathbf{v}_{e_1}, \mathbf{v}_{e_2}$. Así, en un vértice de intersección siempre se tienen tres aristas adyacentes: dos que entran y una que sale en la dirección de la red. Además, cada arista está dotada con un área de sección transversal denotada por A_{e_i} , $i = 0, 1, 2$ y una dirección que apunta aguas abajo hacia el vértice raíz ϕ . Por tanto, en cada arista de la red, la coordenada espacial x crece en esa dirección.

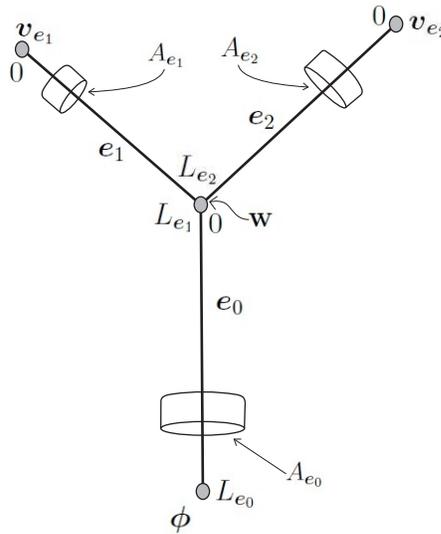


Figura 2-2: Intersección interior Υ en una red de drenaje Γ .

A continuación se describe de manera precisa cómo definir funciones sobre redes de drenaje (y en general sobre grafos métricos), permitiendo así considerar espacios clásicos de funciones y posteriormente definir operadores diferenciales e integrales sobre estas.

Los puntos de una red de drenaje Γ no son únicamente sus vértices, sino también todos los puntos intermedios \mathbf{x} sobre las aristas. Así, cuando se habla de funciones $f : \Gamma \rightarrow \mathbb{R}$ definidas sobre Γ , se consideran definidas a lo largo de las aristas y entonces, $f_e : [0, L_e] \rightarrow \mathbb{R}$ denota la restricción de la función f a la arista \mathbf{e} . De esta forma los valores de f se denotan por $f(\mathbf{x}) = f(\mathbf{e}, x) = f_e(x)$. Además, si $\{f_e : [0, L_e] \rightarrow \mathbb{R}\}_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)}$ es una colección de funciones

con la propiedad $f_{e_0}(0) = f_{e_1}(L_{e_1}) = f_{e_2}(L_{e_2})$ para cada $\mathbf{w} \in I(\Gamma)$, entonces la función f definida sobre Γ se puede escribir como $f = \sum_{e \in \Gamma} f_e \chi_e$, donde $\chi_e(\mathbf{x}) = \chi_{[0, L_e]}(x)$ es la función característica del intervalo $[0, L_e]$ y $f(\phi) = 0$ ¹.

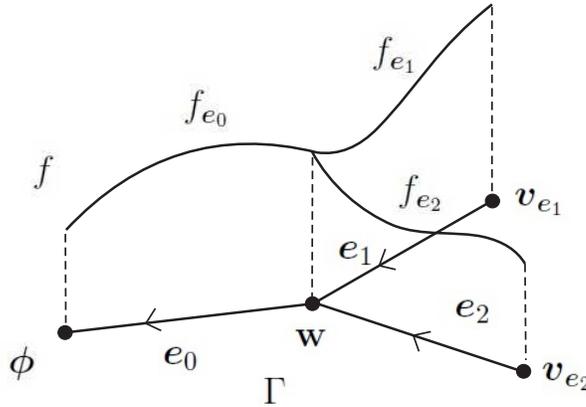


Figura 2-3: Función definida sobre una red de drenaje Γ .

Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores, se puede hablar entonces de funciones continuas definidas sobre una red de drenaje Γ . Sea $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ y $\mathcal{C}(e)$ que denota el espacio de todas las funciones continuas sobre el intervalo $[0, L_e]$. Entonces se define el **espacio estándar de funciones continuas** sobre Γ , denotado por $\mathcal{C}(\Gamma)$, como

$$\mathcal{C}(\Gamma) := \{f : \Gamma \rightarrow \mathbb{R} / f_e \in \mathcal{C}(e) \forall e \in \mathcal{E}(\Gamma)\} \quad (2-1)$$

Para una función f definida sobre una red de drenaje Γ , la **condición de continuidad** sobre f se expresa por: $f \in \mathcal{C}(\Gamma)$. Si $\mathbf{w} \in I(\Gamma)$, entonces \mathbf{w} tiene tres vértices adyacentes que determinan tres aristas: e_0, e_1, e_2 . Luego la condición de continuidad impuesta sobre f puede escribirse como:

$$f_{e_0}(0) = f_{e_1}(L_{e_1}) = f_{e_2}(L_{e_2}). \quad (2-2)$$

La presencia de la coordenada x a lo largo de las aristas, permite definir de manera natural la medida de Lebesgue dx sobre el grafo. Teniendo esta medida se pueden definir otros espacios de funciones sobre Γ .

Definición 2.1.9. Sea Γ un grafo métrico y $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$. Se define

$$L^2(e) := \{f_e : f_e \text{ medible, } \int_e |f_e|^2 < \infty\}.$$

¹En las aplicaciones de este trabajo se considera esta condición

El **espacio** $L^2(\Gamma)$ consiste de las funciones que son medibles y de cuadrado integrable sobre cada arista \mathbf{e} de Γ , y está equipado con el siguiente producto interno:

$$\langle f, g \rangle_{L^2(\Gamma)} = \int_{\Gamma} f(x)g(x) dx = \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_0^{L_{\mathbf{e}}} f_{\mathbf{e}}(x)g_{\mathbf{e}}(x) dx. \quad (2-3)$$

Por tanto las funciones en dicho espacio satisfacen la siguiente condición respecto a la norma inducida por su producto interno:

$$\|f\|_{L^2(\Gamma)}^2 := \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \|f_{\mathbf{e}}\|_{L^2(\mathbf{e})}^2 < \infty. \quad (2-4)$$

Así, $L^2(\Gamma)$ es la suma directa de los espacios $L^2(\mathbf{e})$.

2.2. Operadores y grafos cuánticos

Sea Γ un grafo métrico. Este tipo de grafo se convierte en un grafo cuántico después de ser equipado con una estructura adicional: la asignación de un operador cuyo dominio está compuesto de funciones definidas sobre Γ . En este trabajo se consideran operadores diferenciales e integrales. Por tanto se comienza precisando la noción de derivada de una función f definida sobre Γ .

La derivada de una función $f : \Gamma \rightarrow \mathbb{R}$ en el interior de una arista $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$ se define en el sentido usual sobre el intervalo abierto $(0, L_{\mathbf{e}})$. En los vértices conectados por \mathbf{e} , las derivadas se entienden como derivadas laterales en el sentido usual. En un vértice de intersección la derivada no está bien definida ya que esta puede tomar valores distintos. En el caso de una red de drenaje, tres aristas $\mathbf{e}_0, \mathbf{e}_1$ y \mathbf{e}_2 se intersectan en un vértice \mathbf{w} . Las aristas incidentes a \mathbf{w} son \mathbf{e}_1 y \mathbf{e}_2 , y \mathbf{e}_0 es la arista saliente. Entonces los posibles valores de la derivada en dicho vértice son:

$$\begin{aligned} f'_{\mathbf{e}_0}(0) &:= \lim_{h \rightarrow 0^+} \frac{f_{\mathbf{e}_0}(h) - f_{\mathbf{e}_0}(0)}{h}, \\ f'_{\mathbf{e}_1}(L_{\mathbf{e}_1}) &:= \lim_{h \rightarrow 0^-} \frac{f_{\mathbf{e}_1}(L_{\mathbf{e}_1} + h) - f_{\mathbf{e}_1}(L_{\mathbf{e}_1})}{h}, \\ f'_{\mathbf{e}_2}(L_{\mathbf{e}_2}) &:= \lim_{h \rightarrow 0^-} \frac{f_{\mathbf{e}_2}(L_{\mathbf{e}_2} + h) - f_{\mathbf{e}_2}(L_{\mathbf{e}_2})}{h}. \end{aligned}$$

Por tanto $f'(\mathbf{w})$ puede tomar los valores $f'_{\mathbf{e}_0}(0), f'_{\mathbf{e}_1}(L_{\mathbf{e}_1}), f'_{\mathbf{e}_2}(L_{\mathbf{e}_2})$. En general, se observa que si una arista es incidente al vértice se considera la derivada por izquierda y si la arista sale del vértice se considera la derivada por derecha. Finalmente, en los vértices de frontera

se tienen derivadas unilaterales. La notación $\frac{d}{dx}$ para las derivadas espaciales también es considerada en este trabajo.

Definición 2.2.1. Sea Γ un grafo métrico y $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$.

1. $H^k(\mathbf{e})$ denota el espacio de Sobolev de funciones definidas sobre la arista \mathbf{e} , que tienen todas sus derivadas hasta el orden k pertenecientes a $L^2(\mathbf{e})$.
2. El **espacio de Sobolev** $H^1(\Gamma)$ consiste de todas las funciones continuas sobre Γ que pertenecen a $H^1(\mathbf{e})$ para cada arista \mathbf{e} , y está dotado con el siguiente producto interno:

$$\langle f, g \rangle_{H^1(\Gamma)} = \int_{\Gamma} (f(x)g(x) + f'(x)g'(x)) dx = \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_0^{L_{\mathbf{e}}} (f_{\mathbf{e}}(x)g_{\mathbf{e}}(x) + f'_{\mathbf{e}}(x)g'_{\mathbf{e}}(x)) dx,$$

donde f', g' son las derivadas débiles de f y g .

Por tanto las funciones en dicho espacio satisfacen la siguiente condición respecto a la norma inducida por su producto interno:

$$\|f\|_{H^1(\Gamma)}^2 := \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}} \|f_{\mathbf{e}}\|_{H^1(\mathbf{e})}^2 < \infty.$$

3. Se define el espacio de Sobolev $H^2(\Gamma)$ por

$$H^2(\Gamma) := \{u \in H^1(\Gamma) : u' \in H^1(\Gamma)\}. \quad (2-5)$$

La condición de continuidad impuesta sobre las funciones del espacio de Sobolev $H^1(\Gamma)$ quiere decir que cualquier función f de este espacio asume el mismo valor en un vértice \mathbf{v} sobre todas las aristas adyacentes a \mathbf{v} , y así, $f(\mathbf{v})$ está únicamente definida.

Los operadores considerados en este trabajo actúan sobre cada arista \mathbf{e} de Γ y están dados por:

El operador **segunda derivada negativa**:

$$\mathcal{D}_2[f] = -\frac{d^2 f}{dx^2}, \quad f \in \text{Dom} \mathcal{D}_2. \quad (2-6)$$

Para este operador la dirección de la arista sobre la cual actúan es irrelevante. Este no es el caso si se consideran derivadas de primer orden en los términos del operador, e.g. campos de velocidades u operadores como d/dx . En tales casos necesitamos asumir que el grafo es

dirigido y considerar canales \mathbf{e} y sus correspondientes coordenadas x .

El operador de **advección-difusión**, con coeficiente de difusión $D > 0$ y advección $V \geq 0$, se define sobre un grafo métrico por:

$$\mathcal{A}^*[f] = D \frac{d^2 f}{dx^2} - V \frac{df}{dx}, \quad f \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*), \quad (2-7)$$

donde los coeficientes V y D son constantes sobre cada arista \mathbf{e} del grafo, esto es, $D(x) = D_{\mathbf{e}} > 0$ y $V(x) = V_{\mathbf{e}} \geq 0$ para $x \in [0, L_{\mathbf{e}}]$.

El operador **integral**:

$$\mathbf{K}^*[f](x) = \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x) f(y) dy, \quad f \in L^2(\Gamma), \quad x \in \Gamma, \quad (2-8)$$

donde Γ es un grafo métrico y \mathcal{K} es una función de $\Gamma \times \Gamma$ a los reales positivos tal que la integral sobre Γ de $\mathcal{K}(y, x)$ respecto a x es menor que uno. A tal función se le conoce como kernel de dispersión.

Definición 2.2.2. *Un grafo cuántico es un grafo métrico equipado con un operador diferencial.*

El caso clásico de operadores diferenciales definidos sobre un sólo segmento (i.e., un grafo con una única arista) deja claro que la definición de grafo cuántico no queda completa sino hasta que se define el dominio del operador. Además, su descripción debe involucrar condiciones de suavidad sobre f a lo largo de las aristas y algunas condiciones de intersección y de frontera en los vértices (que son el análogo de las condiciones de frontera para un intervalo simple).

De la definición, un grafo cuántico es una tupla (Γ, \mathcal{A}) donde Γ es un grafo métrico, \mathcal{A} es un operador diferencial definido sobre Γ y el dominio del operador \mathcal{A} denotado por $\text{Dom}(\mathcal{A})$ contiene condiciones de vértice de acuerdo al modelo en consideración.

Observación 2.2.1.

El operador \mathcal{D}_2 que actúa como la derivada de segundo orden a lo largo de las aristas, ilustra de una manera clara y concreta cómo influyen las condiciones de vértice en la definición y propiedades de los grafos cuánticos. Para dicho operador es natural requerir que f pertenezca al espacio de Sobolev $H^2(\mathbf{e})$ sobre cada arista \mathbf{e} . Entonces se considera el operador, definido sobre la suma directa $\bigoplus_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}} C_0^\infty(\mathbf{e})$ de los espacios de funciones suaves sobre las aristas, que se desvanecen con todas sus derivadas en los vértices. Se sabe que la clausura de \mathcal{D}_2 en $L^2(\Gamma)$ tiene dominio $\bigoplus_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}} H_0^2(\mathbf{e})$, donde $H_0^2(\mathbf{e})$ es el espacio de Sobolev de orden dos sobre

la arista e , cuyos elementos son funciones que se anulan con sus primeras derivadas en los extremos de la arista. El operador así definido es simétrico respecto al producto interno en $L^2(\Gamma)$ [Berkolaiko and Kuchment, 2013].

2.2.1. Condiciones de vértice

En esta sección se presentan los distintos tipos de condiciones de vértice que se especifican en el dominio de los operadores (2-6), (2-7), (2-8). Dichas condiciones son determinantes en las propiedades del operador y tienen por objeto describir las interacciones entre los distintos canales de una red de drenaje asociada a un grafo cuántico.

Las condiciones en los vértices de una red de drenaje Γ que se consideran en este trabajo son de la forma:

$$\sum_{e \in \mathcal{E}_v} \left(\alpha_e f_e + \beta_e \frac{df_e}{dx} \right) (v) = 0, \quad (2-9)$$

para $v \in \mathcal{V}(\Gamma)$ y para ciertas constantes α_e, β_e .

Las interpretaciones físicas de los casos particulares para valores de α_e, β_e que se consideran en las aplicaciones en ecología matemática se describen en los siguientes capítulos con el fin de construir modelos ecológicos para poblaciones de organismos que habitan redes de ríos.

En la siguiente sección se estudia el espectro del operador (2-6) sujeto a condiciones de vértice del tipo (2-9). Con este ejemplo se pretende mostrar la manera en la cual dichas condiciones de vértice influyen sobre las propiedades espectrales del operador. Los operadores (2-7) y (2-8) se estudian en los siguiente capítulos en el marco de modelos ecológicos de dispersión.

2.2.2. Espectro de un grafo cuántico

En esta sección se presentan algunas nociones básicas de la teoría espectral de operadores que se usan en este trabajo y son aplicadas a grafos cuánticos definidos sobre redes de drenaje Γ . Una discusión más detallada se puede encontrar en Brezis [2011], Davies and Davies [1996].

Para los propósitos de esta tesis es suficiente considerar operadores lineales actuando en un espacio de Banach X de funciones definidas sobre Γ .

Definición 2.2.3. Sea X un espacio de Banach y \mathcal{L} un operador lineal en X .

- a) El **conjunto resolvente** de \mathcal{L} , denotado por $\rho(\mathcal{L}) \subset \mathbb{C}$, consiste de todos los $\lambda \in \mathbb{C}$ tales que el operador $\mathcal{L} - \lambda I$ es biyectivo de X en X . Esto es,

$$\rho(\mathcal{L}) = \{\lambda \in \mathbb{C} : \mathcal{L} - \lambda I \text{ biyectivo de } X \text{ en } X\}.$$

El **resolvente** de \mathcal{L} es el operador $R(\lambda, \mathcal{L}) := (\mathcal{L} - \lambda I)^{-1}$.

- b) El **espectro** de \mathcal{L} , denotado por $\sigma(\mathcal{L})$, es el complemento del conjunto resolvente, i.e., $\sigma(\mathcal{L}) = \mathbb{C} \setminus \rho(\mathcal{L})$.
- c) Un número $\lambda \in \mathbb{C}$ es un **valor propio** de \mathcal{L} , si el núcleo del operador $\mathcal{L} - \lambda I$ no es trivial, i.e., $N(\mathcal{L} - \lambda I) \neq \{0\}$. Los elementos de dicho núcleo se llaman **funciones propias** de \mathcal{L} asociadas a λ .

Las definiciones anteriores se aplican de manera natural a operadores diferenciales definidos sobre redes de drenaje. Además, observe que si λ es un valor propio de \mathcal{L} , la ecuación de valores propios para el operador \mathcal{L} está dada por $\mathcal{L}[u] = \lambda u$ donde todas las funciones $u \neq 0$ que satisfagan dicha ecuación son funciones propias del operador \mathcal{L} .

Ejemplo 2.2.1. Espectro de una Estrella de Neumann Compacta.

En la sección 2.2 se vio que el operador segunda derivada (2-6), actuando sobre funciones f definidas sobre un grafo Γ y pertenecientes a $H^2(e)$ para cada arista e de Γ , es simétrico (ver observación 2.2.1). En esta sección consideramos dicho operador sujeto a condiciones de vértice adecuadas de manera que el operador que se obtiene resulta ser autoadjunto respecto al producto interno en L^2 .

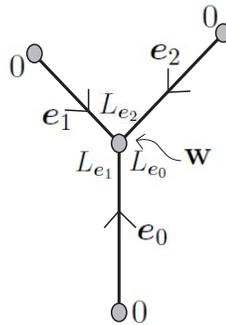


Figura 2-4: Grafo estrella.

Sea Γ_* el grafo métrico que consiste de tres aristas e_0, e_1, e_2 conectadas por un mismo vértice w , de tal manera que cada e_i está dirigida hacia w . Dicho grafo se conoce con el

nombre de grafo estrella (ver figura **2-4**). Sea \mathcal{D}_2 el operador definido por (2-6) cuyo dominio consiste de las funciones $f \in \mathcal{C}(\Gamma_*)$ tales que satisfacen (2-9) para $\alpha_{e_0} = \alpha_{e_1} = \alpha_{e_2} = 0$ y $\beta_{e_0} = \beta_{e_1} = \beta_{e_2} = 1$. Esto es,

$$\text{Dom}(\mathcal{D}_2) = \left\{ f \in \mathcal{C}(\Gamma_*) : \sum_{i=0}^2 \frac{df_{e_i}}{dx}(L_{e_i}) = 0; \frac{df_{e_i}}{dx}(0) = 0, i = 0, 1, 2 \right\}.$$

Estas condiciones se conocen como condiciones de Neumann en los vértices de Γ_* y por tanto, el grafo cuántico $(\Gamma_*, \mathcal{D}_2)$ se denomina estrella de Neumann compacta. Con estas condiciones se pretende caracterizar el espectro del operador (2-6).

En primer lugar se muestra que el operador bajo estas condiciones es auto-adjunto y no negativo y su espectro es discreto. Para esto, sean $f, g \in \text{Dom}(\mathcal{D}_2)$ y considere el producto interno en $L^2(\Gamma_*)$ definido por (2-3). Aplicando integración por partes se obtiene

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{D}_2 f, g \rangle_{L^2(\Gamma_*)} &= \int_{\Gamma_*} (\mathcal{D}_2 f) g = \int_{\Gamma_*} \left(-\frac{d^2 f}{dx^2} \right) g = - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma_*)} \int_0^{L_e} \left(\frac{d^2 f_e}{dx^2}(x) \right) g_e(x) dx \\ &= - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma_*)} \left(\frac{df_e}{dx}(x) g_e(x) \Big|_0^{L_e} - \int_0^{L_e} \frac{df_e}{dx}(x) \frac{dg_e}{dx}(x) dx \right). \end{aligned}$$

Observar que

$$\sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma_*)} \left(\frac{df_e}{dx}(x) g_e(x) \Big|_0^{L_e} \right) = 0$$

Luego

$$\langle \mathcal{D}_2 f, g \rangle_{L^2(\Gamma_*)} = \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma_*)} \int_0^{L_e} \frac{df_e}{dx}(x) \frac{dg_e}{dx}(x) dx = \int_{\Gamma_*} \left(\frac{df}{dx} \right) \left(\frac{dg}{dx} \right) = \langle f, \mathcal{D}_2 g \rangle_{L^2(\Gamma_*)}.$$

Similarmente,

$$\langle f, \mathcal{D}_2 g \rangle_{L^2(\Gamma_*)} = \int_{\Gamma_*} \left(\frac{df}{dx} \right) \left(\frac{dg}{dx} \right).$$

Dado que $\langle \mathcal{D}_2 f, g \rangle_{L^2(\Gamma_*)} = \langle f, \mathcal{D}_2 g \rangle_{L^2(\Gamma_*)} \forall f, g \in \text{Dom}(\mathcal{D}_2)$, el operador $(\mathcal{D}_2, \text{Dom}(\mathcal{D}_2))$ es autoadjunto con resolvente compacto sobre $L^2(\Gamma_*)$. Entonces su espectro consiste de una sucesión de valores propios $\{\lambda_n\}$ de multiplicidad finita, con $\lambda_n \rightarrow \infty$. Además, existe una base ortonormal $\{\psi_n\}$ compuesta por las correspondientes funciones propias de los λ_n 's tal que [Kuchment, 2004]

$$\lambda_n = \langle \mathcal{D}_2 \psi_n, \psi_n \rangle_{L^2(\Gamma_*)} > 0 \forall n.$$

Por tanto, la ecuación de valores propios se puede escribir como

$$\begin{cases} f \in \text{Dom}(\mathcal{D}_2), \\ -\frac{d^2 f}{dx^2} = k^2 f(x), \quad x \in \Gamma_*, \quad k \neq 0. \end{cases} \quad (2-10)$$

Considere la función f sobre cada arista e . Entonces, cada f_e satisface la ecuación (2-10) y sobre e , la función propia f_e tiene la forma $f_e(x) = \alpha_e \cos(kx)$ para algunas constantes α_e . La derivada (por izquierda) de f_e en el vértice central \mathbf{w} es igual a $f'_e(L_e) = -\alpha_e k \sin(kL_e)$. En conjunto, las condiciones contenidas en $\text{Dom}(\mathcal{D}_2)$ se convierten en

$$\begin{cases} \alpha_{e_0} \cos(kL_{e_0}) = \alpha_{e_1} \cos(kL_{e_1}) = \alpha_{e_2} \cos(kL_{e_2}) = C, \\ \sum_{i=0}^2 \alpha_{e_i} k \sin(kL_{e_i}) = 0. \end{cases}$$

Dividiendo la segunda ecuación por C , para $C \neq 0$, se obtiene que k^2 es un valor propio si

$$\sum_{i=0}^2 \tan(kL_{e_i}) = 0, \quad (2-11)$$

con lo cual se obtiene una caracterización del espectro de la estrella de Neumann compacta $(\Gamma_*, \mathcal{D}_2)$, que claramente depende de las condiciones de vértice sobre Γ_* contenidas en $\text{Dom}(\mathcal{D}_2)$. El caso $C = 0$ se puede consultar en [Berkolaiko and Kuchment, 2013, pág.15]

2.3. Problemas de evolución en grafos cuánticos y estabilidad en ecología matemática

En las secciones anteriores se presentó la teoría básica de operadores diferenciales definidos sobre grafos, principal objeto de estudio de este trabajo. El objetivo general es estudiar condiciones de persistencia y extinción de poblaciones cuyo comportamiento está gobernado por modelos de evolución definidos sobre grafos métricos, en particular, redes de drenaje. Dichas condiciones están relacionadas directamente con el concepto de estabilidad cuyas ideas básicas se presentan en esta sección.

En primer lugar se introducen los conceptos básicos de la teoría de estabilidad de Lyapunov y su conexión e interpretación con los conceptos biológicos de persistencia y extinción en el marco de modelos poblacionales.

Dentro del contexto biológico se entiende por *persistencia* de una población a la propiedad que tienen sus organismos de existir lo suficiente en un estado estable (en cierto sentido que

se precisa más adelante). El caso contrario, donde la población deja de existir a partir de un cierto instante, se entiende como **extinción** de la población [Jorgensen and Svirezhev, 2004].

El concepto de **estabilidad** (en ecología) se refiere a la cualidad que tienen las poblaciones de alcanzar un estado donde no se experimentan fuertes cambios cuando influyen determinadas condiciones de contorno. En este sentido se puede hablar de la estabilidad de un sistema biológico en dos situaciones distintas: aquella donde la población es capaz de persistir lo suficiente bajo las condiciones dadas por el ambiente, y aquella donde la población decae a un estado de extinción permanente del cual no se puede recuperar. Así, el concepto de estabilidad biológica más cercano a las definiciones matemáticas de estabilidad es aquel donde el número de especies-miembros de las poblaciones permanece constante sobre un tiempo lo suficientemente largo [Jorgensen and Svirezhev, 2004].

Los modelos matemáticos que se usan en este trabajo para representar fenómenos poblacionales son ecuaciones de evolución de la forma

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}u(t) = \mathcal{L}[u(t)], & u \in \text{Dom}(\mathcal{L}) \\ u(0) = u_0, \end{cases} \quad (2-12)$$

donde \mathcal{L} es un operador de la forma (2-6),(2-7) o (2-8) en un espacio de Banach de funciones definidas sobre una red de drenaje Γ y el dato inicial u_0 pertenece a dicho espacio. Así, (2-12) define un problema de evolución sobre el grafo cuántico (Γ, \mathcal{L}) . Las condiciones de vértices que se estudian son de la forma (2-9) y están contenidas en $\text{Dom}(\mathcal{L})$.

La formulación (2-12) se conoce como problema de Cauchy abstracto para \mathcal{L} con dato inicial u_0 . Acá, la función real $(x, t) \mapsto u(x, t)$ se identifica con la función $t \mapsto u(t) := u(\cdot, t)$ con valores en un espacio de Banach.

A continuación se presentan las definiciones básicas de la teoría de estabilidad relacionadas al problema de evolución (2-12) definido sobre el espacio de Hilbert $L^2(\Gamma)$ [Liu, 2009].

Definición 2.3.1. *Se dice que ψ es un punto de equilibrio de (2-12), ó simplemente un equilibrio, si $\mathcal{L}[\psi] = 0$.*

Suponga que $\psi = 0$ es un punto de equilibrio de (2-12). Entonces se tiene la siguiente definición de estabilidad en el sentido de Lyapunov.

Definición 2.3.2. *El punto de equilibrio $\psi = 0$ de (2-12) es **exponencialmente estable** si existen constantes $\gamma, C > 0$ tales que la solución de (2-12) satisface*

$$\|u(t)\|_{L^2(\Gamma)} \leq Ce^{-\gamma t} \|u_0\|_{L^2(\Gamma)}. \quad (2-13)$$

Si el equilibrio es exponencialmente estable, usualmente se dice lo mismo para el sistema.

En este contexto la estabilidad se conoce como estabilidad en $L^2(\Gamma)$ y por lo general la estabilidad con normas que exigen mayor regularidad son más difíciles de establecer.

Con base en las definiciones anteriores se dice que una población modelada por (2-12) se enfrenta a *extinción inminente* si la solución $u \equiv 0$ es un estado estable del sistema. En el caso contrario, donde no se da la estabilidad de la solución trivial, se dice que la población *persiste* [Ramirez, 2012].

La estabilidad exponencial de la solución trivial $u = 0$ a (2-12) está relacionada directamente con los valores propios del operador \mathcal{L} . A saber, si ρ denota el máximo valor propio del operador \mathcal{L} , entonces una condición suficiente y necesaria para la estabilidad exponencial de la solución trivial $u = 0$ a (2-12) está dada por [ver Liu, 2009, pág. 126 para el caso diferencial], [ver Appell et al., 2000, pág. 87, para el caso integro-diferencial]

$$\rho < 0. \tag{2-14}$$

En este sentido, uno de los principales objetivos de este trabajo es caracterizar la persistencia y la extinción de ciertas poblaciones en términos de los valores críticos de parámetros físicos tales como: tasas de reproducción y muerte, coeficientes de advección y difusión y la geometría de la red de drenaje. Con estos valores críticos se busca que la condición de estabilidad (2-13) se cumpla.

Por medio de estimaciones de la solución a problemas de tipo (2-12) se obtienen ciertas condiciones para la estabilidad de la solución trivial en términos de los parámetros del modelo. Estas condiciones mejoran notablemente a través del análisis espectral de los operadores involucrados. En los siguientes capítulos se consideran ambos métodos que son esenciales para los resultados.

3 Modelo de Advección-Dispersión en Redes de Drenaje

En este capítulo se deriva el modelo de advección-dispersión en redes de drenaje con condiciones de frontera hidrológicas como en Lutscher et al. [2006], Ramirez [2012] y Sarhad et al. [2013]. Se presentan algunas herramientas del análisis funcional en el contexto de grafos cuánticos y se calculan estimativos en $L^2(\Gamma)$ para la solución a distintos problemas en ecología matemática como los propuestos en Gutierrez et al. [2012]. El objetivo es caracterizar la persistencia y la extinción de las poblaciones en términos de tasas de reproducción, razones de advección, características de difusión y geometría de la red.

3.1. Derivación del modelo

En esta sección se deriva la ecuación de advección-dispersión sobre una red de drenaje Γ usando leyes de conservación, siguiendo los razonamientos en Ramirez [2012]. Este modelo describe la dinámica de una población que habita una red de drenaje [Speirs and Gurney, 2001].

Sea Γ una red de drenaje como en la Definición 2.1.8. Para simplificar la notación, sea Γ como en la figura 2-2. Cada canal $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ es en realidad un dominio 3-dimensional con coordenadas (x, y, z) donde la variable longitudinal x toma valores entre $[0, L_e]$. Más precisamente, $x = 0$ corresponde al extremo inicial de e río arriba y L_e representa la longitud del canal. La variable z denota la profundidad del canal y y es ortogonal tanto a x como a z .

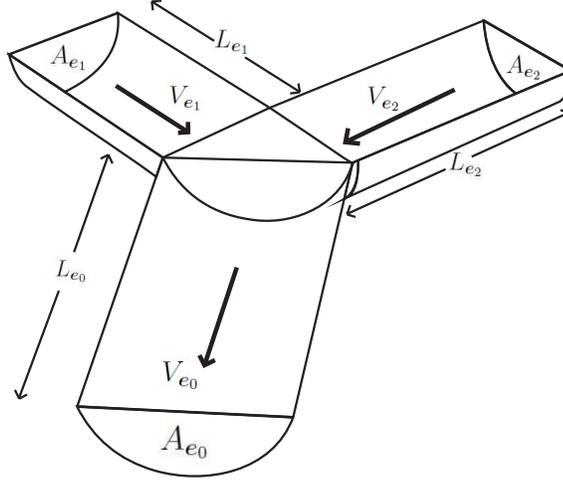


Figura 3-1: Representación tridimensional de una red de drenaje

En el contexto más general, los organismos que se dispersan por un canal e pueden ser cuantificados por una concentración volumétrica $c_e(x, y, z, t)$ dada por el número de individuos móviles en una unidad de volumen representativo de agua. Sea $\mathbf{V}_e(x, y, z, t)$ el campo de velocidad del agua. Asumiendo que los mecanismos que siguen los individuos en movimiento obedecen un proceso de advección-difusión, entonces existe un tensor de difusión $\mathbf{D}_e(x, y, z, t)$ definido-positivo tal que

$$\frac{\partial c_e}{\partial t} = \nabla \cdot (\mathbf{D}_e \nabla c_e) - \nabla \cdot (\mathbf{V}_e c_e). \quad (3-1)$$

Se supone que la velocidad de advección V es predominantemente en la dirección aguas abajo y que la difusión D es isotrópica. Por tanto se consideran las siguientes simplificaciones: primero, se asume que $\mathbf{V}_e = (V_e, 0, 0)$ donde $V_e > 0$ es constante, y el tensor de difusividad es la matriz constante $\mathbf{D}_e = D_e \mathbf{I}_{3 \times 3}$. Estos coeficientes no son necesariamente parámetros físicos del flujo de agua sino parámetros asociados con el movimiento de organismos en dicho flujo. Las variables transversales y, z varían sobre el área de sección transversal del canal que se asume constante a través de cada arista, i.e, $A(x) = A_e$ para $x \in [0, L_e]$. Entonces la concentración promedio de individuos en la sección transversal del canal e está dada por

$$u_e(x, t) := \frac{1}{A_e} \int_{A_e} c_e(x, y, z, t) dydz, \quad x \in (0, L_e), \quad t > 0. \quad (3-2)$$

La ecuación (3-1) implica que para cada canal e , u_e satisface la ecuación de advección-dispersión 1-dimensional [Ramirez, 2012]

$$\frac{\partial u_e}{\partial t}(x, t) = D_e \frac{\partial^2 u_e}{\partial x^2}(x, t) - V_e \frac{\partial u_e}{\partial x}(x, t), \quad x \in (0, L_e), \quad t > 0. \quad (3-3)$$

La tasa de dispersión $D_e > 0$ tiene unidades de longitud al cuadrado sobre tiempo $[\frac{L^2}{T}]$ y describe el movimiento aleatorio de los individuos a escala poblacional (por ejemplo la redistribución de la población debida a la turbulencia del río) y la variación del campo de velocidades reales por los efectos de turbulencia y otros efectos de menor escala. La velocidad de advección río abajo $V_e \geq 0$ tiene unidades de longitud sobre tiempo $[\frac{L}{T}]$ y captura el desplazamiento continuo de la población río abajo.

Las condición de frontera local en el vértice de intersección \mathbf{w} se precisan para mediar las interacciones entre los distintos canales del río. Ahora, como A_e denota el área de sección-transversal habitable del canal e , el flujo de la población río abajo sobre e está dado por $A_e(V_e u_e - D_e \frac{\partial u_e}{\partial x})$. Balanceando el flujo que entra y sale del vértice de intersección \mathbf{w} , que se identifica con los extremos 0, L_{e_1} y L_{e_2} , se llega a la siguiente condición

$$\sum_{i=1,2} A_{e_i} \left(V_{e_i} u_{e_i} - D_{e_i} \frac{\partial u_{e_i}}{\partial x} \right) (L_{e_i}, t) = A_{e_0} \left(V_{e_0} u_{e_0} - D_{e_0} \frac{\partial u_{e_0}}{\partial x} \right) (0, t), \quad (3-4)$$

que es equivalente a la condición (2-9) tomando los pesos $\alpha_e = A_e V_e$ y $\beta_e = A_e D_e$ con el signo respectivo.

Físicamente, es razonable esperar que no existan saltos de la concentración a través de los nodos de intersección. Por tanto, se requiere la continuidad de la concentración c . . Entonces, asumiendo que c es constante en la intersección de los canales, se deriva la condición de continuidad de la densidad de población u en el vértice de intersección \mathbf{w}

$$u_{e_0}(0, t) = u_{e_1}(L_{e_1}, t) = u_{e_2}(L_{e_2}, t). \quad (3-5)$$

En redes de drenaje naturales, las velocidades y áreas transversales no son independientes, sino que responden a balances de transporte de agua en términos del caudal $A(x)V(x)$. En este trabajo vamos a suponer que el caudal es conservado en toda la red de drenaje y por tanto se tiene la siguiente condición de conservación de flujo de agua

$$A_{e_1} V_{e_1} + A_{e_2} V_{e_2} = A_{e_0} V_{e_0}. \quad (3-6)$$

Esta aproximación ignora todos los procesos de escorrentía, producción y pérdida de agua.

Las condiciones (3-5) y (3-6) implican que el flujo total difusivo en (3-4) debe ser igual a cero. Esto es,

$$\sum_{i=1,2} A_{e_i} D_{e_i} \frac{\partial u_{e_i}}{\partial x}(L_{e_i}, t) = A_{e_0} D_{e_0} \frac{\partial u_{e_0}}{\partial x}(0, t). \quad (3-7)$$

El nodo raíz se puede pensar como el punto que está más aguas abajo del hábitat de la población. Por tanto una condición de frontera absorbente en el nodo raíz

$$u_{e_0}(L_{e_0}, t) = 0, \quad (3-8)$$

significa que cualquier individuo que alcance este punto no podrá regresar al hábitat Γ .

Los vértices de frontera río arriba corresponden a los nacimientos de ríos o simplemente a canales que los organismos no pueden acceder. Por tanto el flujo total de organismos en estos vértices es cero (condición de frontera “reflectiva”), esto es

$$A_{e_i} \left(V_{e_i} u_{e_i} - D_{e_i} \frac{\partial u_{e_i}}{\partial x} \right) (0, t) = 0, \quad i = 1, 2. \quad (3-9)$$

En este trabajo se considera el operador de advección-dispersión (2-7)

$$\mathcal{A}^*[u] = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - V \frac{\partial u}{\partial x}, \quad (3-10)$$

actuando sobre funciones definidas en una red de drenaje Γ . Tomando como espacio ambiente $L^2(\Gamma)$, el grafo cuántico de interés en este trabajo se denota por (Γ, \mathcal{A}^*) cuyo dominio $\text{Dom}(\mathcal{A}^*)$ está compuesto por aquellas funciones en $H^1(\Gamma) \cap H^2(\mathbf{e})$ para cada $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$ que satisfacen (3-5) y (3-7) para todos los vértices en $I(\Gamma)$, (3-8) en el vértice raíz ϕ y (3-9) para todos los vértices en $\partial\Gamma$.

En lo que sigue de este capítulo se estudian ecuaciones de la forma:

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = \mathcal{A}^*[u](x, t) + F(u(x, t)), \quad x \in \Gamma, \quad t > 0, \quad (3-11)$$

donde el operador \mathcal{A}^* está definido como en (3-10), F es una función de tipo logístico o lineal que modela localmente la dinámica poblacional de reproducción y muerte. El objetivo es establecer propiedades básicas de estabilidad sobre las soluciones a distintos modelos por medio de estimativos en $L^2(\Gamma)$. Estas estimaciones darán información sobre la persistencia y la extinción de las poblaciones modeladas por dicha ecuación.

3.2. Estimativos a priori para modelos de advección-dispersión en redes de drenaje heterogéneas

En esta sección y en la siguiente se consideran ecuaciones de la forma (3-11) que describen la evolución de cierta población de especies habitando una red de drenaje Γ . Se toma como espacio ambiente $L^2(\Gamma, dA)$ donde dA es la medida de volumen sobre Γ con densidad $A_e dx$ sobre cada arista $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ y norma denotada por $\|\cdot\|_{L^2(\Gamma, dA)}$. Con esto se calculan estimativos a priori que conducen a condiciones de persistencia y extinción de las poblaciones en el sentido de la definición 2.3.2 y en términos de los parámetros del sistema.

3.2.1. Estimativos para un modelo logístico

En primer lugar se estudia una generalización del modelo presentado en Gutierrez et al. [2012] para la población h de hembras de una especie de peces con la capacidad de moverse en contra de las corrientes. Adaptando el modelo de red de drenaje propuesto en este trabajo con $F(h) = rh(K - h)$ se tiene la siguiente ecuación:

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, t) = D \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, t) - V \frac{\partial h}{\partial x} + rh(x, t)(K - h(x, t)), \quad x \in \Gamma, t > 0, \quad (3-12)$$

donde $h(\cdot, t) \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$, $t > 0$ es la densidad de especies hembra por unidad de volumen, r es la tasa de reproducción y K es la capacidad de carga del ecosistema entendida como la densidad máxima de individuos que pueden habitar en cualquier punto de la red.

El objetivo es hallar condiciones de extinción local sobre la población h en términos de los parámetros r , K , D , V y la geometría de la red. Para ello se procede siguiendo el protocolo de análisis propuesto en Gutierrez et al. [2012]. En primer lugar se presentan algunas herramientas necesarias para obtener tales condiciones. La primera de ellas es una versión de la desigualdad de Poincaré para redes de drenaje.

Lema 3.2.1. (Desigualdad de Poincaré). *Sea Γ una red de drenaje con vértice raíz ϕ . Si $u \in H^1(\Gamma)$ y $u(\phi) = 0$, entonces existe una constante C que depende de Γ tal que*

$$\|u\|_{L^2(\Gamma, dA)} \leq C \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}. \quad (3-13)$$

Demostración.

Es suficiente probar el resultado para funciones continuas. Sea $\mathbf{x} \in \Gamma$ con $\mathbf{x} \in \mathbf{e}$ para alguna $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$. Se identifica la arista \mathbf{e} con el intervalo $[0, L_{\mathbf{e}}]$. Entonces, integrando a lo largo del único camino que conecta a \mathbf{x} con ϕ , u puede escribirse como

$$|u_{\mathbf{e}}(x)| = \left| - \int_x^{L_{\phi}} \frac{1}{A} u'(z) A \, dz \right| \leq \int_x^{L_{\phi}} \frac{1}{A} |u'(z)| A \, dz \leq \int_{\Gamma} \frac{1}{A} |u'(z)| A \, dz.$$

La desigualdad de Cauchy-Schwartz implica que

$$\begin{aligned} \int_{\Gamma} \frac{1}{A} |u'(z)| A \, dz &\leq \left(\int_{\Gamma} \left(\frac{1}{A} \right)^2 A \, dz \right)^{1/2} \left(\int_{\Gamma} |u'(z)|^2 A \, dz \right)^{1/2} \\ &= \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right)^{1/2} \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}. \end{aligned}$$

Luego

$$|u_{\mathbf{e}}(x)|^2 A_{\mathbf{e}} \leq A_{\mathbf{e}} \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right) \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2.$$

Integrando esta desigualdad con respecto a x , se obtiene

$$\int_{\mathbf{e}} |u_{\mathbf{e}}(x)|^2 A_{\mathbf{e}} \, dx \leq A_{\mathbf{e}} L_{\mathbf{e}} \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right) \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2.$$

Sumando sobre todas las aristas $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$ se sigue que

$$\int_{\Gamma} |u(x)|^2 A \, dx \leq \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right) \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} L_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \right) \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2.$$

Por tanto

$$\|u\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 \leq \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right) \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} L_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \right) \|u'\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2. \quad (3-14)$$

Tomando $C = \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_{\mathbf{e}}}{A_{\mathbf{e}}} \right)^{1/2} \left(\sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} L_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \right)^{1/2}$, se obtiene (3-13).

□

La demostración del siguiente lema se puede encontrar en [Liu, 2009, pág. 123].

Lema 3.2.2. (Desigualdad de Gronwall). Sea u diferenciable en un abierto I de \mathbb{R} y g, h continuas en I . Si

$$\frac{du}{dt} \leq g(t)u + h(t) \quad \text{para } t \geq s \text{ en } I,$$

entonces

$$u(t) \leq u(s)e^{\int_s^t g(\tau) d\tau} + e^{\int_s^t g(\tau) d\tau} \int_s^t h(z)e^{-\int_s^z g(\tau) d\tau} dz. \quad (3-15)$$

Ahora, se aplica la técnica propuesta en Gutierrez et al. [2012] a la ecuación (3-12).

Multiplicando (3-12) por h y por A e integrando ambos de la ecuación sobre Γ se sigue que

$$\int_{\Gamma} h \frac{\partial h}{\partial t} A dx = \int_{\Gamma} Dh \frac{\partial^2 h}{\partial x^2} A dx - \int_{\Gamma} Vh \frac{\partial h}{\partial x} A dx + \int_{\Gamma} rh^2(K-h)A dx. \quad (3-16)$$

Por la regla de la cadena

$$\int_{\Gamma} h \frac{\partial h}{\partial t} A dx = \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Gamma} h^2 A dx = \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2. \quad (3-17)$$

Usando integración por partes

$$\begin{aligned} \int_{\Gamma} Dh \frac{\partial^2 h}{\partial x^2} A dx &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e D_e h_e \frac{\partial^2 h_e}{\partial x^2} A_e dx \\ &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} A_e D_e h_e \frac{\partial h_e}{\partial x} \Big|_0^{L_e} - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} D_e \int_e \left(\frac{\partial h_e}{\partial x} \right)^2 A_e dx. \end{aligned} \quad (3-18)$$

Considere una intersección interior Υ en Γ con aristas $\mathbf{e}_0, \mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2$ como en la figura 2-2. Sumando los términos correspondientes al nodo de intersección, dado que $h \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$ las condiciones (3-5), (3-7) implican que

$$\begin{aligned} \sum_{e \in \mathcal{E}(\Upsilon)} A_e D_e h_e \frac{\partial h_e}{\partial x} \Big|_0^{L_e} &= h_{\mathbf{e}_0}(0, t) \left(A_{\mathbf{e}_1} D_{\mathbf{e}_1} \frac{\partial h_1}{\partial x}(L_{\mathbf{e}_1}, t) + A_{\mathbf{e}_2} D_{\mathbf{e}_2} \frac{\partial h_2}{\partial x}(L_{\mathbf{e}_2}, t) - A_{\mathbf{e}_0} D_{\mathbf{e}_0} \frac{\partial h_0}{\partial x}(0, t) \right) \\ &+ A_{\mathbf{e}_0} D_{\mathbf{e}_0} \left(h_0 \frac{\partial h_0}{\partial x} \right)(L_{\mathbf{e}_0}, t) - A_{\mathbf{e}_1} D_{\mathbf{e}_1} \left(h_1 \frac{\partial h_1}{\partial x} \right)(0, t) - A_{\mathbf{e}_2} D_{\mathbf{e}_2} \left(h_2 \frac{\partial h_2}{\partial x} \right)(0, t) \\ &= -A_{\mathbf{e}_1} V_{\mathbf{e}_1} h_1^2(0, t) - A_{\mathbf{e}_2} V_{\mathbf{e}_2} h_2^2(0, t). \end{aligned}$$

Dado que las condiciones (3-5) y (3-7) se cumplen en cada intersección interior Υ de Γ , se obtiene

$$\int_{\Gamma} Dh \frac{\partial^2 h}{\partial x^2} A dx = - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} D_e \int_e \left(\frac{\partial h_e}{\partial x} \right)^2 A_e dx - A_{e_1} V_{e_1} h_1^2(0, t) - A_{e_2} V_{e_2} h_2^2(0, t). \quad (3-19)$$

Adicionalmente la condición (3-6) implica

$$\begin{aligned} - \int_{\Gamma} V h \frac{\partial h}{\partial x} A dx &= - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e V_e h_e \frac{\partial h_e}{\partial x} A_e dx = - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} V_e A_e \int_e \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial x} (h_e^2) dx \\ &= - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \left. \frac{V_e A_e}{2} h_e^2 \right|_e = \frac{h_{e_0}^2(0, t)}{2} \left(V_{e_1} A_{e_1} + V_{e_2} A_{e_2} - V_{e_0} A_{e_0} \right) + \frac{V_{e_0} A_{e_0}}{2} h_{e_0}^2(L_{e_0}, t) \\ &\quad - \frac{V_{e_1} A_{e_1}}{2} h_{e_1}^2(0, t) - \frac{V_{e_2} A_{e_2}}{2} h_{e_2}^2(0, t). \end{aligned} \quad (3-20)$$

Sustituyendo (3-17), (3-19) y (3-20) en (3-16) se sigue que

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 \leq - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} D_e \int_e \left(\frac{\partial h_e}{\partial x} \right)^2 A_e dx + rK \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e h_e^2 A_e dx - r \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} h_e^3 A_e dx.$$

Dada la positividad de r , h y A , se sigue

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 &\leq - \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} D_e \int_e \left(\frac{\partial h_e}{\partial x} \right)^2 A_e dx + rK \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e h_e^2 A_e dx \\ &\leq -D_m \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e \left(\frac{\partial h_e}{\partial x} \right)^2 A_e dx + rK \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e h_e^2 A_e dx, \end{aligned}$$

donde $D_m = \min_{e \in \Gamma} D_e$.

Usando la desigualdad de Poincaré (3-13) resulta

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 &\leq \left(\frac{-2D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}} \right) \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e h_e^2 A_e dx + 2rK \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e h_e^2 A_e dx \\ &= 2 \left(rK - \frac{D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}} \right) \|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2, \end{aligned} \quad (3-21)$$

donde $|\Gamma| = \sum_e L_e A_e$ es el volumen de la red de drenaje Γ .

Dada la cota para la tasa de crecimiento de la norma de h en (3-21), se aplica la desigualdad de Gronwall (3-15) al problema (3-12) con condición inicial $h(x, 0) = h_0(x) \in L^2(\Gamma, dA)$, $x \in \Gamma$ para obtener una cota exponencial para la norma en $L^2(\Gamma)$ de la población dada por

$$\|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 \leq \|h_0\|_A^2 \exp \left[2 \left(rK - \frac{D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}} \right) t \right]. \quad (3-22)$$

Por (3-22) y la Definición 2.3.2, se obtiene una condición suficiente para la estabilidad de la solución trivial $h = 0$ a (3-12) dada por

$$r < \frac{D_m}{K |\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}}, \quad (3-23)$$

lo cual resulta en la extinción de la población h .

Por tanto, para este modelo, la tasa de reproducción crítica cumple

$$r_{crit} > \frac{D_m}{K |\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}}. \quad (3-24)$$

Esto significa que existen posibilidades de persistencia siempre que haya difusión positiva, pues en ese caso, existe una probabilidad positiva de que los organismos se muevan en contra de la corriente. Este resultado es consistente con los resultados que se conocen para el caso uno dimensional. Ver por ejemplo, Lutscher et al. [2005], Speirs and Gurney [2001].

Adicionalmente la condición (3-23) significa que para darse la extinción, los efectos de difusión respecto a la geometría de red deben ser más grandes que los efectos de reproducción a lo largo de la red.

3.2.2. Estimativos para un modelo lineal

Finalmente se analiza el modelo lineal descrito por la ecuación (3-11) para $F(u) = ru$

$$\frac{\partial h}{\partial t}(x, t) = D \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x, t) - V \frac{\partial h}{\partial x} + rh(x, t), \quad x \in \Gamma, \quad t > 0, \quad (3-25)$$

donde $h(\cdot, t) \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$, $t > 0$ denota densidad de población por unidad de volumen, V y D son los coeficientes de advección y difusión respectivamente y r es la tasa de reproducción de la población h . Para el estudio de la estabilidad, únicamente nos interesa la dinámica para h aproximadamente igual a cero, en cuyo caso se puede aproximar el término logístico $rh(K-h)$ en (3-12) simplemente por rh lo que corresponde a una versión linealizada del modelo (3-12).

La misma técnica utilizada para deducir (3-22) implica que la solución al problema de valor inicial (3-25) con $h(x, 0) = h_0(x) \in L^2(\Gamma, dA)$, $x \in \Gamma$ cumple el siguiente estimativo en $L^2(\Gamma)$

$$\|h(t)\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 \leq \|h_0\|_{L^2(\Gamma, dA)}^2 \exp \left[2 \left(r - \frac{D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}} \right) t \right]. \quad (3-26)$$

Por tanto $h = 0$ es un estado exponencialmente estable de (3-25) con dato inicial $h(x, 0) = h_0(x) \in L^2(\Gamma, dA)$, $x \in \Gamma$, siempre que

$$r < \frac{D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}}.$$

La tasa de reproducción crítica para este modelo satisface entonces

$$r_{crit} > \frac{D_m}{|\Gamma| \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{L_e}{A_e}}, \quad (3-27)$$

donde nuevamente las posibilidades de persistencia dependen de que haya difusión positiva en la red.

Observar que en los dos modelos anteriores, tanto en el logístico como en el lineal, las condiciones de persistencia y extinción resultantes no dependen de la advección del sistema.

Los estimativos (3-24) y (3-27) son sugerentes, pero un análisis más detallado de (3-25) arroja predicciones más precisas para el modelo lineal incluyendo resultados más finos respecto a la persistencia y la extinción, por ejemplo, que involucren la advección.

Por la condición (2-14), si ω_1 denota el máximo valor propio del operador \mathcal{A}^* , entonces la estabilidad exponencial de la solución trivial $h = 0$ a (3-25) queda completamente determinada por

$$r + \omega_1 < 0.$$

La existencia de ω_1 implica la existencia de una tasa de reproducción crítica

$$r_{crit}(\mathcal{A}^*) = -\omega_1. \quad (3-28)$$

Si $r < r_{crit}(\mathcal{A}^*)$ la población h de hembras se enfrenta a extinción inminente. En caso contrario, si $r > r_{crit}(\mathcal{A}^*)$ la población persiste.

En el siguiente capítulo se calculan cotas para $r_{crit}(\mathcal{A}^*)$ en términos de parámetros tales como: tasas de reproducción y muerte, razón de advección, características de dispersión y geometría de la red.

4 Modelo de Dispersión por Salto en Redes de Drenaje

4.1. Derivación del modelo

El modelo de dispersión por salto describe por medio de una ecuación integro-diferencial definida sobre una red de drenaje, la evolución temporal y la distribución espacial de una población de organismos cuyo hábitat es una red de ríos.

Para el caso de un intervalo (no necesariamente acotado) Lutscher et al. [2005] propone el modelo integro-diferencial

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = F(u(x, t)) - \mu u(x, t) + \mu \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x) u(y, t) dy, \quad (4-1)$$

donde Γ es el dominio de interés, $u(x, t)$ es el número de individuos por unidad de longitud en el punto $x \in \Gamma$ y el tiempo $t > 0$, μ es la tasa de salto de los organismos desde el bentos hacia la corriente y F codifica procesos de nacimiento y muerte.

El kernel de dispersión \mathcal{K} en (4-1) puede ser interpretado como la probabilidad de que un organismo en el bentos que salta en un punto y , regrese de nuevo al bentos en un punto x en el dominio Γ . El segundo y el tercer término al lado derecho de (4-1) representan emigración (fuera del bentos) e inmigración (hacia adentro del bentos) respectivamente.

Para el caso de una red de drenaje Γ , Ramirez [2012] extiende el modelo anterior como sigue: En primer lugar se considera el operador adjunto a (3-10) dado en el siguiente teorema.

Teorema 4.1.1. *Sea \mathcal{A}^* el operador definido en (3-10). Entonces el operador adjunto a \mathcal{A}^* está dado por*

$$\mathcal{A}[g] = D \frac{\partial^2 g}{\partial x^2} + V \frac{\partial g}{\partial x}, \quad (4-2)$$

con dominio $\text{Dom}(\mathcal{A})$ que consiste de funciones g en $H^1(\Gamma) \cap H^2(\mathbf{e})$ para cada arista $\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)$ que satisfacen (3-7) para todos los vértices en $I(\Gamma)$, (3-8) en el vértice raíz ϕ y condiciones de Neumann para todos los vértices en $\partial\Gamma$.

Demostración.

Sea $f \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$ y $g \in \mathcal{C}^2(\Gamma)$. Haciendo uso del producto interno en $L^2(\Gamma, dA)$ se obtiene

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{A}^*[f], g \rangle_{L^2(\Gamma, dA)} &= \int_{\Gamma} \mathcal{A}^*[f] g A \, dx = \int_{\Gamma} \left(D \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} - V \frac{\partial f}{\partial x} \right) g A \, dx \\ &= \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \left[\int_{\mathbf{e}} D_{\mathbf{e}} \frac{\partial^2 f_{\mathbf{e}}}{\partial x^2} g_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \, dx - \int_{\mathbf{e}} V_{\mathbf{e}} \frac{\partial f_{\mathbf{e}}}{\partial x} g_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \, dx \right]. \end{aligned} \quad (4-3)$$

Aplicando integración por partes en cada una de las integrales de (4-3) se sigue

$$\int_{\mathbf{e}} D_{\mathbf{e}} \frac{\partial^2 f_{\mathbf{e}}}{\partial x^2} g_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \, dx = g_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} D_{\mathbf{e}} \frac{\partial f_{\mathbf{e}}}{\partial x} \Big|_{\mathbf{e}} - f_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} D_{\mathbf{e}} \frac{\partial g_{\mathbf{e}}}{\partial x} \Big|_{\mathbf{e}} + \int_{\mathbf{e}} D_{\mathbf{e}} f_{\mathbf{e}} \frac{\partial^2 g_{\mathbf{e}}}{\partial x^2} A_{\mathbf{e}} \, dx \quad (4-4)$$

$$- \int_{\mathbf{e}} V_{\mathbf{e}} \frac{\partial f_{\mathbf{e}}}{\partial x} g_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \, dx = -A_{\mathbf{e}} V_{\mathbf{e}} f_{\mathbf{e}} g_{\mathbf{e}} \Big|_{\mathbf{e}} + \int_{\mathbf{e}} V_{\mathbf{e}} f_{\mathbf{e}} \frac{\partial g_{\mathbf{e}}}{\partial x} A_{\mathbf{e}} \, dx. \quad (4-5)$$

Sumando los términos correspondientes al nodo interno en (4-4) y (4-5) para cualquier intersección interior Υ en Γ como en la figura 2-2, usando las condiciones en $\text{Dom}(\mathcal{A}^*)$ junto con (3-6), y reemplazando en (4-3) se tiene

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{A}^*[f], g \rangle_{L^2(\Gamma, dA)} &= \sum_{\mathbf{e} \in \mathcal{E}(\Gamma)} \left[\int_{\mathbf{e}} \left(D_{\mathbf{e}} \frac{\partial^2 g_{\mathbf{e}}}{\partial x^2} + V_{\mathbf{e}} \frac{\partial g_{\mathbf{e}}}{\partial x} \right) f_{\mathbf{e}} A_{\mathbf{e}} \, dx \right] + g_{e_0}(L_{e_0}) D_{e_0} A_{e_0} \frac{\partial f_{e_0}}{\partial x}(L_{e_0}) \\ &+ \sum_{\mathbf{v} \in \partial\Gamma \setminus \{\phi\}} \frac{\partial g}{\partial x}(\mathbf{v}) D(\mathbf{v}) A(\mathbf{v}) f(\mathbf{v}) + \sum_{\mathbf{w} \in I(\Gamma)} f(\mathbf{w}) \frac{dg}{d_{AD}}(\mathbf{w}). \end{aligned}$$

Con $g(\phi) = 0$, $\frac{\partial g}{\partial x}(\mathbf{v}) = 0 \quad \forall \mathbf{v} \in \partial\Gamma$ y g satisfaciendo las condiciones en (3-7) para cada $\mathbf{w} \in I(\Gamma)$ se sigue que

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{A}^*[f], g \rangle_{L^2(\Gamma, dA)} &= \int_{\Gamma} f \left(D \frac{\partial^2 g}{\partial x^2} + V \frac{\partial g}{\partial x} \right) A \, dx \\ &= \left\langle f, D \frac{\partial^2 g}{\partial x^2} + V \frac{\partial g}{\partial x} \right\rangle_{L^2(\Gamma, dA)}. \end{aligned}$$

□

Para cualquier $x \in \Gamma$, sea $P(\cdot, x, t)$ la solución fundamental del problema “hacia atrás”

$$P(\cdot, x, t) \in \text{Dom}(\mathcal{A}), \quad \frac{\partial P}{\partial t}(\cdot, x, t) = \mathcal{A}[P(\cdot, x, t)]. \quad (4-6)$$

La función P tiene las siguientes propiedades [Bhattacharya and Waymire, 1990]: $P(\cdot, x, t)$ es continua como función de la variable hacia atrás y ; si un organismo en el bentos salta a la corriente en un punto $y \in \Gamma$, su posición después de un tiempo t es una variable aleatoria con densidad $P(y, \cdot, t)$. Además para cada $y \in \Gamma$, $P(y, \cdot, t)$ es solución del problema “hacia adelante”

$$P(y, \cdot, t) \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*), \quad \frac{\partial P}{\partial t}(y, \cdot, t) = \mathcal{A}^*[P(y, \cdot, t)]. \quad (4-7)$$

Por último se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow 0^+} P(y, \cdot, t) = \delta_y(\cdot), \quad \lim_{t \rightarrow 0^+} P(\cdot, x, t) = \delta_x(\cdot). \quad (4-8)$$

Para la definición del kernel \mathcal{K} , suponga que los organismos en movimiento siguen el proceso de difusión definido por P y se dispersan en la columna de agua por un tiempo aleatorio de distribución exponencial y media $1/\sigma$ con $\sigma > 0$. Entonces el kernel de dispersión \mathcal{K} está dado por

$$\mathcal{K}(y, x) = \int_0^\infty \sigma e^{-\sigma t} P(y, x, t) dt, \quad x, y \in \Gamma. \quad (4-9)$$

Se considera el modelo lineal $F(u) = ru$ que se obtiene expandiendo en serie de Taylor la función F alrededor de cero y suponiendo que $F(0) = 0$ y $\frac{\partial F}{\partial u}(0) > 0$. Entonces $r = \frac{\partial F}{\partial u}(0)$ es la tasa de reproducción de la población u a densidades bajas. Si μ es la tasa a la cual los organismos saltan del bentos hacia la corriente, realizando un cambio en las escalas de tiempo $\tau = \mu t$ y conservando el símbolo t para el tiempo, se aplica regla de la cadena para reescribir (4-1) como

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = \left(\frac{r}{\mu} - 1 \right) u(x, t) + \int_\Gamma \mathcal{K}(y, x) u(y, t) dy, \quad (4-10)$$

ecuación integro-diferencial que gobierna la evolución de la densidad de población u por unidad de volumen en una red de drenaje Γ .

4.2. Análisis espectral

La ecuación integro-diferencial (4-10) es el principal objeto de estudio de esta sección que sigue las ideas en Ramirez [2012]. Esta ecuación se debe entender como una ecuación de evolución en el espacio de Banach $L^2(\Gamma)$, esto es, $u(\cdot, t) \in L^2(\Gamma)$ para cada $t \geq 0$.

Para estudiar la estabilidad de la solución trivial $u \equiv 0$ a (4-10) sea $t > 0$ fijo y defina

$$\begin{aligned} \mathbf{L}(t) : \mathcal{C}(\Gamma) &\longrightarrow \mathcal{C}(\Gamma) \\ f &\mapsto \mathbf{L}(t)[f(x)] = \left(\frac{r}{\mu} - 1\right)f(x) + \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x)f(y) \, dy, \quad x \in \Gamma. \end{aligned} \quad (4-11)$$

Entonces el problema de Cauchy asociado a (4-10) se puede escribir como

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}u(t) = \mathbf{L}[u(t)], \\ u(0) = u_0, \end{cases} \quad (4-12)$$

donde $u(t) : \Gamma \longrightarrow \mathbb{R}$ tal que $x \mapsto u(t)(x) = u(x, t)$ para $x \in \Gamma$, con dato inicial $u(0)(x) = u_0(x) = u(x, 0) \in L^2(\Gamma)$.

Dado que el operador (4-11) es *estacionario*, i.e., no depende del tiempo, entonces una condición suficiente y necesaria para la estabilidad de la solución trivial a (4-12) es la negatividad del exponente de Lyapunov más grande de \mathbf{L} [ver Appell et al., 2000, pág. 87], a saber

$$\frac{r}{\mu} - 1 + \lambda_{\mathbf{K}^*} < 0,$$

donde $\lambda_{\mathbf{K}^*}$ es el valor propio más grande del operador integral

$$\mathbf{K}^*[f](x) = \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x)f(y) \, dy, \quad f \in L^2(\Gamma), \quad x \in \Gamma, \quad (4-13)$$

con kernel de dispersión dado por (4-9).

La existencia de $\lambda_{\mathbf{K}^*}$ implica la existencia de una tasa de reproducción crítica dada por

$$r_{crit}(\mathbf{K}^*) := \mu(1 - \lambda_{\mathbf{K}^*}).$$

Si la tasa actual de reproducción de la población $r < r_{crit}(\mathbf{K}^*)$, la población se enfrenta a extinción inminente. Si $r > r_{crit}(\mathbf{K}^*)$ la población persiste.

A continuación se muestra que el operador (4-13) está directamente relacionado a un problema de Sturm-Liouville sobre Γ , lo que garantiza la existencia de $\lambda_{\mathbf{K}^*}$ y por tanto la existencia de una tasa crítica para la reproducción de los organismos modelados por (4-10).

Considere las funciones

$$p(y) := \exp \left\{ \int_{\phi}^y \frac{V(x)}{D(x)} dx \right\}, \quad q(y) := \frac{\sigma p(y)}{D(y)}, \quad (4-14)$$

donde la integral en la definición de p se toma a lo largo del único camino conectando el vértice raíz ϕ y el punto $y \in \Gamma$. Como es usual p_e y q_e denotan respectivamente las restricciones de las funciones p y q a la arista $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$.

Ahora defina el siguiente operador de Sturm-Liouville:

$$\mathcal{L}[g] := -(pg')' + qg, \quad (4-15)$$

con dominio $\text{Dom}(\mathcal{L})$ que consiste de todas las funciones g en $H^1(\Gamma) \cap H^2(e)$ para cada $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$ tales que g satisface la condición (3-7) para cada vértice en $I(\Gamma)$. En este trabajo se consideran principalmente funciones en $\text{Dom}(\mathcal{A}) \subset \text{Dom}(\mathcal{L})$.

El operador $\frac{p}{D}(\sigma - \mathcal{A})$ donde p está definida como en (4-14) coincide con el operador de Sturm-Liouville (4-15) sobre Γ . En efecto, para $g \in \text{Dom}(\mathcal{A})$

$$\begin{aligned} \frac{p}{D}(\sigma - \mathcal{A})[g] &= \sigma \frac{p}{D}g - \frac{p}{D}\mathcal{A}[g] = qg - \frac{p}{D}(Dg'' + Vg') \\ &= qg - pg'' - p\frac{V}{D}g' = qg - pg'' - p'g' \\ &= \mathcal{L}[g]. \end{aligned}$$

El operador adjunto a (4-13) para $g \in \mathcal{C}(\Gamma)$, $g \geq 0$ está dado por

$$\mathbf{K}[g](y) = \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x)g(x) dx.$$

Por tanto se tiene la siguiente relación entre \mathbf{K} y \mathcal{A} [Ramirez, 2012]

$$\mathbf{K}[g](\cdot) \in \text{Dom}(\mathcal{A}), \quad (\sigma - \mathcal{A})[\mathbf{K}[g](y)] = \sigma g(y), \quad g \in \mathcal{C}(\Gamma), \quad g \geq 0. \quad (4-16)$$

El kernel de dispersión (4-9) y el operador (4-15) están relacionados por

$$\mathcal{L} \left[\int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x) g(x) dx \right] = q(y)g(y). \quad (4-17)$$

En la referencia Pokornyi and Borovskikh [2004] se demuestra que para condiciones en la frontera y en los vértices interiores, se pueden encontrar soluciones a problemas de Sturm-Liouville en grafos geométricos. En particular, para condiciones de frontera tipo Neumann y (3-8), la ecuación (4-17) implica que la solución $u \in \text{Dom}(\mathcal{A})$ a $\mathcal{L}[u] = g$ se puede encontrar vía la función de Green

$$G(y, x) := \frac{\mathcal{K}(y, x)}{q(x)}, \quad (4-18)$$

haciendo $u(y) = \int_{\Gamma} G(y, x)g(x) dx$.

Lema 4.2.1. Sean $u, v \in \text{Dom}(\mathcal{A})$ y sea dAD la medida sobre Γ con densidad $A_e D_e dx$ para cada arista $e \in \mathcal{E}(\Gamma)$. Entonces

$$\int_{\Gamma} v \mathcal{L}[u] dAD = \int_{\Gamma} u \mathcal{L}[v] dAD, \quad u, v \in \text{Dom}(\mathcal{A}). \quad (4-19)$$

Demostración.

Integrando por partes se obtiene

$$\begin{aligned} \int_{\Gamma} v \mathcal{L}[u] dAD &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e v_e [-(p_e u'_e)' + q_e u_e] A_e D_e dx \\ &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} -A_e D_e p_e v_e u'_e|_e + \sum_{e \in \Gamma} \int_e p_e v'_e u'_e A_e D_e dx + \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e q_e u_e v_e A_e D_e dx. \end{aligned} \quad (4-20)$$

Sumando los términos correspondientes al nodo interno en (4-20) para una intersección interior en Γ como en la figura 2-2, se usan las condiciones en $\text{Dom}(\mathcal{A})$ para obtener

$$\sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} -A_e D_e p_e v_e u'_e|_e = 0. \quad (4-21)$$

Integrando por partes nuevamente se sigue

$$\begin{aligned}
\int_{\Gamma} v \mathcal{L}[u] \, dAD &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e p_e v'_e u'_e A_e D_e \, dx + \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e q_e u_e v_e A_e D_e \, dx \\
&= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} A_e D_e p_e v'_e u_e|_e + \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e u_e [-(p_e v'_e)'] A_e D_e \, dx + \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e q_e u_e v_e A_e D_e \, dx.
\end{aligned}$$

Similarmente como en (4-21) se obtiene

$$\sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} A_e D_e p_e v'_e u_e|_e = 0.$$

Por tanto

$$\begin{aligned}
\int_{\Gamma} v \mathcal{L}[u] \, dAD &= \sum_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \int_e u_e [-(p_e v'_e)' + q_e v_e] A_e D_e \, dx \\
&= \int_{\Gamma} u \mathcal{L}[v] \, dAD.
\end{aligned}$$

□

La siguiente proposición describe de que manera los operadores \mathcal{L} y \mathbf{K}^* están relacionados.

Proposición 4.2.1. Sean \mathcal{K} y \mathbf{K}^* definidos como en (4-9) y (4-13) respectivamente y sea \mathcal{L} definido sobre $\text{Dom}(\mathcal{L})$ como en (4-15).

a) $\mathcal{K}(\cdot, x) \in \text{Dom}(\mathcal{A})$.

b) El kernel \mathcal{K} satisface la siguiente condición de simetría:

$$A(x)p(x)\mathcal{K}(x, y) = A(y)p(y)\mathcal{K}(y, x). \quad (4-22)$$

c) Si $f \in L^2(\Gamma)$, entonces la función $u := \mathbf{K}^*[f]$ cumple que $\frac{1}{Ap}u \in \text{Dom}(\mathcal{A})$, y $\mathcal{L}[\frac{1}{Ap}u] = \frac{\sigma}{AD}f$.

d) $u \in L^2(\Gamma)$ satisface $\mathbf{K}^*[u] = \lambda u$ si y sólo si $v := \frac{1}{Ap}u$ satisface $\mathcal{L}[v] = \frac{1}{\lambda}qv$.

Demostración.

La afirmación a) se sigue de (4-6) y la definición (4-9) de \mathcal{K} .

Para la parte b), por Lema 4.2.1 el operador \mathcal{L} es auto-adjunto respecto a la medida dAD en $Dom(\mathcal{A})$. Sean $f, g \in \mathcal{C}_0^\infty(\Gamma)$ y considere las soluciones u y v a $\mathcal{L}[u] = f$ y $\mathcal{L}[v] = g$ respectivamente. Entonces

$$u(y) = \int_{\Gamma} G(y, x)f(x) dx, \quad y \quad v(x) = \int_{\Gamma} G(x, y)g(y) dy.$$

Reemplazando en (4-19) y aplicando el teorema de Fubini se sigue que

$$\int_{\Gamma} \int_{\Gamma} G(x, y)g(y)f(x)A(x)D(x) dx dy = \int_{\Gamma} \int_{\Gamma} G(y, x)g(y)f(x)A(y)D(y) dx dy,$$

y como f, g son arbitrarias, entonces

$$G(x, y)A(x)D(x) = G(y, x)A(y)D(y).$$

Reemplazando (4-18) en esta última ecuación, se obtiene (4-22).

Por otro lado, para la parte c) sea $f \in L^2(\Gamma)$. Aplicando (4-22) a la función $\mathbf{K}^*[f](y) = \int_{\Gamma} \mathcal{K}(x, y)f(x) dx$ se tiene que

$$\frac{\mathbf{K}^*[f](y)}{A(y)p(y)} = \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x) \frac{f(x)}{A(x)p(x)} dx \in Dom(\mathcal{A}).$$

Además, usando (4-18) se obtiene

$$\begin{aligned} \frac{\mathbf{K}^*[f](y)}{A(y)p(y)} &= \int_{\Gamma} G(y, x) \frac{\sigma f(x)}{A(x)D(x)} dx, \\ \mathcal{L} \left[\frac{1}{Ap} \mathbf{K}^*[f] \right] &= \mathcal{L} \left[\int_{\Gamma} G(y, x) \frac{\sigma f(x)}{A(x)D(x)} dx \right] = \frac{\sigma f(y)}{A(y)D(y)}. \end{aligned}$$

Por tanto se tiene la parte c) de la proposición.

La parte d) se sigue directamente de c). Sea $u \in L^2(\Gamma)$. Suponga que $\mathbf{K}^*[u] = \lambda u$ y sea $v := \frac{1}{Ap}u$. Entonces

$$\begin{aligned} \mathcal{L}[v] &= \mathcal{L} \left[\frac{1}{\lambda} \frac{\mathbf{K}^*[u]}{Ap} \right] = \frac{1}{\lambda} \mathcal{L} \left[\frac{1}{Ap} \mathbf{K}^*[u] \right] = \frac{1}{\lambda} \frac{\sigma u}{AD} = \frac{1}{\lambda} \frac{\sigma p}{D} \frac{1}{Ap} u \\ &= \frac{1}{\lambda} qv. \end{aligned}$$

Recíprocamente, suponga que $\mathcal{L}[v] = \frac{1}{\lambda}qv$, esto es, $\mathcal{L}[\frac{1}{Ap}u] = \frac{1}{\lambda}q\frac{1}{Ap}u$. Por (4-18),(4-22) se tiene que

$$\begin{aligned} \frac{u(y)}{A(y)p(y)} &= \int_{\Gamma} G(y, x) \frac{1}{\lambda} q(x) \frac{u(x)}{A(x)p(x)} dx = \frac{1}{\lambda} \int_{\Gamma} \mathcal{K}(y, x) \frac{u(x)}{A(x)p(x)} dx \\ &= \frac{1}{\lambda} \int_{\Gamma} \mathcal{K}(x, y) \frac{A(x)p(x)}{A(y)p(y)} \frac{u(x)}{A(x)p(x)} dx \end{aligned}$$

Por tanto

$$\lambda u = \mathbf{K}^*[u],$$

con lo cual queda probada la proposición. □

El siguiente teorema resume la relación que existe entre \mathbf{K}^* y \mathcal{L} y se sigue como un corolario inmediato de la parte d) de la Proposición 4.2.1.

Teorema 4.2.1. Sean \mathcal{L} y \mathbf{K}^* definidos como en (4-15) y (4-13) respectivamente. Entonces λ es un valor propio de \mathbf{K}^* si y sólo si $\nu = \frac{1}{\lambda}$ es un q -valor propio de \mathcal{L} restringido a $Dom(\mathcal{A})$, es decir, existe una solución u al siguiente problema

$$u \in Dom(\mathcal{A}), \quad \mathcal{L}[u] = \nu qu. \quad (4-23)$$

Además, todos los valores propios del problema (4-23) son reales, acotados inferiormente por uno, y forman un conjunto discreto no acotado.

El hecho que el espectro del problema (4-23) es real, acotado por debajo por uno, y que forme un conjunto discreto no acotado se sigue de resultados generales en von Below [1988] y Pokornyi and Pryadiev [2004]. Como consecuencia inmediata se tiene la siguiente caracterización de persistencia en términos de los parámetros del sistema.

Corolario 4.2.1. Si $\nu_1(\Gamma)$ denota el q -valor propio más pequeño del operador \mathcal{L} restringido a $Dom(\mathcal{A})$, entonces $\lambda_{\mathbf{K}^*} = \frac{1}{\nu_1(\Gamma)}$. Además, la tasa de reproducción crítica está dada por

$$r_{crit}(\mathbf{K}^*) = \mu\left(1 - \frac{1}{\nu_1(\Gamma)}\right) > 0. \quad (4-24)$$

El valor propio más pequeño $\nu_1(\Gamma)$ al problema (4-23) se puede aproximar por medio de cotas que conducen a condiciones suficientes para la persistencia o la extinción y se pueden testear fácilmente.

En Ramirez [2012] se dan estimativos para $r_{crit}(\mathbf{K}^*)$ en términos de las siguientes cantidades:

$$P_e := \frac{V_e L_e}{D_e}, \quad Q_e := \frac{V_e}{\sigma L_e}, \quad e \in \Gamma.$$

La primera cantidad P_e es el número de Peclèt y mide la importancia relativa de la advección y la difusión en los procesos de dispersión. La variable Q_e compara la velocidad media del canal con la velocidad necesaria para atravesar el canal completo durante el tiempo medio en el cual los individuos se desplazan.

Teorema 4.2.2. *Si $r > \mu$ en (4-10) la población persiste. De otra manera, los siguientes estimativos se cumplen:*

$$\min_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{P_e Q_e}{4 + P_e Q_e} \leq \frac{r_{crit}(\mathbf{K}^*)}{\mu} \leq \min_{e \in \partial\Gamma \setminus \{\phi\}} 1 - \frac{4P_e}{4P_e + Q_e(P_e^2 + 4\pi^2)}.$$

Más aún, se tienen la siguientes cotas para $\nu_1(\Gamma)$ dadas por

$$\min_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} 1 + \frac{1}{4} P_e Q_e \leq \nu_1(\Gamma) \leq \min_{e \in \partial\Gamma \setminus \{\phi\}} 1 + \frac{1}{4} P_e Q_e + \pi^2 \frac{Q_e}{P_e}. \quad (4-25)$$

La demostración del Teorema 4.2.2 utiliza técnicas variacionales y teoría de oscilación para problemas de Sturm-Liouville que no consideramos en esta tesis. Para más detalles consultar Ramirez [2012].

4.3. Aplicación del modelo integro-diferencial al modelo de advección-dispersión en redes de drenaje

Como se mencionó en la introducción, el objetivo general de este trabajo es estudiar condiciones de persistencia y extinción de poblaciones en redes heterogéneas, extendiendo así los trabajos de Gutierrez et al. [2012] y Sarhad et al. [2013] que consideran parámetros de advección y difusión constantes sobre toda la red. Con esta tesis se pretende vislumbrar como

las características topológicas de una red de drenaje, los parámetros de movimiento (advección-difusión) y las tasas de reproducción y muerte afectan la persistencia de una población habitando una red de drenaje.

En esta sección se demuestra como el modelo de dispersión por salto descrito por la ecuación integro-diferencial (4-10) se relaciona de manera natural con el modelo de advección-dispersión presentado en el capítulo 3 y descrito por la ecuación (3-11) para el caso $F(u) = ru$ lineal. El objetivo de esta sección es relacionar el máximo valor propio del modelo de advección-difusión con la caracterización de persistencia del modelo de dispersión por salto, es decir, con el máximo valor propio λ_{K^*} del correspondiente operador integral. Para esto se hace uso de la teoría general de semigrupos para operadores de evolución.

4.3.1. Semigrupos y generadores

A continuación se presenta el semigrupo de interés y algunos resultados generales utilizados en este trabajo.

Sea $P(\cdot, x, t)$, $x \in \Gamma$, $t > 0$ que denota la solución fundamental del problema hacia atrás (4-6). Entonces para $g \in L^2(\Gamma)$, $g \geq 0$ se considera la familia de operadores lineales $\{T_t\}_{t \geq 0}$ definida por

$$T_t[g](y) := \int_{\Gamma} g(x)P(y, x, t) dx, \quad g \in L^2(\Gamma), \quad g \geq 0, \quad (4-26)$$

que tiene las siguiente propiedades: T_t es una contracción, i.e., $\|T_t[g]\|_{L^2(\Gamma)} \leq \|g\|_{L^2(\Gamma)}$ para cada $g \in L^2(\Gamma)$, lo cual se sigue de

$$|T_t[g](y)| \leq \int_{\Gamma} |g(x)| |P(y, x, t)| dx \leq \|g\|_{L^2(\Gamma)}.$$

La familia de operadores de transición $\{T_t\}_{t \geq 0}$ tiene la propiedad de semigrupo,

$$T_{t+s} = T_t T_s, \quad \forall s, t \geq 0,$$

donde el lado derecho denota la composición de dos funciones. Esta relación se sigue dado que P satisface la ecuación de Chapman-Kolmogorov

$$\begin{aligned}
(T_t T_s)[g](y) &= T_t[T_s[g]](y) = \int_{\Gamma} T_s[g](x) P(y, x, t) dx \\
&= \int_{\Gamma} \int_{\Gamma} g(z) P(x, z, s) P(y, x, t) dz dx \\
&= \int_{\Gamma} g(z) \int_{\Gamma} P(y, x, t) P(x, z, s) dx dz = \int_{\Gamma} g(z) P(y, z, t + s) dz \\
&= T_{t+s}[g](y).
\end{aligned}$$

Además tenemos que

$$T_0 = I,$$

donde I denota el operador identidad sobre $L^2(\Gamma)$.

T_t es fuertemente continuo dada la continuidad por derecha (4-8) de la densidad P , es decir, para cada $g \in L^2(\Gamma)$ se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow 0^+} T_t[g](y) = \int_{\Gamma} g(x) \lim_{t \rightarrow 0^+} P(y, x, t) dx = \int_{\Gamma} g(x) \delta_y(x) dx = g(y).$$

Dado que $P(y, x, t)$ y $\frac{\partial}{\partial t} P(y, x, t)$ son continuas como funciones de x y t , por (4-7) se tiene que

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{\Gamma} g(x) P(\cdot, x, t) dx = \int_{\Gamma} g(x) \frac{\partial}{\partial t} P(\cdot, x, t) dx.$$

Luego, por (4-6) se tiene que T_t satisface el problema hacia adelante de Kolmogorov, esto es,

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} T_t[g] &= \int_{\Gamma} g(x) \frac{\partial}{\partial t} P(\cdot, x, t) dx = \int_{\Gamma} g(x) \mathcal{A}[P(\cdot, x, t)] dx \\
&= \mathcal{A} \left[\int_{\Gamma} g(x) P(\cdot, x, t) dx \right] = \mathcal{A}[T_t[g]].
\end{aligned} \tag{4-27}$$

En particular, se sigue que el operador \mathcal{A} es el generador infinitesimal del semigrupo fuertemente continuo $\{T_t\}_{t \geq 0}$:

$$\lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{T_t[g] - g}{t} = \frac{\partial}{\partial t} T_t[g] \Big|_{t=0} = \int_{\Gamma} g(x) \frac{\partial}{\partial t} P(\cdot, x, t) dx \Big|_{t=0} = \mathcal{A}[T_t[g]] \Big|_{t=0} = \mathcal{A}[g]. \tag{4-28}$$

Como consecuencia de (4-28) se obtiene la conmutatividad de T_t y \mathcal{A} :

$$\mathcal{A}[T_t[g]] = T_t[\mathcal{A}[g]]. \quad (4-29)$$

Por otro lado, sean $f, g \in L^2(\Gamma)$ tales que $f, g \geq 0$. Haciendo el producto interno en $L^2(\Gamma)$ de $T_t[g]$ y f se sigue que

$$\begin{aligned} \langle T_t[g], f \rangle &= \int_{\Gamma} T_t[g](y) f(y) dy = \int_{\Gamma} \int_{\Gamma} g(x) P(y, x, t) f(y) dx dy \\ &= \int_{\Gamma} g(x) \int_{\Gamma} f(y) P(y, x, t) dy dx \\ &= \left\langle g, \int_{\Gamma} f(y) P(y, x, t) dy \right\rangle. \end{aligned}$$

Por tanto, la familia dual de operadores a (4-26) está dada por

$$T_t^*[f](x) := \int_{\Gamma} f(y) P(y, x, t) dy, \quad f \in L^2(\Gamma), f \geq 0. \quad (4-30)$$

De igual forma como se probó para la familia de operadores (4-26), se tiene que la familia dual (4-30) es un semigrupo de operadores fuertemente continuo. La siguiente proposición establece que (4-30) satisface el problema hacia adelante (4-7).

Proposición 4.3.1. *Sea \mathcal{A}^* el operador definido en (4-7) y $\{T_t^*\}_{t \geq 0}$ el semigrupo de operadores fuertemente continuo definido en (4-30). Si $f \in L^2(\Gamma)$, $f \geq 0$, entonces T_t^* satisface*

$$\frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f] = \mathcal{A}^*[T_t^*[f]], \quad T_0^*[f] = f. \quad (4-31)$$

Demostración.

Por (4-7) se sigue que $T_t^*[f] \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$ para cada $f \in L^2(\Gamma)$. Además, $P(y, x, t)$ y $\frac{\partial}{\partial t} P(y, x, t)$ son continuas como funciones de y y t . Luego

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{\Gamma} f(y) P(\cdot, x, t) dy = \int_{\Gamma} f(y) \frac{\partial}{\partial t} P(y, \cdot, t) dy.$$

Sea $g \in L^2(\Gamma)$, $g \geq 0$. Tomando el producto interno en $L^2(\Gamma)$ para $\frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f]$ y g se tiene que

$$\begin{aligned} \left\langle \frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f], g \right\rangle &= \int_{\Gamma} \frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f](x) g(x) dx = \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Gamma} \int_{\Gamma} P(y, x, t) f(y) g(x) dy dx \\ &= \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Gamma} \int_{\Gamma} f(y) g(x) P(y, x, t) dx dy = \int_{\Gamma} f(y) \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Gamma} g(x) P(y, x, t) dx \\ &= \int_{\Gamma} f(y) \frac{\partial}{\partial t} T_t[g](y) dy = \left\langle f, \frac{\partial}{\partial t} T_t[g] \right\rangle. \end{aligned}$$

Por (4-27), (4-29) y Teorema 4.1.1 se sigue que

$$\begin{aligned} \left\langle f, \frac{\partial}{\partial t} T_t[g] \right\rangle &= \langle f, \mathcal{A}[T_t[g]] \rangle = \langle f, T_t[\mathcal{A}[g]] \rangle \\ &= \langle T_t^*[f], \mathcal{A}[g] \rangle = \langle \mathcal{A}^*[T_t^*[f]], g \rangle. \end{aligned}$$

Luego

$$\left\langle \frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f], g \right\rangle = \langle \mathcal{A}^*[T_t^*[f]], g \rangle, \quad \forall g \in L^2(\Gamma), g \geq 0.$$

Por tanto

$$\frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f] = \mathcal{A}^*[T_t^*[f]]. \quad (4-32)$$

□

Como un corolario inmediato de (4-32) se sigue que el operador \mathcal{A}^* es el generador infinitesimal del semigrupo T_t^* .

A continuación se presentan algunas de las propiedades generales para semigrupos fuertemente continuos cuya demostración puede consultarse en [Pazy, 1983, pág. 8].

Proposición 4.3.2. *Si $\{G_t\}_{t \geq 0}$ un semigrupo fuertemente continuo definido en un espacio de Banach X y \mathcal{B} su generador infinitesimal, entonces se tienen las siguientes propiedades:*

- a) *Existen $w \geq 0$ y $M \geq 1$ tales que para cada $t \geq 0$, $\|G_t\| \leq Me^{wt}$.*
- b) *Para cada $f \in X$, la función $\phi_f : [0, \infty) \rightarrow X$ definida por $\phi_f(t) = G_t[f]$ es continua.*
- c) *Para cada $f \in X$,*

$$\lim_{\delta \rightarrow 0^+} \frac{1}{\delta} \int_t^{t+\delta} G_s[f] ds = G_t[f].$$

- d) *\mathcal{B} es un operador cerrado.*

Observar que la parte b) de la proposición anterior permite dar sentido a la integral de Riemann $\int_a^b G_s[f] ds$ para toda $f \in X$.

Lema 4.3.1. *Sea $\{G_t\}_{t \geq 0}$ un semigrupo fuertemente continuo como el definido en (4-26) y \mathcal{B} su generador infinitesimal. Entonces para cada $f \in \mathcal{C}(\Gamma)$*

$$\int_0^t G_s[f] ds \in \text{Dom}(\mathcal{B}), \text{ y } G_t[f] = f + \mathcal{B} \left[\int_0^t G_s[f] ds \right].$$

Ahora, sea $\sigma > 0$ como en (4-9) y considere la familia $\{S_t^*\}_{t \geq 0}$ de operadores lineales definida sobre $L^2(\Gamma)$ por

$$S_t^* = e^{-\sigma t} T_t^*,$$

donde $\{T_t^*\}_{t \geq 0}$ es el semigrupo de operadores lineales fuertemente continuo como el definido en (4-30). Entonces se tienen las siguientes propiedades: S_t^* es una contracción dado que para cada $f \in L^2(\Gamma)$ se tiene que

$$\|S_t^*[f]\|_{L^2(\Gamma)} = \|e^{-\sigma t} T_t^*[f]\|_{L^2(\Gamma)} = e^{-\sigma t} \|T_t^*[f]\|_{L^2(\Gamma)} \leq e^{-\sigma t} \|f\|_{L^2(\Gamma)} \leq \|f\|_{L^2(\Gamma)}.$$

Además para cada $s, t \geq 0$, S_t^* satisface la propiedad de semigrupo, esto es,

$$S_{t+s}^* = e^{-\sigma(t+s)} T_{t+s}^* = e^{-\sigma t} e^{-\sigma s} T_t^* T_s^* = S_t^* S_s^*.$$

S_t^* es fuertemente continuo debido a que

$$\lim_{t \rightarrow 0^+} S_t^*[f] = \lim_{t \rightarrow 0^+} e^{-\sigma t} T_t^*[f] = T_0^*[f] = f, \quad \forall f \in L^2(\Gamma).$$

Por tanto $\{S_t^*\}_{t \geq 0}$ es un semigrupo de operadores fuertemente continuo. A continuación se calcula el generador infinitesimal para el semigrupo S_t^* .

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{S_t^*[f] - f}{t} &= \left. \frac{\partial}{\partial t} S_t^*[f] \right|_{t=0} = \left. \frac{\partial}{\partial t} (e^{-\sigma t} T_t^*[f]) \right|_{t=0} = -\sigma f + \left. \frac{\partial}{\partial t} T_t^*[f] \right|_{t=0} \\ &= -\sigma f + \mathcal{A}^*[f] = (\mathcal{A}^* - \sigma)[f]. \end{aligned}$$

Por tanto, $\mathcal{A}^* - \sigma$ es el generador infinitesimal del semigrupo S_t^* . Ahora, aplicando el Lema 4.3.1 a S_t^* se sigue que

$$f = e^{-\sigma t} T_t^*[f] + (\sigma - \mathcal{A}^*) \left[\int_0^t e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds \right]. \quad (4-33)$$

Dado que $|T_t^*[f](x)| \leq \|f\|_{L^2(\Gamma)}$ se tiene que T_t^* es uniformemente acotado. Además por la parte a) de la Proposición 4.3.2, $t \mapsto T_t^*[f]$ es continuo. Entonces la integral impropia $\int_0^\infty e^{-\lambda s} T_s^*[f] ds$ existe. Más aún,

$$\begin{aligned} \frac{T_t^* - I}{t} \int_0^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds &= \frac{1}{t} \int_0^\infty e^{-\sigma s} (T_{s+t}^*[f] - T_s^*[f]) ds \\ &= \frac{1}{t} \left[e^{\sigma t} \int_t^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds - \int_0^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds \right] \\ &= \frac{e^{\sigma t} - 1}{t} \int_0^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds - \frac{e^{\sigma t}}{t} \int_0^t e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds \\ &\longrightarrow \sigma \int_0^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds - f, \quad \text{cuando } t \rightarrow 0^+, \end{aligned}$$

i.e., para cada $f \in L^2(\Gamma)$ se tiene que

$$\int_0^\infty e^{-\lambda s} T_s^*[f] ds \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*). \quad (4-34)$$

Luego, haciendo $t \rightarrow \infty$ en (4-33) y utilizando la parte d) de la Proposición 4.3.2 se obtiene

$$f = (\sigma - \mathcal{A}^*) \left[\int_0^\infty e^{-\lambda s} T_s^*[f] ds \right]. \quad (4-35)$$

Como \mathcal{A}^* es el generador infinitesimal del semigrupo $\{T_t^*\}_{t \geq 0}$ fuertemente continuo, por el teorema de Hille-Yosida [ver Pazy, 1983, pág. 8] $(\sigma - \mathcal{A}^*)$ es biyectivo y por tanto

$$(\sigma - \mathcal{A}^*)^{-1}[f] = \int_0^\infty e^{-\sigma s} T_s^*[f] ds. \quad (4-36)$$

Por la Definición 2.2.3, el operador

$$R(\sigma)[f] = (\sigma - \mathcal{A}^*)^{-1}[f] \quad (4-37)$$

es el resolvente del semigrupo $\{T_t^*\}$. En particular $R(\sigma)$ tienen como dominio todo el espacio ambiente $L^2(\Gamma)$ y su rango es $\text{Dom}(\mathcal{A}^*)$. Además, por (4-36), $R(\sigma)$ es la transformada de

Laplace de la función $t \rightarrow T_t^*[f](x)$. En resumen se tiene la siguiente proposición.

Proposición 4.3.3. Sean \mathbf{K}^* y T_t^* definidos como en (4-13) y (4-30) respectivamente. Entonces para $f \in L^2(\Gamma)$, $f \geq 0$ y $\sigma > 0$ como en (4-9) se tiene que

- i) $\mathbf{K}^*[f] \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*)$.
- ii) $\frac{1}{\sigma}\mathbf{K}^*[f] = (\sigma - \mathcal{A}^*)^{-1}[f]$.

Demostración.

Por (4-36) y la Definición 4-30 de T_t^* se sigue que

$$\begin{aligned} \sigma R(\sigma)[f](x) &= \int_0^\infty \int_\Gamma \sigma e^{-\sigma t} P(y, x, t) f(y) dy dt \\ &= \int_\Gamma \left[\int_0^\infty \sigma e^{-\sigma t} P(y, x, t) dt \right] f(y) dy \\ &= \int_\Gamma \mathcal{K}(y, x) f(y) dy. \end{aligned}$$

Por tanto, (4-34)-(4-37) implican que

$$\int_\Gamma \mathcal{K}(y, x) f(y) dy \in \text{Dom}(\mathcal{A}^*), \quad (\sigma - \mathcal{A}^*) \left[\int_\Gamma \mathcal{K}(y, x) f(y) dy \right] = \sigma f(x). \quad (4-38)$$

□

De manera similar, la relación (4-16) implica que

$$\mathbf{K}[\cdot] \in \text{Dom}(\mathcal{A}), \quad \frac{1}{\sigma}\mathbf{K} = (\sigma - \mathcal{A})^{-1},$$

de modo que se tiene una relación de dualidad entre los operadores involucrados en el modelamiento de poblaciones de organismos que habitan redes de ríos.

4.3.2. Condiciones de persistencia para el modelo advección-dispersión en una red heterogénea

Existe una relación simple entre los valores propios de los operadores \mathcal{A}^* y \mathbf{K}^* dada en la siguiente proposición.

Proposición 4.3.4. *Sean \mathcal{A}^* y \mathbf{K}^* definidos como en (3-10) y (4-13) respectivamente. Entonces λ es un valor propio de \mathbf{K}^* si y sólo si $\sigma(1 - \frac{1}{\lambda})$ es valor propio de \mathcal{A}^* .*

Demostración.

Sea λ un valor propio del operador \mathbf{K}^* , i.e., existe $f \in L^2(\Gamma)$ tal que $\mathbf{K}^*[f] = \lambda f$. Por la Proposición 4.3.3 se sigue que

$$\begin{aligned} (\sigma - \mathcal{A}^*)^{-1}[f] = \frac{\lambda}{\sigma}f &\Leftrightarrow \frac{\sigma}{\lambda}f = (\sigma - \mathcal{A}^*)[f] \\ &\Leftrightarrow \mathcal{A}^*[f] = \sigma(1 - \frac{1}{\lambda})f. \end{aligned}$$

□

El siguiente teorema describe la relación entre las tasas de reproducción críticas de los modelos (3-25) y (4-10) y es el resultado principal de este trabajo.

Teorema 4.3.1. *Sea $\nu_1(\Gamma)$ el mínimo q -valor propio del operador \mathcal{L} restringido a $\text{Dom}(\mathcal{A})$. Si ω_1 denota el máximo valor propio del operador \mathcal{A}^* , entonces*

$$\omega_1 = \sigma(1 - \nu_1(\Gamma)). \quad (4-39)$$

Además se tiene la siguiente relación entre las tasas críticas de los modelos (3-25) y (4-10):

$$r_{crit}(\mathcal{A}^*) = \frac{\sigma \cdot r_{crit}(\mathbf{K}^*)}{\mu - r_{crit}(\mathbf{K}^*)}, \quad r_{crit}(\mathbf{K}^*) = \frac{\mu \cdot r_{crit}(\mathcal{A}^*)}{\sigma + r_{crit}(\mathcal{A}^*)}. \quad (4-40)$$

Demostración.

Sea ω valor propio de \mathcal{A}^* . Por Corolario 4.2.1 y Proposición 4.3.4, $\nu = \frac{1}{\sigma}(\sigma - \omega)$ es un q -valor propio de \mathcal{L} restringido a $\text{Dom}(\mathcal{A})$ y $\sigma(1 - \nu_1(\Gamma))$ es valor propio de \mathcal{A}^* . Entonces como $\nu_1(\Gamma) \leq \nu$, se sigue que $\sigma(1 - \nu) \leq \sigma(1 - \nu_1(\Gamma))$. Esto es $\omega \leq \sigma(1 - \nu_1(\Gamma))$. Por tanto $\omega_1 = \sigma(1 - \nu_1(\Gamma))$. Además aplicando (4-39) en (3-28) y (4-24) se sigue (4-40).

□

Por el Teorema 4.2.2 interesa únicamente el caso en el cual $r_{crit}(\mathbf{K}^*) < \mu$. Considerando $r_{crit}(\mathcal{A}^*)$ como un parámetro físico del sistema que sólo depende de las características de advección-difusión de la red podemos analizar hechos interesantes que surgen de la relación (4-40).

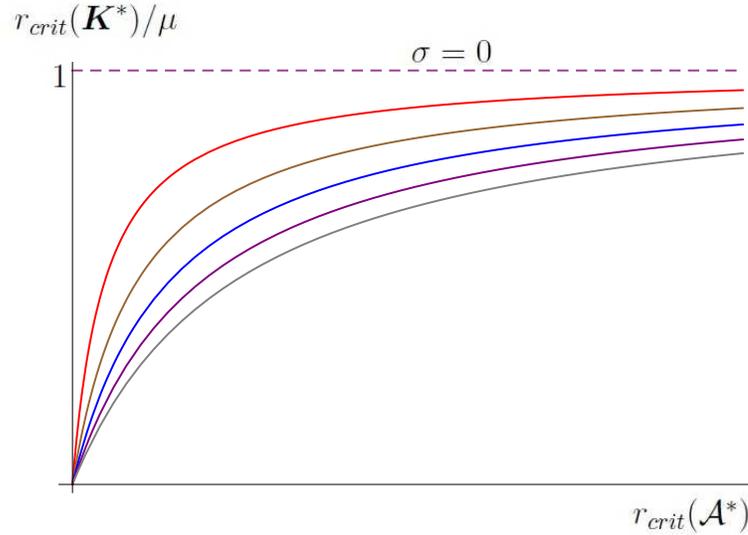


Figura 4-1: $r_{crit}(\mathbf{K}^*)/\mu$ vs $r_{crit}(\mathcal{A}^*)$.

En la gráfica 4-1 se observa que para $\sigma \rightarrow 0$ el tiempo que permanecen los organismos en el agua $\frac{1}{\sigma} \rightarrow \infty$ y no regresan al bentos. Por tanto $r_{crit}(\mathbf{K}^*)/\mu \rightarrow 1$ lo que significa que para que haya persistencia, los organismos se deben reproducir a una tasa mínima igual a μ que es la tasa a la cual los organismos están saltando del bentos. Más aún, a medida que σ aumenta su valor, entonces el tiempo de permanencia de los organismos en el agua baja y $r_{crit}(\mathbf{K}^*)/\mu \rightarrow 0$ lo que mejora en gran medida la posibilidad de persistencia de los organismos.

Adicionalmente, se tiene que

$$\frac{r_{crit}(\mathcal{A}^*)}{r_{crit}(\mathbf{K}^*)} > \frac{\sigma}{\mu}. \quad (4-41)$$

Esto implica que si $\sigma/\mu > 1$, entonces $r_{crit}(\mathcal{A}^*) > r_{crit}(\mathbf{K}^*)$. Es decir, si el tiempo promedio que permanecen los organismos en el bentos es mayor al tiempo que permanecen en el agua, puede existir una tasa de reproducción $r \in (r_{crit}(\mathbf{K}^*), r_{crit}(\mathcal{A}^*))$ tal que la población de organismos en el modelo de dispersión por saltos persiste, mientras que con respecto al modelo de advección difusión la población se extingue. Esto señala una diferencia conceptual entre los resultados arrojados por ambos modelos.

Cotas para la tasa de reproducción crítica del modelo (3-25) se presentan en el siguiente teorema.

Teorema 4.3.2. *Si $r > r_{crit}(\mathcal{A}^*)$ en (3-25) la población persiste. De otra manera los siguientes estimativos se cumplen:*

$$\min_{e \in \mathcal{E}(\Gamma)} \frac{P_e V_e}{4L_e} \leq r_{crit}(\mathcal{A}^*) \leq \min_{e \in \partial\Gamma \setminus \{\phi\}} \frac{1}{4} \frac{V_e}{P_e L_e} (P_e^2 + 4\pi^2). \quad (4-42)$$

Demostración.

La relación (4-40) implica que $r_{crit}(\mathcal{A}^*) = \sigma\nu_1(\Gamma) \frac{r_{crit}(\mathcal{K}^*)}{\mu}$. Entonces por las estimaciones (4-25) del Teorema 4.2.2 se sigue el resultado.

□

Observar que si los coeficientes de advección V y difusión D son constantes en toda la red de drenaje Γ , la población enfrenta extinción inminente si

$$r < \frac{V^2}{4D},$$

que es consistente con el teorema 1 en Sarhad et al. [2013] y recupera completamente la condición de extinción en el caso de una red homogénea.

5 Conclusiones

En este trabajo se aborda el estudio de ecuaciones de evolución sobre redes de drenaje heterogéneas. Se considera el problema de la persistencia y la extinción de poblaciones habitando redes de ríos. Este problema pertenece al campo de la ecología matemática y se desarrolla en el contexto de la teoría grafos cuánticos. Se presenta una revisión unificadora de resultados de persistencia en poblaciones que se dispersan mediante advección-difusión en redes heterogéneas.

En el capítulo 3 se caracterizó la persistencia de una población descrita por el modelo de advección-difusión (3-11) a través del estudio de estabilidad de la solución trivial $u = 0$ con base en la Definición 2.3.2. Para $F(u) = ru(K - u)$ logístico y $F(u) = ru$ lineal, se llevaron a cabo estimativos en $L^2(\Gamma, dA)$ siguiendo la estrategia propuesta por Gutierrez et al. [2012]. Se hallaron cotas para las tasas de reproducción crítica en términos de parámetros como la capacidad de carga del sistema K , el coeficiente de difusión mínimo D_m y la geometría de la red. Los estimativos (3-24) y (3-27) indican que para que haya persistencia, la difusión mínima a lo largo de la red de drenaje debe ser positiva. Estas cotas, aunque son sugerentes, proporcionan poca información y no incluyen la deriva. Las condiciones de frontera que se consideran en este estudio y la heterogeneidad de los coeficientes, no permiten obtener cotas en H^1 para la densidad de población como en el trabajo de Gutierrez et al. [2012]. El análisis en L^2 entonces no descarta la existencia de singularidades en la solución lo cual puede ocurrir en el caso no lineal.

En el capítulo 4 se consideró el modelo integro-diferencial (4-10) en una red de drenaje propuesto por Ramirez [2012]. Para este modelo se caracteriza la estabilidad de la solución trivial $u = 0$, por medio del máximo valor propio $\lambda_{\mathbf{K}^*}$ del operador \mathbf{K}^* definido en (4-13). Este operador está directamente relacionado con un operador de Sturm-Liouville que garantiza la existencia de una tasa de reproducción crítica dada por (4-24). En Ramirez [2012] se dan cotas para esta tasa crítica en términos de los parámetros del sistema y la geometría de la red.

Una caracterización más general para la estabilidad de la solución trivial $u = 0$ a (3-11) con $F(u) = ru$ lineal, se da en términos del máximo valor propio ω_1 del operador \mathcal{A}^* , y está dada por (3-28). Por medio del resolvente del operador \mathcal{A}^* , se relacionan los valores propios del

operador \mathbf{K}^* con los valores propios de \mathcal{A}^* . Se obtienen entonces cotas para la tasa de reproducción crítica del modelo (3-25) sobre una red heterogénea, a partir de las cotas dadas por el Teorema 4.2.2. Tomando valores de referencia como en Ramirez [2012] y Gutierrez et al. [2012] se tiene que: el coeficiente de advección V es de orden 10^{-1} , el coeficiente de difusión D es de orden 10^1 , la longitud L es de orden 10^1 , σ es de orden 10^{-2} . Por tanto, las cotas en (3-24) y (3-27) son de orden 10^{-3} y 10^{-2} respectivamente. Estas cotas son pequeñas en comparación con las cotas en (4-42) que están entre los ordenes 10^{-3} y 10^0 . Por tanto se confirma que los resultados de persistencia que arroja el análisis de valores propios, mejora considerablemente el análisis por medio de estimativos en $L^2(\Gamma, dA)$. Adicionalmente el análisis espectral incluye de manera explícita como depende la persistencia de la advección en la red.

En Sarhad et al. [2013] se consideran coeficientes de advección-difusión constantes sobre toda la red. Esto hace que el estudio de persistencia se reduzca al análisis espectral del operador Laplaciano (segunda derivada espacial) que se sabe tiene muy buenas propiedades. Cuando se consideran redes de drenaje heterogéneas el análisis es mucho más complejo. Por ejemplo, no se tienen operadores autoadjuntos lo que representa una mayor dificultad conceptual. Se recurre entonces a la teoría general de operadores integrales, se consideran problemas de Sturm-Liouville y se utilizan semigrupos de operadores para problemas de evolución de la forma (1-1), (1-2). Con estas herramientas se logra conseguir mayor información de los sistemas en consideración.

La relación (4-40) entre las tasas de reproducción críticas de los modelos (3-25) y (4-10) permiten comparar los mecanismos de transporte para determinados valores de los parámetros σ y μ . Se concluye a través de (4-41) que el modelo de dispersión por salto proporciona cotas más finas para la persistencia que el modelo de advección-difusión. Además, se extiende de manera parcial el análisis de Sarhad et al. [2013] en redes homogéneas, a redes heterogéneas. Por último, en este trabajo se considera la condición de conservación de flujo de agua (3-6) en los nodos interiores de una red de drenaje heterogénea. Sin embargo las redes de ríos reales no presentan este tipo de comportamiento ideal. Como un trabajo a futuro se pueden analizar redes de drenaje heterogéneas donde la condición de flujo cero en los nodos de intersección no quede restringida a conservación hidrológica. Se puede permitir un rango más amplio del comportamiento en las intersecciones interiores para lograr mayores interacciones entre la geometría de la red y los parámetros de movimiento. Esto se verá reflejado en los estimativos de persistencia del modelo. En Sarhad et al. [2013] se considera la condición $A_{e_1}V_{e_1} + A_{e_2}V_{e_2} \leq A_{e_0}V_{e_0}$ en los nodos de intersección de la red, que sería un punto de partida para extender el análisis a redes heterogéneas en esta dirección.

Bibliografía

- Bradley R Anholt. Density dependence resolves the stream drift paradox. *Ecology*, pages 2235–2239, 1995.
- Jurgen Appell, Anatolij Kalitvin, and Petr Zabrejko. *Partial Integral Operators and Integro-Differential Equations: Pure and Applied Mathematics*, volume 230. CRC Press, 2000.
- Gregory Berkolaiko and Peter Kuchment. *Introduction to quantum graphs*. Number 186. American Mathematical Soc., 2013.
- Rabi N Bhattacharya and Edward C Waymire. *Stochastic processes with applications*, volume 61. Siam, 1990.
- Haim Brezis. *Functional analysis, Sobolev spaces and partial differential equations*. Springer, 2011.
- Evan H Campbell Grant, Winsor H Lowe, and William F Fagan. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10(2):165–175, 2007.
- Gary Chartrand, Linda Lesniak, and Ping Zhang. *Graphs & digraphs*. CRC Press, 2010.
- Kim Cuddington and Peter Yodzis. Predator-prey dynamics and movement in fractal environments. *The American Naturalist*, 160(1):119–134, 2002.
- E Brian Davies and Edward Brian Davies. *Spectral theory and differential operators*, volume 42. Cambridge University Press, 1996.
- Reinhard Diestel. *Graph theory: Graduate Texts in Mathematics*, volume 173. Springer-Verlag Heidelberg, New York, 2005.
- William F Fagan. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12):3243–3249, 2002.
- Kurt D Fausch, Christian E Torgersen, Colden V Baxter, and Hiram W Li. Landscapes to riverscapes: Bridging the gap between research and conservation of stream fishes a continuous view of the river is needed to understand how processes interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. *BioScience*, 52(6):483–498, 2002.

- Mark I Freidlin and Alexander D Wentzell. Diffusion processes on graphs and the averaging principle. *The Annals of probability*, pages 2215–2245, 1993.
- Emma E Goldberg, Heather J Lynch, Michael G Neubert, and William F Fagan. Effects of branching spatial structure and life history on the asymptotic growth rate of a population. *Theoretical Ecology*, 3(3):137–152, 2010.
- Juan B Gutierrez, Monica K Hurdal, Rana D Parshad, and John L Teem. Analysis of the trojan y chromosome model for eradication of invasive species in a dendritic riverine system. *Journal of mathematical biology*, 64(1-2):319–340, 2012.
- Sven Erik Jorgensen and Yuri M Svirezhev. *Towards a thermodynamic theory for ecological systems*. Elsevier, 2004.
- Peter Kuchment. Quantum graphs: I. some basic structures. *Waves in Random media*, 14(1):S107–128, 2004.
- Peter Kuchment. Quantum graphs: an introduction and a brief survey. *arXiv preprint arXiv:0802.3442*, 2008.
- Weijiu Liu. *Elementary Feedback Stabilization of the Linear Reaction-Convection-Diffusion Equation and the Wave Equation*, volume 66. Springer, 2009.
- Frithjof Lutscher, Mark A Lewis, and Elizaveta Pachepsky. The effect of dispersal patterns on stream populations. *Siam Review*, 47(4):749–772, 2005.
- Frithjof Lutscher, Mark A Lewis, and Edward McCauley. Effects of heterogeneity on spread and persistence in rivers. *Bulletin of mathematical biology*, 68(8):2129–2160, 2006.
- Frithjof Lutscher, Roger M Nisbet, and Elizaveta Pachepsky. Population persistence in the face of advection. *Theoretical Ecology*, 3(4):271–284, 2010.
- Karl Müller. Investigations on the organic drift in north swedish streams. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 35:133–148, 1954.
- Seth F Oppenheimer. A convection–diffusion problem in a network. *Applied Mathematics and Computation*, 112(2):223–240, 2000.
- Elizaveta Pachepsky, Frithjof Lutscher, and Mark A Lewis. The effect of dispersal patterns on stream populations. *Siam Review*, 47(4):749–772, 2005.
- Amnon Pazy. *Semigroups of linear operators and applications to partial differential equations*. Springer-Verlag, New York, 1983.
- Yu V Pokornyi and AV Borovskikh. Differential equations on networks (geometric graphs). *Journal of Mathematical Sciences*, 119(6):691–718, 2004.

-
- Yu V Pokornyi and VL Pryadiev. The qualitative sturm–liouville theory on spatial networks. *Journal of Mathematical Sciences*, 119(6):788–835, 2004.
- Jorge M Ramirez. Population persistence under advection–diffusion in river networks. *Journal of mathematical biology*, 65(5):919–942, 2012.
- Jonathan Sarhad, Robert Carlson, and Kurt E Anderson. Population persistence in river networks. *Journal of mathematical biology*, pages 1–48, 2013.
- Douglas C Speirs and William SC Gurney. Population persistence in rivers and estuaries. *Ecology*, 82(5):1219–1237, 2001.
- Joachim von Below. Sturm-liouville eigenvalue problems on networks. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 10(4):383–395, 1988.
- Thomas F Waters. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology*, 17(1):253–272, 1972.