**Lección n°5: Modelos de dispersión poblacional basados en difusión**

En esta lección se presenta una síntesis histórica de los modelos de difusión en biología y, a partir de ella, se abordan dos marcos de análisis: la búsqueda de *estados estacionarios* y la de *ondas viajeras*. Se pone especial atención en este último enfoque aplicado a la ecuación de Fisher–KPP, con énfasis en la reducción a EDO para la caracterización de perfiles y velocidades de propagación. Para la orientación general y varios detalles técnicos seguimos [8, 1].

## Breve contexto histórico

En 1951, Skellam estableció una conexión fundamental entre el movimiento aleatorio de las moléculas y el de los organismos en un medio continuo. Su idea básica fue la siguiente: si una población se reproduce a tasa constante $\alpha$ y sus individuos se dispersan de forma aleatoria, entonces la densidad poblacional $P(\mathbf{x}, t)$ puede describirse mediante una ecuación de difusión con crecimiento

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D\,\nabla^2 P \;+\; \alpha\, P, \tag{1}$$

donde

- $D > 0$ es la *tasa de disfusión* (análoga al coeficiente de difusión),
- $\alpha > 0$ es la tasa de reproducción exponencial,
- $P(\mathbf{x}, t)$ denota la densidad de individuos en la posición $\mathbf{x}$ y el instante $t$.

Para entender mejor cómo se expande la población, restringimos el análisis a una dimensión espacial $x \in \mathbb{R}$. Suponiendo una *inoculación puntual* en $x = 0$ a tiempo $t = 0$ con un total de $P_0$ individuos, la solución de (1) es

$$P(x, t) = \frac{P_0}{2\,(\pi\, D\, t)^{1/2}} \exp\!\Big(\alpha\, t \;-\; \frac{x^2}{4\, D\, t}\Big). \tag{2}$$

Un aspecto sorprendente de esta expresión es que las curvas de *equipoblación*

$$P(x, t) = P_i \quad \text{(constante)}$$

se alejan de la fuente original con velocidad lineal asintótica. De hecho, resolviendo $P(\hat{x}, t) = \widetilde{P}$ para grandes $t$ se obtiene

$$\hat{x}(t) \;\sim\; 2\sqrt{\alpha\, D}\;\; t, \tag{3}$$

lo que implica que el *contorno* de la región colonizada crece a velocidad constante $2\sqrt{\alpha D}$.

Este resultado explica por qué Skellam pudo ajustar datos reales —por ejemplo, los contornos de dispersión de la rata almizclera en Europa Central entre 1905 y 1932— y comprobó que la raíz cuadrada del área colonizada crecía linealmente con $t$ (ver Figura 1).

Desde entonces, las ecuaciones de tipo difusión–crecimiento se han ampliado para incluir efectos de competencia, depredación y capacidades de carga logísticas. Un ejemplo clásico es el modelo de Ludwig *et al.* (1979) para el gorgojo de los abetos:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D\,\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \;+\; \alpha\, P\Big(1 - \tfrac{P}{K}\Big) \;-\; \beta\,\frac{P^2}{H^2 + P^2}, \tag{4}$$

donde $K$ es la capacidad de carga, $H$ es la semisaturación en la respuesta funcional y $\beta$ cuantifica la mortalidad por depredación [7].

En la misma línea, y para subrayar la amplitud de fenómenos que pueden capturarse con marcos de difusión–reacción, surgen varios referentes históricos. Para poblaciones microbianas, los modelos de Keller–Segel (1970, 1971) incorporan difusión aleatoria y *taxis* químico, explicando patrones de agregación guiados por gradientes de señal [4, 5]. En ecología de poblaciones, Gurtin y MacCamy (1977) propusieron una difusión dependiente de la

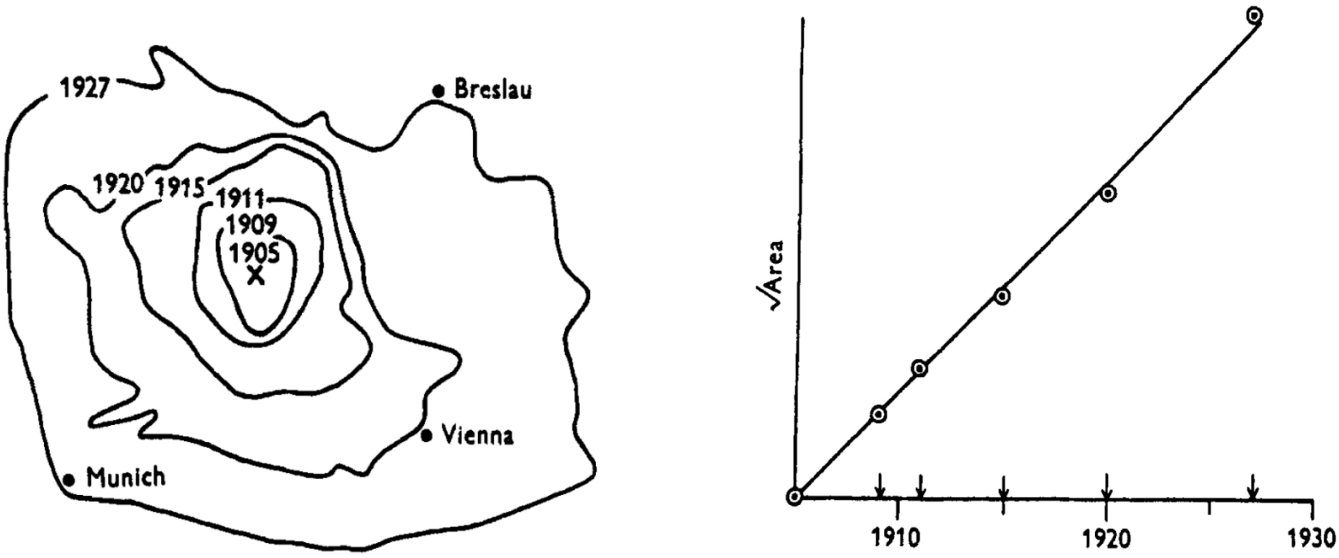


Figura 1: Dispersión de ratas almizcleras en Europa central a lo largo de 27 años, descrita por Skellam (1951) como un proceso de dispersión aleatoria. (a) Contornos de equipoblación: curvas de nivel de $p(x,t)$ para la densidad mínima detectable. (b) Raíz cuadrada del área encerrada por estos contornos en función del tiempo $t$, que evidencia un crecimiento lineal conforme al modelo de crecimiento-dispersión de la ecuación (1). Fuente: Skellam J.G. (1951) [9].

densidad que incrementa con el hacinamiento, dando lugar a soportes espaciales finitos y frentes con expansión controlada [3]. En genética de poblaciones, los trabajos de Fisher (1937) y de Kolmogorov–Petrovskii–Piskunov (KPP) (1937) mostraron que la difusión acoplada a crecimiento logístico genera ondas viajeras con velocidad mínima de invasión [2, 6]. Muchos de estos modelos no tienen solución cerrada en toda su generalidad, pues suelen ser sistemas acoplados de EDP, a menudo no lineales. En lugar de abordar el problema completo, se emplean técnicas de EDOs para estudiar dos clases de soluciones: (i) *estados estacionarios*, que son distribuciones independientes del tiempo, y (ii) *ondas viajeras*, es decir, perfiles que se desplazan a velocidad constante sin deformarse.

### Ejemplo 1. Estado estacionario.

Para encontrar las soluciones estacionarias, partimos de una EDP evolutiva y fijamos $\partial_t(\cdot) = 0$. Así, el sistema en tiempo continuo se reduce a EDOs en la variable espacial. Apliquemos este procedimiento al modelo de dispersión dependiente de la densidad de Bertsch *et al.* (1985), en el que el flujo de cada especie es proporcional al gradiente del total

$$\frac{\partial u}{\partial t} = k_1 \frac{\partial}{\partial x}\left[u \frac{\partial}{\partial x}(u+v)\right], \qquad \frac{\partial v}{\partial t} = k_2 \frac{\partial}{\partial x}\left[v \frac{\partial}{\partial x}(u+v)\right], \; x \in \mathbb{R}, t > 0, \tag{5}$$

donde $u$ y $v$ son las densidades de dos poblaciones que interactúan entre sí y $k_1, k_2 > 0$ son coeficientes de sensibilidad al hacinamiento. Este mecanismo predice fenómenos de *segregación*: si las especies ocupan regiones disjuntas al inicio, tienden a permanecer separadas.

Para este ejemplo, el estado estacionario es un par $(u,\, v)$ con $u_t = v_t \equiv 0$. Entonces la ecuación (5) queda

$$\partial_x\big[u\, \partial_x(u+v)\big] = 0, \qquad \partial_x\big[v\, \partial_x(u+v)\big] = 0, \tag{6}$$

luego integrando una vez se obtienen las constantes de flujo

$$u\, \partial_x(u+v) = C_1, \qquad v\, \partial_x(u+v) = C_2, \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R} \tag{7}$$

A partir de (7) se distinguen tres situaciones.

**Caso 1:** $C_1 = C_2 = 0$**.** Se tiene $u\,(u+v)_x = 0$ y $v\,(u+v)_x = 0$. Surgen dos tipos de soluciones:

$$\begin{aligned}&\text{(i) Soluciones } \textit{segregadas}\text{:} \quad u \equiv 0,\ v \equiv K_2 \quad \text{o} \quad v \equiv 0,\ u \equiv K_1,\\ &\text{(ii) Soluciones } \textit{mixtas}\text{:} \quad (u+v)_x = 0 \ \Rightarrow\ u+v = K,\ \text{esto es, } u = K - v,\end{aligned}$$

con $K, K_1, K_2 \geq 0$ constantes.

**Caso 2:** $C_1 \neq 0$ **y** $C_2 = 0$ (o simétricamente $C_1 = 0$, $C_2 \neq 0$). Entonces $v\,(u+v)_x = 0 \Rightarrow$ o bien $v \equiv 0$ (y caemos en el caso 1) o $(u+v)_x \equiv 0 \Rightarrow u = K - v$ (de nuevo caso 1). Por tanto, las soluciones esencialmente no nuevas se reducen al caso 1.

**Caso 3:** $C_1 \neq 0$ **y** $C_2 \neq 0$**.** Ni $u$ ni $v$ pueden anularse. De (7),

$$(u+v)_x = \frac{C_1}{u} = \frac{C_2}{v} \quad \Rightarrow \quad u = \frac{C_1}{C_2}\,v.$$

Sustituyendo en $(u+v)_x = \dfrac{C_2}{v}$ obtenemos la EDO

$$\left(1 + \frac{C_1}{C_2}\right) v_x = \frac{C_2}{v}.$$

Integrando,

$$\int v\,dv = \frac{C_2}{1 + C_1/C_2}\,x + \text{cte} \quad \Longrightarrow \quad v(x) = \left(2x\,\frac{C_2}{1 + C_1/C_2} + K\right)^{1/2},$$

y, por proporcionalidad,

$$u(x) = \frac{C_1}{C_2}\,v(x).$$

**Observación 1** *Los perfiles anteriores se han presentado en un dominio unidimensional no acotado; en dominios finitos, su existencia y forma dependen de las condiciones de frontera. Además, pueden construirse soluciones por tramos del tipo $u \equiv 0$ o $v \equiv 0$, separadas por puntos de transición, que particionan el dominio en regiones donde predomina una u otra especie, configuración conocida como* segregación.

## Ejemplo 2. Ecuación de Fisher y solución del tipo onda viajera.

El modelo de Fisher (1937) describe la propagación de un alelo ventajoso en una población con difusión aleatoria y crecimiento logístico. Si $p : \mathbb{R} \times [0, \infty) \to (0, 1)$ es la frecuencia del alelo, su dinámica en una dimensión viene dada por

$$p_t = D\,p_{xx} + \alpha\,p(1-p), \tag{8}$$

donde $D > 0$ es la difusividad y $\alpha > 0$ mide la intensidad de la selección. El interés del modelo radica en que genera frentes de invasión biológicamente realistas.

Para encontrar una solución de tipo onda viajera, buscamos soluciones que se desplazan con velocidad constante $v > 0$ manteniendo la forma:

$$p(x,t) = P(z), \qquad z = x - vt.$$

Luego, se tiene que

$$\partial_x p = \frac{dP}{dz}, \qquad \partial_t p = -v\,\frac{dP}{dz}, \qquad \partial_{xx} p = \frac{d^2P}{dz^2}.$$

Sustituyendo en (8) obtenemos la EDO de segundo orden

$$-v\,\frac{dP}{dz} = D\,\frac{d^2P}{dz^2} + \alpha\,P(1-P). \tag{9}$$

Introduciendo $S := -\,dP/dz$, el problema se reduce al sistema autónomo de primer orden

$$\frac{dP}{dz} = -S, \qquad \frac{dS}{dz} = \frac{\alpha}{D}\,P(1-P) - \frac{v}{D}\,S. \tag{10}$$

Las nulclinas son $S = 0$ y $S = \frac{\alpha}{v}P(1-P)$; sus intersecciones $(\bar{P}, \bar{S}) = (0,0)$ y $(1,0)$ representan los estados homogéneos. El análisis lineal arroja los jacobianos

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha/D & -v/D \end{pmatrix}, \qquad J_{(1,0)} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ -\alpha/D & -v/D \end{pmatrix},$$

de donde se deduce que, si $v > 2\sqrt{\alpha D}$, el punto $(0,0)$ es un nodo estable y $(1,0)$ es un punto silla. En ese régimen existe una trayectoria heteroclínica que conecta $(1,0)$ con $(0,0)$, lo que corresponde a un *frente de onda viajera* $P(z)$ que transita de 1 a 0 con velocidad $v$ (véase Fig 2).

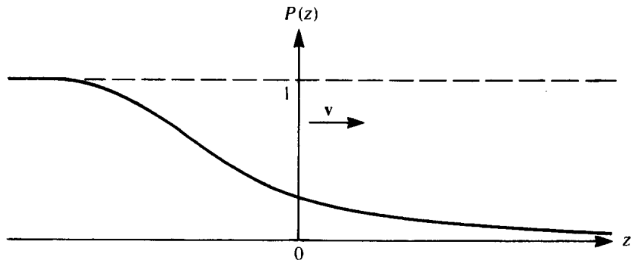


Figura 2: Forma de la onda viajera. $P(z) \to 1$ cuando $z \to -\infty$ y $P(z) \to 0$ cuando $z \to +\infty$. Se indica el sentido y la velocidad de propagación.

En resumen, el método de onda viajera convierte la EDP (8) en el sistema (10), cuyo retrato de fase permite establecer condiciones sobre $v$ para la existencia de frentes biológicamente relevantes.

Para formalizar las soluciones de tipo onda viajera, partimos de la siguiente ecuación reacción–difusión escalar

$$u_t - u_{xx} = f(u), \qquad t \geq 0,\ x \in \mathbb{R}, \tag{11}$$

con no linealidad $f$ de clase $C^1$ que admite dos estados homogéneos $u \equiv 0$ y $u \equiv 1$ (típicamente $f(0) = f(1) = 0$). Un ejemplo paradigmático es el caso de Fisher/KPP, $f(u) = u(1-u)$, que modela invasión genética o proliferación con difusión aleatoria.

**Definición 1** *Se llama* onda viajera *a una solución de* (11) *de la forma*

$$u(t,x) = v(x - ct) = v(z),$$

*que se desplaza con velocidad constante $c \in \mathbb{R}$ sin cambiar de forma. En el contexto de invasión, diremos que la onda conecta los estados 1 y 0 cuando*

$$v(-\infty) = 1, \qquad v(+\infty) = 0. \tag{12}$$

De la Definición 1, se tiene la siguiente ecuación, la cual describe la velocidad de la onda $c$ y el perfil de onda $v$

$$\begin{cases} -v''(x) - c\,v'(x) = f\big(v(x)\big), & x \in \mathbb{R}, \\ v(-\infty) = 1, \qquad v(+\infty) = 0. \end{cases} \tag{13}$$

Si $v$ resuelve (13), también lo hace $v(\,\cdot + a)$ para todo $a \in \mathbb{R}$. Cuando $v$ es monótona (decreciente en el caso $1 \to 0$), cruza cada valor de $(0,1)$ exactamente una vez. En particular existe un único $x_0$ tal que $v(x_0) = \frac{1}{2}$. Trasladando el perfil, $\tilde{v}(x) := v(x + x_0)$, obtenemos otra solución con $\tilde{v}(0) = \frac{1}{2}$.

Integrando (13) en $(-L, L)$ y haciendo $L \to \infty$ (nótese que $v'(\pm\infty) = 0$), se obtiene

$$c = \int_{-\infty}^{\infty} f\big(v(x)\big)\, dx. \tag{14}$$

Por otro lado, multiplicando (13) por $v'(x)$ y usando $(\frac{1}{2}v'^2)' = v''v'$, resulta

$$\frac{1}{2}\big(v'(x)^2\big)' + c\,v'(x)^2 + \frac{d}{dx}F\big(v(x)\big) = 0, \qquad F(u) := \int_0^u f(s)\, ds. \tag{15}$$

Integrando en $\mathbb{R}$ y usando $v'(\pm\infty) = 0$, se deduce

$$c \int_{\mathbb{R}} v'(x)^2 \, dx \;=\; F(1) \;=\; \int_0^1 f(s)\, ds, \tag{16}$$

en concordancia con (14) mediante el cambio $s = v(x)$. Además, la igualdad (16) nos indica en el caso de la ecuación de Fisher/KPP y para soluciones con $0 < v(x) < 1$ y $f(\cdot) \geq 0$, las dos igualdades anteriores implican que $c > 0$. Esto significa que el estado $v \equiv 1$ invade.

Una cuestión que surge ahora es saber cuales son las propiedades de steady states implican que se puede conectarlos por medio de una onda viajera. Por ejemplo, en el caso de Fisher/KPP el término de reacción cumple $f'(0) > 0$ y $f'(1) < 0$: el estado $u \equiv 0$ es inestable, $u \equiv 1$ es estable y, en consecuencia, existe una onda viajera que conecta 1 con 0 y se propaga con velocidad $c > 0$. La literatura ofrece numerosos ejemplos y variantes (véase, por ejemplo, [8]).

## Ejemplo 3. Modelo Fisher/KPP con temperatura de ignición

Consideremos ahora un ejemplo más complejo que consiste en una variante del modelo de Fisher–KPP con temperatura de ignición, donde el término de reacción sólo se activa cuando la densidad supera un umbral $\theta \in (0, 1)$. Para ello sea $\mu > 0$ y consideremos la siguiente función no lineal a trozos

$$f(u) = \begin{cases} 0, & 0 \leq u < \theta, \\ \mu(1-u), & \theta \leq u \leq 1, \end{cases} \tag{17}$$

**Lema 1** *Para $f$ dada por (17), existe una única solución $(c^*, v)$ de (13) tal que $v$ es decreciente y está normalizada por $v(0) = \theta$.*

**Demostración.** Multiplicando (13) por $v'$ e integrando en $\mathbb{R}$,

$$c \int_{-\infty}^{+\infty} \big(v'(x)\big)^2 \, dx = \int_{-\infty}^{+\infty} f\big(v(x)\big)\, v'(x)\, dx = \int_{v=1}^{v=0} f(v)\, dv = \int_0^1 f(u)\, du = \frac{\mu}{2}\,(1-\theta)^2 > 0, \tag{18}$$

de donde se concluye $c > 0$.

Para $x < 0$ ($v > \theta$), se tiene que $f(v) = \mu(1 - v)$. Con $w = 1 - v$ se obtiene $c\,w' + w'' - \mu w = 0$. El polinomio característico $\lambda^2 + c\lambda - \mu = 0$ tiene raíces

$$\lambda_\pm(c) = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 + 4\mu}}{2}, \qquad \lambda_+(c) > 0 > \lambda_-(c),$$

y la solución que decae al $-\infty$ es

$$v(x) = 1 - (1-\theta)\, \exp \lambda_+(c)\, x, \qquad x \leq 0. \tag{19}$$

En cambio, para $x > 0$ ($v < \theta$), se tiene $f(v) = 0$, luego $c\,v' + v'' = 0$ y

$$v(x) = \theta\, \exp -cx, \qquad x \geq 0, \tag{20}$$

usando $v(+\infty) = 0$ y $v(0) = \theta$.

Luego en $x = 0$, tenemos que la continuidad de $v'$ en 0 impone

$$v'(0^-) = v'(0^+) \iff -(1-\theta)\,\lambda_+(c) = \theta\, c, \qquad \lambda_+(c) = \tfrac{1}{2}\Big(-c + \sqrt{c^2 + 4\mu}\Big)\,. \tag{21}$$

Como $\dfrac{d}{dc}\lambda_+(c) = -1 + \dfrac{c}{\sqrt{c^2 + 4\mu}} < 0$ para $c > 0$, la ecuación (21) determina *de manera única* una velocidad $c^* > 0$. Con $c = c^*$, (19)–(20) definen un perfil $v \in C^1(\mathbb{R})$ que cumple (13), $v(-\infty) = 1$ y $v(+\infty) = 0$. Además $v'(x) < 0$ para $x \neq 0$, luego $v$ es estrictamente decreciente. Si existiera otro perfil con $v(0) = \theta$ que conecte 1 con 0, debería satisfacer de nuevo (21), que fija el mismo $c^*$ y determina las constantes, lo que prueba la unicidad del perfil. ■

**Observación 2** *En ignición, la velocidad mínima $c^*$ está determinada por la dinámica a ambos lados del umbral $x = 0$ (no sólo por la cola hacia $+\infty$); es un* frente empujado.

### Ejemplo 4. Modelo de Fisher/KPP con velocidad mínima de onda

Como otro ejemplo analítico, para $\theta \in (0,1)$ y $\mu > 0$, considérese la función continua a trozos

$$f(u) = \begin{cases} \mu(1-\theta)\, u, & 0 \le u \le \theta, \\ \mu\theta\,(1-u), & \theta \le u \le 1. \end{cases} \tag{22}$$

**Lema 2** *Para $f$ dado por (22), existe una velocidad mínima $c^* = 2\sqrt{\mu(1-\theta)}$. Para todo $c \ge c^*$, hay una única solución $(c, v)$ de (13), normalizada por $v(0) = \theta$ y con $v$ decreciente.*

**Demostración.** Trabajamos con el perfil $v$ de la onda viajera, que satisface

$$-v''(x) - c\,v'(x) = f\big(v(x)\big), \qquad x \in \mathbb{R},$$

con $v(-\infty) = 1$, $v(+\infty) = 0$ y $v(0) = \theta$. Por la identidad integral

$$c = \int_{-\infty}^{\infty} f\big(v(x)\big)\, dx > 0,$$

la velocidad debe ser positiva.

Para $x < 0$ tenemos $v > \theta$ y, por lo tanto, $f(v) = \mu\theta(1-v)$. Si $w := 1-v$, la ecuación se vuelve $w'' + c\,w' - \mu\theta\, w = 0$. El polinomio característico $\lambda^2 + c\lambda - \mu\theta = 0$ tiene raíces

$$\lambda_\pm = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 + 4\mu\theta}}{2}, \qquad \lambda_+ > 0 > \lambda_-.$$

La única solución que decae cuando $x \to -\infty$ es

$$v(x) = 1 - (1-\theta)\, \exp\{\lambda_+ x\}, \qquad x \le 0. \tag{23}$$

Para $x > 0$ se cumple $v < \theta$ y $f(v) = \mu(1-\theta)\, v$, de modo que $v$ resuelve $v'' + c\,v' + \mu(1-\theta)\, v = 0$. El polinomio característico $\lambda^2 + c\lambda + \mu(1-\theta) = 0$ tiene dos raíces negativas

$$\mu_\pm = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)}}{2} \;<\; 0.$$

La familia de soluciones que decae cuando $x \to +\infty$ es

$$v(x) = \theta \exp\{\mu_- x\} + a\big(\exp\{\mu_+ x\} - \exp\{\mu_- x\}\big), \qquad x \ge 0, \tag{24}$$

para un parámetro $a \in \mathbb{R}$. Obsérvese que $v > 0$ en $[0, \infty)$ si y sólo si $a \ge 0$.

Como $f$ es continua a trozos, el perfil debe ser $C^1$ en $x = 0$. La continuidad de $v$ ya está incorporada en (23)–(24) mediante $v(0) = \theta$. Igualando derivadas en $x = 0$ obtenemos la relación de compatibilidad

$$-(1-\theta)\, \lambda_+(c) \;=\; \theta\, \mu_-(c)\, a \;+\; a\big(\mu_+(c) - \mu_-(c)\big). \tag{25}$$

Haciendo explícitas las raíces

$$\lambda_+(c) = \frac{-c + \sqrt{c^2 + 4\mu\theta}}{2}, \qquad \mu_\pm(c) = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)}}{2},$$

la igualdad (25) se reescribe como

$$-(1-\theta)\Big[-c + \sqrt{c^2 + 4\mu\theta}\Big] = -\theta\Big[c + \sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)}\Big] + 2a\sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)},$$

$$c - (1-\theta)\sqrt{c^2 + 4\mu\theta} + \theta\sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)} = 2a\sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)}.$$

Para todo $c > 2\sqrt{\mu(1-\theta)}$ el miembro izquierdo de la relación de empalme es estrictamente positivo (la verificación se deja como ejercicio; pista: use $\sqrt{c^2 + 4\mu\theta} > c$ y compare términos con $\sqrt{c^2 - 4\mu(1-\theta)}$). En consecuencia, existe un único $a > 0$ que satisface dicha igualdad. Con este valor de $a$, las expresiones (23)–(24) determinan un perfil

$v$ positivo, continuo y estrictamente decreciente, con empalme $C^1$ en $x = 0$ —esto es, $v'(0^-) = v'(0^+)$— y que cumple $v(-\infty) = 1$ y $v(+\infty) = 0$.

En el caso límite $c = 2\sqrt{\mu(1-\theta)}$, las raíces características coinciden $\mu_+ = \mu_-$ y el decaimiento cuando $x \to +\infty$ es del tipo $x \exp\{\mu_- x\}$ (en lugar de $\exp\{\mu_- x\}$). Este umbral fija la *velocidad mínima*

$$c^* := 2\sqrt{\mu(1-\theta)}.$$

Para todo $c \geq c^*$, la construcción anterior proporciona una única solución normalizada por $v(0) = \theta$, con $v$ decreciente.
Para el caso crítico $c = c^*$, se deja como ejercicio al lector probar la unicidad de la solución. ■

## Referencias


[1] Leah Edelstein-Keshet. *Mathematical Models in Biology*. Vol. 46. Classics in Applied Mathematics. Society for Industrial y Applied Mathematics, 2005. ISBN: 978-0-89871-554-5. DOI: 10.1137/1.9780898719147.

[2] R. A. Fisher. "The Wave of Advance of Advantageous Genes". En: *Annals of Eugenics* 7.4 (1937), págs. 355-369.

[3] Morton E. Gurtin y Robert C. MacCamy. "On the Diffusion of Biological Populations". En: *Mathematical Biosciences* 33 (1977), págs. 35-49.

[4] E. F. Keller y L. A. Segel. "Initiation of Slime Mold Aggregation Viewed as an Instability". En: *Journal of Theoretical Biology* 26 (1970), págs. 399-415.

[5] E. F. Keller y L. A. Segel. "Model for Chemotaxis". En: *Journal of Theoretical Biology* 30 (1971), págs. 225-234.

[6] A. N. Kolmogorov, I. G. Petrovskii y N. S. Piskunov. "Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique". En: *Moscow University Mathematics Bulletin* 1 (1937). English translation often cited as: *Bull. Moscow Univ., Ser. A, Math. Mech.* (1937), págs. 1-25.

[7] Donald Ludwig, David D. Jones y C. S. Holling. "Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest". En: *SIAM Review* 21.3 (1979), págs. 341-365.

[8] Benoit Perthame. *Parabolic Equations in Biology: Growth, Reaction, Movement*. Lecture Notes on Mathematical Modelling in the Life Sciences. Springer, 2015. DOI: 10.1007/978-3-319-18878-9.

[9] J. G. Skellam. "Random Dispersal in Theoretical Populations". En: *Biometrika* 38.1-2 (1951), págs. 196-218.