



Universidad Autónoma de San Luis Potosí



FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS DE POSGRADO

POSGRADO EN CIENCIAS EN INGENIERÍA QUÍMICA

“Efecto de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing: caso de la difusión anómala”

Tesis presentada para obtener el grado de

Maestro en Ciencias en Ingeniería Química

PRESENTA:

Valdés López Alejandro

DIRECTOR:

Dr. Erik César Herrera Hernández

CODIRECTOR:

Dr. Damián Hernández Herrán

San Luis Potosí

Enero, 2024

“El programa de Maestría en Ciencias en Ingeniería Química de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí pertenece al Sistema Nacional de Posgrados de Calidad (SNP) del CONAHCYT, registro 000896, en el Nivel Consolidado.

Número de registro de la beca otorgada por CONAHCYT: 812437
No. CVU: 1182917



Efecto de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing: caso de la difusión anómala © 2024 by Valdés López Alejandro is licensed under [Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

Mis documentos Documentos Compartir Parámetros página 1 de 1

<input type="checkbox"/>	Título	Informe	Autor	Procesados	Acciones
<input type="checkbox"/>	Efecto de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing: caso de la difusión anómala 1 part - 0 words	11%	Alejandro Valdés López	4 ene 2024 15:03:01	 



Universidad Autónoma de San Luis Potosí
Facultad de Ciencias Químicas
Centro de Investigación y Estudio de Posgrado
Posgrado en Ciencias en Ingeniería Química



“Efecto de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing:
caso de la difusión anómala”

Tesis presentada para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Ingeniería Química

PRESENTA:
Valdés López, Alejandro

DIRECTOR:
Dr. Erik César Herrera Hernández

CODIRECTOR:
Dr. Damián Hernández Herrán

SINODALES:

Dr. Carlos Gilberto Aguilar Madera
Presidente

Firma

Dr. Omar González Ortega
Secretario

Firma

Dr. Erik César Herrera Hernández
Vocal

Firma

Dr. Damián Hernández Herrán
Vocal

Firma

San Luis Potosí, 11 de enero del 2024



San Luis Potosí, S. L. P, México
8 de enero de 2024

Comité Académico del Posgrado en Ciencias en Ingeniería Química
Facultad de Ciencias Químicas de UASLP
PRESENTE

Por medio de la presente comunicamos que la tesis llevada a cabo por el alumno de Maestría IQ. **Alejandro Valdés López**, titulada **“Efecto de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing: caso de la difusión anómala”**, ha sido concluida y aprobada por el comité tutorial para dar inicio a los trámites correspondientes para su titulación. El examen de grado tendrá lugar el próximo jueves 11 de enero de 2024 a las 9:00 h en la sala 1 de exámenes profesionales de la Facultad de Ciencias Químicas.

Atentamente

Dr. Carlos Gilberto Aguilar Madera

Presidente (UANL/FCT)

Dr. Omar González Ortega

Secretario (FCQ/UASLP)

Dr. Erik César Herrera Hernández

Vocal (FCQ/UASLP)

Dr. Damián Hernández Herrán

Vocal (UACM)

DEDICATORIA

A Dios, por darme el aliento para continuar, no importa la complejidad de la tarea.

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores, el Dr. Erik César Herrera Hernández y el Dr. Damián Hernández Herrán, por su amistad y apoyo. Gracias por guiarme en este fascinante mundo de patrones.

Al Dr. Carlos Gilberto Aguilar Madera y al Dr. Omar González Ortega, cuyas recomendaciones fueron muy certeras para mejorar esta investigación.

A todos los profesores del claustro de la maestría que contribuyeron en mi formación profesional, muchas gracias.

A todas aquellas personas que han contribuido a mi crecimiento espiritual y profesional. A todos, sin que me falte nadie, muchísimas gracias.

RESUMEN

El estudio de la formación de patrones inducidos por la difusión, o tipo Turing, es relevante para explicar ciertos fenómenos naturales. No obstante, si bien se han logrado avances notables en sistemas con difusión normal estos han sido limitados si se considera difusión anómala, característica de sistemas complejos como por ejemplo medios fractales o procesos de transporte en medios porosos. Dado que hasta el momento no existe un procedimiento general para resolver este tipo de sistemas en dominios acotados de forma analítica, no existe una teoría general que determine los efectos de las condiciones de frontera en la formación de patrones. Considerando lo anterior el objetivo de esta investigación es analizar mediante un enfoque numérico la influencia de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing para diferentes regímenes de difusión. Se utilizaron como cinéticas las propuestas en el modelo BVAM, y para la modelación de la difusión anómala se consideró una dependencia espacial de los coeficientes de difusión acorde a una ley de potencia. Como resultados, en el trabajo se comprueban diversos fenómenos interesantes como potenciales estados multiestables, la inducción de simetrías debido a las condiciones de frontera y el efecto atractivo de las condiciones de frontera cuando se supera en estas una concentración umbral de los morfógenos. En el trabajo se argumentan implicaciones y/o aplicaciones potenciales de estos comportamientos.

Palabras claves: Patrones de Turing, difusión anómala, condiciones de frontera.

ABSTRACT

The study of pattern formation induced by diffusion, or Turing-type patterns, is relevant for explaining certain natural phenomena. However, while notable advances have been made in systems with normal diffusion, these have been limited when considering anomalous diffusion, characteristic of complex systems such as fractal media or transport processes in porous media. Since there is currently no general procedure for analytically solving such systems in bounded domains, there is no overarching theory that determines the effects of boundary conditions on pattern formation. Considering this, the objective of this research is to numerically analyze the influence of boundary conditions on Turing pattern formation for different diffusion regimes. Kinetics proposed in the BVAM model were used, and for modeling anomalous diffusion, a spatial dependence of diffusion coefficients according to a power law was considered. The results confirm various interesting phenomena, such as potential multistable states, the induction of symmetries due to boundary conditions, and the attractive effect of boundary conditions when a threshold concentration of morphogens is exceeded. The paper discusses implications and/or potential applications of these behaviors.

Keywords: Turing patterns, anomalous diffusion, boundary conditions.

INDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes	4
Justificación	7
Hipótesis	8
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
CAPÍTULO I. FUNDAMENTOS TEÓRICO-METODOLÓGICOS DE LA INVESTIGACIÓN	9
1.1 Sistemas complejos y autoorganización	9
1.2 Patrones inducidos por difusión (sistemas de Turing).....	14
1.2.1 Modelos cinéticos clásicos para el estudio de patrones de Turing	16
1.3. Consideraciones matemáticas para el análisis de sistemas de reacción- difusión.....	21
1.3.1 Condiciones necesarias para la inestabilidad de Turing en sistemas clásicos.....	24
1.4 Particularidades de la difusión anómala.....	27
1.5. Formación de patrones de Turing en sistemas con difusión anómala	30
1.5.1 Patrones de Turing y subdifusión	30
1.5.2 Patrones de Turing y superdifusión	36
1.5.3 Aplicaciones potenciales.....	39
CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS	41
2.1 Metodología utilizada para estudiar el efecto de las condiciones de frontera en la emergencia de patrones de Turing bajo difusión anómala.....	41
2.2 Inclusión de la difusión anómala en el modelo BVAM.....	43
2.3 Procedimiento para la determinación de la inestabilidad de Turing	44
2.3.1 Aplicación al modelo BVAM.....	46
2.4 Selección de parámetros para los estudios numéricos	48
2.5 Geometría, condiciones iniciales y condiciones de frontera utilizadas.....	49
2.6 Implementación computacional en COMSOL Multiphysics.....	51

CAPÍTULO 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	55
3.1 Consideraciones generales obtenidas del análisis de la relación de dispersión	55
3.2 Análisis de la influencia de las condiciones de frontera	57
3.2.1 Condición de frontera tipo Neumann homogénea.....	57
3.2.2 Condición de frontera tipo Dirichlet	59
3.2.3 Condiciones de frontera mixtas	63
3.2.4 Caso de patrones tipo rayas en el modelo BVAM	70
3.4 Algunas consideraciones sobre preguntas abiertas para futuras investigaciones	77
CONCLUSIONES.....	81
RECOMENDACIONES	83
BIBLIOGRAFÍA	84
ANEXOS	123
Anexo 1. Resumen de modelos clásicos usados para estudiar los patrones de Turing.....	123
Anexo 2. Ejemplos de diferentes tipos de difusión y su tratamiento matemático.	124
GLOSARIO.....	125

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplos de pigmentación de la piel en los peces, y el pelaje en cebras y jirafas.

Figura 2. Ejemplos de bifurcaciones.

Figura 3. Ejemplificación de la dinámica no lineal característica del mecanismo de Turing.

Figura 4. Ejemplos de patrones de Turing generados con el modelo BVAM.

Figura 5. Representación geométrica de los casos de estabilidad en sistemas lineales.

Figura 6. Diagrama heurístico utilizado para la conducción de este trabajo.

Figura 7. Representación esquemática de las condiciones de frontera utilizadas.

Figura 8. Ejemplo de las mallas utilizadas en las simulaciones.

Figura 9. Influencia de la razón de difusión entre activador e inhibidor en la ventana de inestabilidad considerando diferentes casos de difusión.

Figura 10. Influencia del parámetro λ en la ventana de inestabilidad para diferentes razones de difusión entre activador e inhibidor.

Figura 11. Influencia del parámetro de escala δ en la ventana de inestabilidad para diferentes casos de difusión.

Figura 12. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Neumann homogénea para diferentes regímenes de difusión.

Figura 13. Casos de biestabilidad en el modelo BVAM.

Figura 14. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, difusión normal ($\lambda = 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 15. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, subdifusión ($\lambda > 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 16. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, superdifusión ($\lambda < 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 17. Influencia de altas concentraciones en las fronteras en los casos de superdifusión.

Figura 18. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, difusión normal ($\lambda = 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 19. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, subdifusión ($\lambda > 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 20. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, superdifusión ($\lambda < 0$) y dinámica tipo manchas.

Figura 21. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda = 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

Figura 22. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda > 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

Figura 23. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda < 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

Figura 24. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda = 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

Figura 25. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda > 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

Figura 26. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda < 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

Figura 27. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Neumann homogénea y dinámica tipo rayas.

Figura 28. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Dirichlet $f = 0$ y dinámica tipo rayas.

Figura 29. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Dirichlet $f = 0.005$ y dinámica tipo rayas.

Figura 30. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I y dinámica tipo rayas.

Figura 31. Efecto del tamaño del dominio en la condición de frontera mixta tipo I y dinámica tipo rayas.

Figura 32. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, $\omega = 1$ y dinámica tipo rayas.

Figura 33. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, $\omega = 10$ y dinámica tipo rayas.

Introducción

INTRODUCCIÓN

La formación de patrones es un fenómeno interesante que se observa en toda la naturaleza, donde un sistema inicialmente homogéneo evoluciona para formar estructuras ordenadas. Formalmente, según Lawton (1999, p. 178), los patrones son regularidades o tendencias ampliamente observables que surgen como consecuencia de principios físicos fundamentales que controlan todos los sistemas, como las leyes de la termodinámica, la selección Darwiniana, etc. En el contexto más específico de los modelos de simulación, Grimm et al., (2005, p. 987) establecen patrones como características definitorias de un sistema y, a menudo, indicadores de procesos y estructuras subyacentes esenciales. Los patrones contienen así información sobre la organización interna de un sistema, pero en forma *codificada*. De manera similar, Unwin (1996, p. 542) define los patrones espaciales como aquella característica de la disposición de los objetos dada por su espaciado entre sí. Estas definiciones son muy amplias y abarcan datos que incluyen series temporales, mapas, distribuciones de frecuencia, tasas de cambio, números y mucho más (O'Sullivan & Perry, 2013, p. 30).

Una clase particular de estos patrones, conocidos como patrones de Turing, se observan independientes del volumen espacial que ocupan, lo que indica que emergen de las interacciones de grados de libertad microscópicos en el sistema (Vesto, 2021). Konow et al., (2021) argumentan que el planteamiento inicial hecho por Turing (1952) era que pequeñas fluctuaciones aleatorias en las concentraciones de sustancias químicas (a las que Turing llamó 'morfógenos'), que reaccionan acopladas y se difunden por el espacio podrían, bajo una dinámica determinada, generar espontáneamente estructuras espaciales organizadas y estacionarias. Esto ocurre producto de la desestabilización del estado homogéneo como resultado de la difusión, por lo que posteriormente el fenómeno sería conocido como inestabilidad impulsada por difusión o inestabilidad de Turing. Específicamente, para que un sistema manifieste la inestabilidad de Turing deben cumplirse tres condiciones: 1) las reacciones químicas deben ser del tipo activador-inhibidor, 2) el inhibidor debe difundirse más rápido que el activador y 3) la razón entre los coeficientes de difusión del inhibidor y el activador debe ser mayor a un umbral o valor crítico.

Si se cumple lo anterior se establece un patrón espacial debido a un equilibrio entre los procesos de activación local y la inhibición de largo alcance proporcionada por la difusión, siendo este mecanismo general (De Wit, 1999). Por esto, sus implicaciones y/o aplicaciones potenciales se extienden a otros sistemas modelados mediante ecuaciones de reacción-difusión en la biología y la medicina (Toda et al., 2019; Young et al., 2022), la economía (Zincenko et al., 2021), la propagación de eventos como enfermedades/incendios (Duan et al., 2019; Steinberg, 2013), en la catálisis heterogénea (Serna et al., 2017; X.-S. Yang, 2003), electroquímica (Lacitignola et al., 2017; Pinto et al., 2020), en óptica no lineal (Arecchi et al., 1999; Staliunas & Sánchez-Morcillo, 2000), etc.

La idea de Turing de la formación de patrones a través de la interacción de especies químicas mediante ecuaciones de reacción-difusión no lineales ha tenido un enorme impacto en la biología de la morfogénesis¹. Especialmente, los patrones de Turing se han destacado como un ejemplo emblemático de estructuras disipativas en sistemas físicos y químicos (Goldbeter, 2018; Prigogine, 1967; Walgraef, 1997) y han ofrecido un laboratorio matemático para la investigación de inestabilidades espaciales (Satnoianu et al., 2000). Sin embargo, como mencionan Kondo et al., (2021), en sus inicios esta teoría no fue reconocida debido a la falta de pruebas experimentales y a la aceptación por los biólogos del modelo de información posicional o modelo de gradiente de morfógeno (Wolpert, 1969, 1989).

No obstante, en el trabajo de Castets et al., (1990) se pudo observar experimentalmente por vez primera este tipo de patrones en un sistema químico, y más recientemente se han encontrado aplicaciones prácticas como un filtro poroso para la purificación de agua (Tan et al., 2018). De esta manera, en la opinión de Konow et al., (2021) la química en particular ha hecho contribuciones significativas al estudio de la morfogénesis tipo Turing, proporcionando múltiples métodos experimentales reproducibles para predecir y estudiar nuevos comportamientos y dinámicas generadas en sistemas de reacción-difusión.

¹ Se entiende por morfogénesis a la formación de un organismo mediante procesos embriológicos de diferenciación de células, tejidos y órganos y el desarrollo de sistemas de órganos de acuerdo con el "modelo" genético del organismo potencial y las condiciones ambientales (Editors of Encyclopaedia Britannica, 2021).

Tomando en consideración lo anterior, las condiciones para la formación de este tipo de patrones son muy estrictas, y se destaca en el proceso la importancia de la difusión. Desde un punto de vista físico, la difusión es el proceso de transporte de moléculas desde una región de alta concentración a una región de baja concentración, impulsado por el movimiento térmico aleatorio de las moléculas. Con el suficiente tiempo este fenómeno conduce a la homogenización de concentraciones sin ningún requerimiento de aporte energético, por lo que es un proceso espontáneo. Despreciando la advección esta se describe bien en muchos contextos mediante la Ley de Fick (Bird et al., 2002, p. 514) y se asocia al ahora conocido movimiento Browniano, que fue explicado por Albert Einstein (1905) y von Smoluchowski (1906). Según dos Santos (2019, p. 3), Einstein propuso un sistema sin correlaciones temporales y espaciales demostrando que la fluctuación de la posición de las partículas está asociada a una distribución Gaussiana, con un comportamiento típico para el desplazamiento cuadrático medio (MSD por sus siglas en inglés) como el mostrado en la Ecuación (1) donde d hace referencia al número de dimensiones y D_j al coeficiente de difusión.

$$\langle r(t)^2 \rangle = 2dD_j t \quad (1)$$

Lo anterior no siempre se cumple dando lugar a sistemas con difusión anómala. Estos se caracterizan típicamente por una proporcionalidad entre desplazamiento cuadrático medio respecto al tiempo t pero siguiendo una ley de potencias, tal como se muestra en la Ecuación (2). En esta expresión cuando $\alpha = 1$ la proporcionalidad es lineal y se recupera la difusión ordinaria (Browniana), mientras que $\alpha < 1$ y $\alpha > 1$ describen los casos de subdifusión y superdifusión respectivamente (Muñoz-Gil, Volpe, et al., 2020). Por otro lado, también se puede dar el escenario donde se mezclan procesos superdifusivos y subdifusivos, dando lugar a una difusión anómala donde el MSD de las partículas también crece de forma proporcional al tiempo. Oliveira et al., (2019) enfatizan que el origen de esta discrepancia es la suposición de que la partícula/sustancia se mueve en un medio infinito sin estructura lo que es generalmente incorrecto cuando el movimiento tiene lugar en un medio complejo. Por lo anterior, la difusión anómala ha sido detectada en escenarios como medios fractales (ben-Avraham & Havlin, 2005), procesos de transporte en medios

porosos (Koch & Brady, 1988), fluctuaciones de los mercados financieros (Bruno et al., 1999; Plerou et al., 2000), crecimiento tumoral (Juliano et al., 2018; Nolte et al., 2011) y fluidos complejos (Guigas et al., 2007; I. Y. Wong et al., 2004).

$$\langle r(t)^2 \rangle \sim K_\alpha t^\alpha, \alpha \neq 1 \quad (2)$$

La investigación sobre la formación de patrones de Turing con difusión normal está bien extendida (Al Saadi & Champneys, 2021; Gandhi et al., 2021; Gomez et al., 2021; Kondo et al., 2021; Konow et al., 2021; Krause, Gaffney, et al., 2021b, 2021a; Painter et al., 2021; Van Gorder, 2021; Veerman et al., 2021; Vittadello et al., 2021), pero si se considera difusión anómala los avances han sido considerablemente más limitados. Por ello el tema sigue siendo novedoso y existe la necesidad de realizar esfuerzos mayores para su comprensión.

Así, desde la identificación de este fenómeno por Turing se ha abierto una dirección de investigación que ha impactado significativamente en todos los campos donde se analizan sistemas complejos que pueden modelarse mediante ecuaciones de tipo reacción-difusión. Los patrones de Turing han pasado de ser curiosidades matemáticas a estructuras deseables para algunos sistemas. No obstante, en la opinión de Krause et al., (2021a) aunque los avances contemporáneos en técnicas, desde la microscopía moderna hasta las perturbaciones genéticas, permiten observaciones experimentales mucho más precisas, los marcos teóricos clásicos de formación de patrones son difíciles de usar para interpretar dicha información directamente. Por ello se necesitan nuevas perspectivas sobre los sistemas de formación de patrones para ayudar a conceptualizar estos datos, además de presentar y probar hipótesis mecanicistas concretas que subyacen a la morfogénesis. Lo anterior es igualmente válido para sistemas que exhiben difusión anómala con la característica que en estos la complejidad es superior.

Antecedentes

La teoría química de la morfogénesis de Alan Turing (1952) es un modelo notable de formación de patrones espaciales, que proporciona un marco mecanicista y predictivo a través del cual se pueden entender muchos sistemas (Woolley et al., 2021). El aspecto más llamativo de esta teoría es la aparición espontánea de estructuras ordenadas a partir de sistemas homogéneos (Krause et al., 2020). En

este sentido, es importante reconocer que los modelos están hechos para ser probados y hay una cita muy común entre físicos y matemáticos de que "todos los modelos son incorrectos, pero algunos modelos son útiles" (Green, 2021).

Establecido lo anterior, las ecuaciones que propuso Turing para su descripción son ecuaciones diferenciales parciales no lineales acopladas (3) conocidas como sistemas de reacción-difusión (Hernández et al., 2009). En estas $u(r, t)$ y $v(r, t)$ representan las concentraciones de morfógenos en la posición r y en el tiempo t . Los términos $f(u, v)$ y $g(u, v)$ modelan la cinética química, mientras que la difusión de u y v se modela por los términos $D_u \nabla^2 u$ y $D_v \nabla^2 v$, respectivamente, siendo D_u y D_v los coeficientes de difusión, que por sentido físico son positivos (Maini & Myerscough, 1997). Entonces, al igual que en otras ecuaciones diferenciales parciales estas deben ser resueltas en algún dominio acotado $\Omega \in \mathbb{R}^n$ con condiciones de contorno que pueden ser de tipo Neumann, Dirichlet, Robin o periódicas, siendo necesario especificar las concentraciones de los morfógenos en todo el dominio para $t = 0, \forall u, v \in \Omega$ (Barrio et al., 1999).

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \nabla^2 u + f(u, v) \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_v \nabla^2 v + g(u, v) \end{aligned} \tag{3}$$

Page et al., (2003) refieren que los términos cinéticos $f(u, v)$ y $g(u, v)$ son representados mediante reacciones que pueden ser tanto hipotéticas o reales, siendo comunes los modelos Brusselator (Prigogine & Lefever, 1968), Gierer–Meinhardt (1972), Schnakenberg (1979), Gray y Scott (1983) y Thomas (1975). Pero recientemente el modelo BVAM introducido por Barrio et al., (1999) ha ganado atención especial debido a su capacidad de producir una amplia variedad de comportamientos “predecibles”, haciéndolo especialmente factible para ganar conocimientos sobre los mecanismos de formación de patrones (Aragón et al., 2012; Woolley et al., 2010).

Como hacen notar Henry et al., (2005), el modelo estándar de reacción-difusión es un proceso limitado en el que se considera que el tiempo que tardan las reacciones en producirse en una zona de reacción dada es mucho menor que el tiempo que tardan los reactivos en difundirse entre las zonas de reacción. Se clasifica además

como un modelo de campo medio en el que se supone que las reacciones por sí mismas no introducen correlaciones entre las especies que se difunden, sino que dependen únicamente de las concentraciones medias locales; por lo tanto, las fluctuaciones microscópicas a nivel atómico se ignoran. Si la concentración de especies es espacialmente homogénea, el modelo de reacción-difusión se reduce a las ecuaciones de velocidad macroscópicas clásicas de la ley de acción de masas (ben-Avraham & Havlin, 2005).

Según Hoyle (2006) usualmente se asume que: 1) el sistema es isótropo (invariante bajo rotaciones) de modo que todas las derivadas en el Laplaciano tienen la misma escala, 2) el sistema es homogéneo (invariancia bajo traslaciones), así como que las difusividades del activador y el inhibidor son constantes. En contraste, estos supuestos no necesariamente se cumplen en todos los sistemas. Por ejemplo, tal es el caso de la difusión de proteínas y lípidos (Javanainen et al., 2013; Metzler et al., 2016), la difusión en medios porosos o desordenados (Bouchaud & Georges, 1990; Metzler et al., 2022), y los patrones de movimiento de los animales (Vilk et al., 2022), entre muchos más casos. Estos se caracterizan porque en su modelación las derivadas presentan un orden fraccionario (Lischke et al., 2020), lo que conduce a ecuaciones diferenciales fraccionarias, permitiendo así analizar patrones más complejos. Otros casos notables son los sistemas donde ocurre difusión cruzada (Gambino et al., 2013; F. Zhang et al., 2022) o donde el coeficiente de difusión depende de la posición (Calderón-Barreto & Aragón, 2022; Gaffney et al., 2023; Van Gorder, 2021).

En gran cantidad de escenarios estos comportamientos están condicionados por una difusión anómala, típica de medios heterogéneos, lo que impone dificultades notorias para el análisis de patrones de Turing. Por lo anterior, tanto a un nivel cualitativo como cuantitativo la influencia de la difusión anómala y su interacción con las reacciones no lineales en la formación y selección de patrones es un tema poco entendido por lo que se considera que es de gran relevancia su investigación. En esta investigación se parte entonces del estudio previo de Hernández et al., (2017) donde demostraron como en el modelo BVAM si se considera difusión anómala se pueden producir patrones de Turing autosimilares. No obstante, en ese estudio solo

se analizó la condición de frontera Neumann homogénea, aunque es conocido que las condiciones de frontera tienen gran influencia en la estructura de los patrones.

Justificación

Las condiciones de contorno juegan un papel crucial en la formación de patrones de Turing. Por ejemplo, en el trabajo de Arcuri y Murray (1986) se exploró cómo las condiciones iniciales y de frontera afectan las soluciones en estado estacionario. Los autores señalan que la sensibilidad de los patrones de solución obtenidos con condiciones de contorno de flujo cero ha sido una crítica seria a la aplicabilidad biológica de los modelos de reacción-difusión. Sin embargo, sus simulaciones muestran que las condiciones de contorno no homogéneas pueden generar patrones "robustos" que son relativamente insensibles a las perturbaciones, lo que niega esta crítica hasta cierto punto.

Dillon et al., (1994) analizaron cómo diferentes condiciones de frontera afectan las propiedades de las soluciones, incluyendo las simetrías, complejidad del diagrama de bifurcación y comportamiento a pequeña escala. Los autores encuentran que las condiciones de frontera mixtas pueden reducir la sensibilidad a cambios de escala y simplificar el conjunto de soluciones. Por otra parte Maini y Myerscough (1997) comprobaron numéricamente que al cambiar de condición de frontera de tipo Neumann homogénea a Dirichlet se puede reducir el valor crítico entre los coeficientes de difusión del inhibidor y el activador. En comparación con el trabajo de Dillon et al., (1994), en el trabajo de estos autores el efecto de la condición de frontera se siente muy dentro del dominio. Estos resultados son relevantes para entender la formación de patrones en desarrollo de extremidades.

Recientemente, Woolley (2022) presentó un análisis teórico y numérico demostrando que las condiciones de frontera pueden cambiar fundamentalmente la estructura de bifurcación en sistemas de Turing, por lo que deben considerarse en un análisis de sensibilidad. Entre los principales hallazgos está que bajo condiciones de frontera tipo Neumann homogénea (flujo cero) la bifurcación de Turing es genéricamente una bifurcación de tipo pitchfork mientras que en tipo Dirichlet, la bifurcación de Turing es una bifurcación transcítica. Esto se deriva analíticamente a través de análisis débilmente no lineal, aunque se destaca que este solo es válido

en una región pequeña cerca del punto de bifurcación. Además, numéricamente se encontró que la rama subcrítica inestable de la bifurcación transcítica puede volverse estable lejos del punto de bifurcación, permitiendo patrones de gran amplitud. De esta manera las condiciones de contorno afectan la simetría y estructura nodal de las soluciones.

En los ejemplos anteriores se puede comprobar que se han realizado notables esfuerzos por conocer la influencia de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing. Pero si se considera el escenario en el que está presente la difusión anómala la comprensión de cómo influyen las condiciones de frontera es todavía muy limitado. Lo anterior fundamenta el origen a esta investigación y el planteamiento de nuestra hipótesis.

Hipótesis

El estudio numérico de la formación de patrones de Turing bajo diferentes regímenes de difusión permitirá revelar el efecto de las condiciones de frontera en sus simetrías y estructuras emergentes.

Objetivo general

Analizar la influencia de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing para diferentes regímenes de difusión.

Objetivos específicos

1. Establecer los elementos teórico-conceptuales relacionados con la formación de patrones de Turing, el fenómeno de difusión anómala, su relación y aplicaciones potenciales.
2. Describir los fundamentos matemáticos para la modelación de los sistemas de reacción-difusión mediante ecuaciones diferenciales parciales.
3. Analizar la influencia de las condiciones de frontera en la formación de los patrones de Turing para diferentes regímenes de difusión, tomando como caso de estudio el modelo BVAM.

Capítulo I

CAPÍTULO I. FUNDAMENTOS TEÓRICO-METODOLÓGICOS DE LA INVESTIGACIÓN

En este capítulo se realiza una revisión del estado del arte referente a la formación de patrones, y específicamente los patrones inducidos por la difusión o patrones de Turing. Se discuten los modelos cinéticos más relevantes para su estudio, así como las dificultades y potencialidades de ampliar el análisis a casos donde la difusión manifiesta un comportamiento anómalo. Además, se abordan algunas consideraciones matemáticas para comprender la interpretación física de las condiciones de frontera y las condiciones necesarias para que se produzca la inestabilidad tipo Turing.

1.1 Sistemas complejos y autoorganización

Según Torres et al., (2021) se entiende por sistema complejo a una colección de objetos o agentes con alta cardinalidad que interactúan entre sí de una manera no lineal tal que el comportamiento colectivo del sistema es inesperado o diferente, o no inmediatamente predecible, de la agregación del comportamiento de las partes individuales. Se cree que este comportamiento colectivo único surge de la dinámica de interacción entre las partes individuales (Kivelson & Kivelson, 2016), pero sucede de manera tan sinérgica que culmina finalmente en un orden de emergencia mayor que la suma de sus partes individuales. Por ello, para su entendimiento, estos sistemas deben analizarse holísticamente.

El análisis de este tipo de sistemas impone grandes retos dado que en común tienen características singulares como (Foote, 2007; Holland, 2014):

1. Son inherentemente complicados o intrincados, ya que tienen factores como el número de parámetros que afectan el sistema, o las reglas que gobiernan las interacciones de los componentes del sistema.
2. Rara vez son completamente deterministas, y los parámetros de estado o los datos de medición solo pueden conocerse en términos de probabilidades.
3. Los modelos matemáticos que describen los sistemas suelen incluir comportamientos no lineales, donde pequeños cambios en las condiciones iniciales producen grandes cambios en los resultados finales.

4. Presentan fenómenos inesperados, en el que eventos muy alejados del comportamiento promedio ocurren con mucha más frecuencia de lo que se predice con una distribución normal.
5. Manifiestan interacciones adaptativas, donde los agentes que interactúan modifican sus estrategias de diversas maneras a medida que se acumula la experiencia.
6. Ocurre la autoorganización en patrones, como es el caso de bandadas de pájaros o cardúmenes de peces (ejemplo de “comportamiento emergente”).

Como señala Casti (2022) los sistemas complejos no son nuevos, pero anteriormente su estudio era costoso, o requería demasiado tiempo, lo que provocaba que no fuera pragmático analizarlos como un todo. Esto cambió con los avances contemporáneos en las ciencias de la computación permitiendo mediante simulaciones numéricas experimentar con las ecuaciones de una manera que antes era imposible y, por lo tanto, desarrollar cierta intuición sobre los sistemas no lineales una vez que se manipulan sus componentes y se observa cómo afectan su comportamiento de una manera científica, controlada y repetible (Strogatz, 2018).

Holovatch et al., (2017) plantean que a medida que los sistemas complejos han sido analizados desde las ciencias matemáticas, se han trabajado intensamente para definir medidas de complejidad cuantitativas, cuyas clasificaciones dependen en gran medida de las características que se elijan como esenciales. En general, no hay una definición de complejidad aceptada por toda la comunidad académica, y es un término que todavía se está construyendo, pero es interesante la clasificación dada por Lloyd (2001) donde las medidas se agrupan de acuerdo con las preguntas que se deben responder, dígame: (i) ¿qué tan difícil es describir el sistema?, (ii) ¿qué tan difícil es crearlo? y, (iii) ¿cuál es su grado de organización?

Así, el grado de dificultad para describir completamente un sistema complejo (i) generalmente se cuantifica con medidas como la información, la entropía y la complejidad algorítmica que a veces se denomina complejidad de Kolmogorov (1968, 1983). Las medidas para responder cuán difícil es crear un sistema complejo (ii) incluyen la complejidad computacional, la profundidad lógica (Bennett, 1988) y la termodinámica (Lloyd & Pagels, 1988). La respuesta a qué tan organizado está

un sistema (iii) se cuantifica en medidas como complejidad efectiva (Gell-Mann & Lloyd, 1996), dimensión fractal (Sandau & Kurz, 1997) y complejidad estocástica (Rissanen, 1989). Otras medidas de complejidad que a veces se utilizan se clasifican en: (i) no computable frente a computable y (ii) determinista frente a estadística (Ladyman et al., 2013), aunque en opinión de Holovatch et al., (2017) se necesita seguir trabajando en este campo para crear nuevas medidas que capturen, por ejemplo, el grado de coevolutividad.

Como se señaló anteriormente, una característica distintiva de los sistemas complejos es la formación de patrones y autoorganización espacial. Estos pueden ser visuales, como en la morfología de la estructura cristalina de un copo de nieve (Nittmann & Stanley, 1987), o más abstractos, como las sucesiones numéricas en las matemáticas (por ejemplo la secuencia de números de Fibonacci) o en las estructuras subyacentes de los idiomas (Semple et al., 2022; Valett, 1983). Aunque los patrones antropogénicos, como puede ser un tejido textil tradicional, son hermosos y han sido admirados desde tiempos remotos estos ocurren en un entorno controlado, por lo que existe mayor interés por discernir las causas que originan la autoorganización en condiciones naturales. Como ejemplos de comportamientos autoorganizados se pueden señalar la formación espontánea de grupos de conversación en una fiesta, la asignación de bienes en una economía descentralizada (Siegenfeld & Bar-Yam, 2020), la disposición regular de las hojas alrededor del tallo de una planta, llamada filotaxis (Reinhardt et al., 2003), o los patrones de pigmentación en animales como peces (Barrio et al., 2009; Kondo et al., 2021), cebras o jirafas ([Figura 1](#)).

Por autoorganización se entiende el proceso mediante el cual un sistema complejo puede ordenarse a sí mismo sin necesidad de una intervención externa. Es decir, es la capacidad de un sistema para crear y mantener patrones o estructuras ordenadas sin que haya un control o coordinación centralizada, lo que implica que estos surgen autónomamente de las interacciones entre los componentes del sistema (Cross & Hohenberg, 1993). Haken (1978, p. 191) ilustró la diferencia entre la autoorganización y la organización con el siguiente ejemplo:

Considere, por ejemplo, un grupo de trabajadores. Hablamos entonces de organización o, más exactamente, de comportamiento organizado si cada trabajador actúa de manera bien definida por órdenes externas dadas, es decir, por el jefe. Se entiende que la conducta así regulada resulta en una acción conjunta para producir algún producto.

Llamaríamos autoorganizado al mismo proceso si no hay órdenes externas dadas, sino que los trabajadores trabajan juntos por algún tipo de entendimiento mutuo, cada uno haciendo su trabajo para producir un producto.

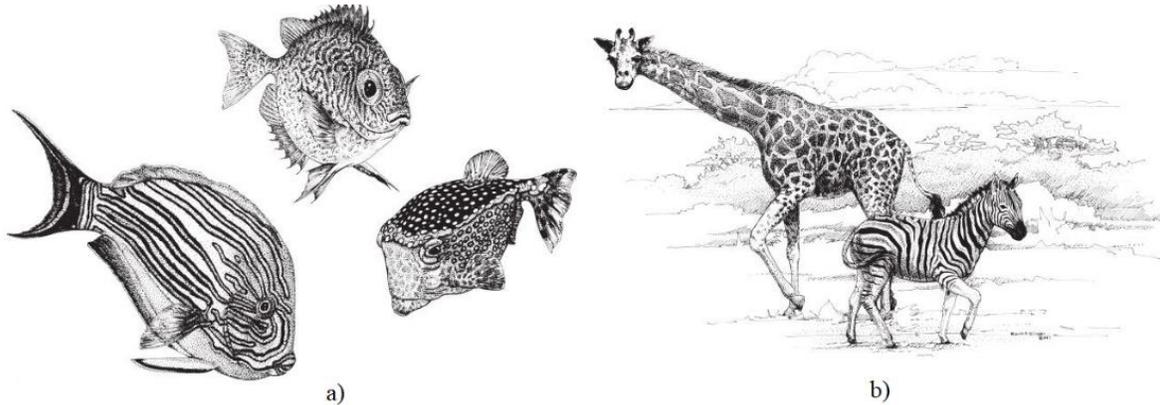


Figura 1. (a) Ejemplos de pigmentación de la piel en los peces (en el sentido de las agujas del reloj desde arriba: pez conejo vermiculado (*Siganus vermiculatus*), pez cofre macho (*Ostracion solorensis*) y pez cirujano (*Acanthurus lineatus*). (b) Patrones del pelaje en cebra y jirafa. Tomado de Camazine et al., (2001, p. 10).

Kwapien y Drozdź (2012) argumentan que el mecanismo de autoorganización tiene su origen en procesos de no equilibrio en los que, al cambiar algún parámetro externo, un sistema inicialmente estable pasa por un punto fijo inestable (Prigogine, 1981). Así, los sistemas en los que se produce tal fenómeno tienen que estar situados lejos de un punto de equilibrio. En los estados de equilibrio las fluctuaciones que pueden desestabilizarlo decaen y no causan efectos macroscópicos persistentes. Incluso si las condiciones de contorno impuestas al sistema no le permiten volver exactamente al estado de equilibrio; este tiende a

residir lo más cerca posible de este estado, lo que se expresa mediante el principio de producción de mínima entropía (Kondepudi & Prigogine, 2014, p. 391; Prigogine, 1945).

Sin embargo, lejos del equilibrio se observa un comportamiento diferente y al cambiar un parámetro de control otras soluciones estables pueden ocurrir debido a bifurcaciones (Figura 2). Entonces, al pasar a través de un punto de bifurcación, el sistema se vuelve inestable e incluso las fluctuaciones microscópicas más pequeñas pueden amplificarse de forma no lineal, lo que hace que el sistema se mueva a un nuevo estado estable. Se forma una estructura denominada disipativa (el sistema produce entropía) pudiendo describirse como un surgimiento del orden debido a una ruptura espontánea de la simetría (Kwapien & Drożdż, 2012).

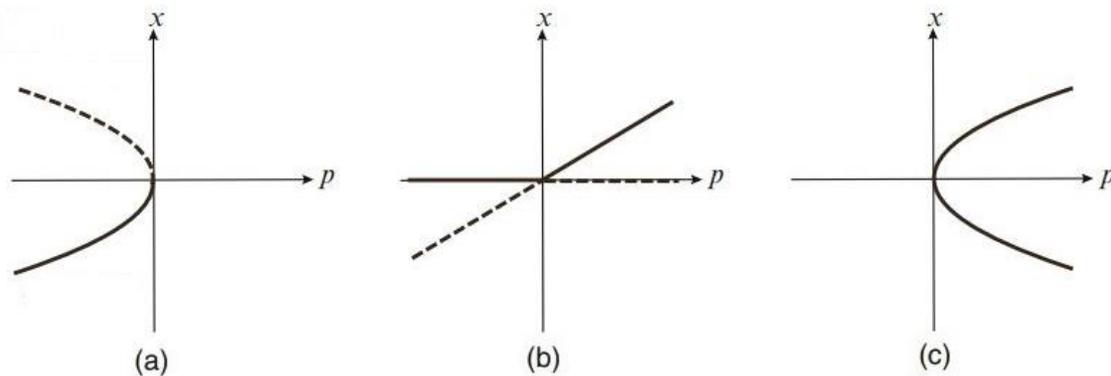


Figura 2. Ejemplos de bifurcaciones: (a) diagrama de bifurcación tipo silla (*saddle-point*), (b) diagrama de bifurcación transcritical y, (c) diagrama de bifurcación tipo horquilla (*pitchfork*). Las curvas sólidas representan estados estacionarios estables, mientras que las curvas punteadas son estados estacionarios inestables. Tomado de Chou y Friedman (2016).

Boissonade (2009) enfatiza que, en el campo de la química, estas estructuras disipativas resultan de la inestabilidad de los estados que se ajustan a la simetría natural de los sistemas gobernados por leyes de evolución no lineal que pueden amplificar pequeñas fluctuaciones. La evolución puede conducir eventualmente a una menor simetría en el tiempo (multiestabilidad, oscilaciones), en el espacio (patrones de concentración estacionarios) o ambos casos (ondas, patrones no estacionarios). El campo de la teoría de la bifurcación es muy extenso, y un tratamiento detallado de todas sus particularidades trasciende el objetivo de este

trabajo. Una excelente introducción es proporcionada por Crawford (1991) mientras que un análisis más detallado se puede encontrar en el libro de Kuznetsov (2023); interesante también es el trabajo de Schiffmann (1980) en el que se aborda específicamente la teoría de la bifurcación aplicada a sistemas de reacción-difusión.

1.2 Patrones inducidos por difusión (sistemas de Turing)

Los patrones de Turing son el resultado de una ruptura espontánea de simetría asociada con una bifurcación estacionaria, un tipo específico de transición de fase de desequilibrio o fenómeno de autoorganización (Castets et al., 1990, p. 2953). Fueron nombrados en honor al matemático Alan Turing y hacen referencia a un tipo especial de patrones que ocurren en sistemas reactivos próximos al estado de equilibrio estable, donde pequeñas perturbaciones pueden desestabilizarlo si se considera la difusión de los compuestos (razón por la que también son conocidos como patrones inducidos por la difusión). Este hecho desafía nuestra intuición porque en prácticamente todos los contextos se espera que la difusión conduzca a la uniformidad, como puede ser cuando se dispersa una gota de colorante en un vaso de agua (Krause, 2021). Una característica distintiva de los patrones de Turing es que en comparación con otras inestabilidades, no están determinados por restricciones o escalas de longitud impuestas externamente, sino principalmente por las reacciones químicas y las tasas de difusión intrínsecas al sistema (Leppänen et al., 2011).

De manera interesante, aunque la motivación inicial de Turing (1952) al introducir este concepto fue: *“discutir un posible mecanismo por el cual los genes de un cigoto podrían determinar la estructura anatómica del organismo resultante”* (morfogénesis), su aplicación a los sistemas biológicos ha resultado ser más complicada de lo que Turing imaginó originalmente (Cross & Greenside, 2009, p. 35). Aunque los patrones de Turing se consideran el principal mecanismo impulsor en la formación de estructuras espaciales, la complejidad de los sistemas biológicos a menudo ha impedido la identificación de los mecanismos moleculares precisos y/o los valores de los parámetros subyacentes (Konow et al., 2021). Sin embargo, más que una curiosidad matemática, sus ideas fueron confirmadas casi 40 años después (Castets et al., 1990) trascendiendo a otros campos una vez que los

modelos de reacción-difusión han sido aplicados satisfactoriamente para describir fenómenos de diferentes campos de la ciencia.

Chen y Buceta (2019) señalan que los elementos básicos de una inestabilidad de Turing son interacciones antagónicas locales entre especies con distintas propiedades de difusividad (activadores frente a inhibidores en un contexto químico, individuos infectados frente a susceptibles en modelos epidemiológicos, etc.), pero no todas las combinaciones de los parámetros dan como resultado una inestabilidad de Turing. De esta manera, las regiones en el espacio de parámetros que conducen a la formación de patrones, así como la periodicidad espacial, generalmente se determinan mediante un análisis de estabilidad lineal (Murray, 1989). Esta técnica se considera entre las más simples, pero es muy importante porque ofrece información relevante próxima al equilibrio.

Por otra parte, se han realizado notables esfuerzos por comprender la formación de patrones lejos del equilibrio en sistemas de reacción-difusión (Krause, Gaffney, et al., 2021b). Por ejemplo, Al Saadi y Champneys (2021) utilizaron un enfoque llamado “dinámica espacial” para estudiar las bifurcaciones en una amplia clase de sistemas, concluyendo que varios aspectos en los diagramas de bifurcación son, en cierto sentido, universales. Otra forma de acercarse a este problema es el estudio asintótico de soluciones localizadas, a veces denominado “*shadow-limit*” (Hale & Sakamoto, 1989; Iron et al., 2001). A pesar de esto, comparativamente, el análisis de estabilidad lineal próximo al equilibrio hace menos suposiciones sobre el operador de transporte, la geometría del dominio de la solución y las no linealidades involucradas, lo que lo convierte en un enfoque más general. No obstante, presenta limitaciones como su incompatibilidad para analizar sistemas lejos del estado del equilibrio, o su incapacidad de abordar los aspectos no lineales de las dinámicas.

Sobre el mecanismo de formación de los patrones de Turing se supone que, inicialmente, el sistema tiene un estado estacionario espacialmente homogéneo inestable a perturbaciones heterogéneas específicas que corresponden a ciertos modos espaciales. En esta situación, si se perturba el sistema su dinámica inherente excita estados heterogéneos específicos iniciando el crecimiento de un patrón determinado por un modo dominante que eventualmente se satura debido a las

interacciones no lineales, formando así distribuciones de concentración espaciales heterogéneas y estacionarias que se conoce como patrón de Turing (Veerman et al., 2021). El mecanismo original de Turing se corresponde al conocido principio de activación de corto alcance e inhibición de largo alcance, involucrando dos morfógenos que actúan como se ilustra en la [Figura 3](#). De esta manera un aspecto fundamental para la formación de patrones de Turing es que las cinéticas de las reacciones químicas deben ser no lineales.

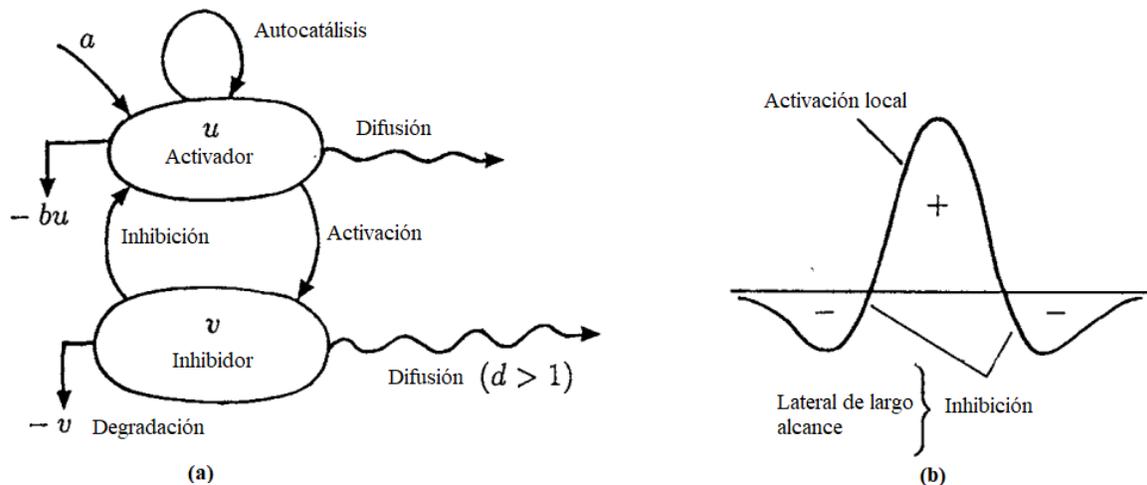


Figura 3. (a) Representación esquemática del sistema de activación-inhibición de Gierer-Meinhardt. (b) Representación espacial de activación local e inhibición de largo alcance. Traducido de Murray (1989).

Quizás por los aspectos contraintuitivos mencionados, las ideas de Turing fueron inicialmente desatendidas hasta que encontraron soporte teórico en el trabajo de la escuela de Bruselas (Prigogine, 1967, 1977; Prigogine & Glansdorff, 1971; Prigogine & Lefever, 2003). Esto en conjunción con las observaciones de sistemas oscilantes hechas por los científicos Boris Pavlovich Belousov y Anatol Zhabotinsky que sentaron las bases para el desarrollo de los sistemas químicos no lineales y la posterior aceptación de la teoría.

1.2.1 Modelos cinéticos clásicos para el estudio de patrones de Turing

De acuerdo con Roth (2011) la historia de la teoría de la formación de patrones biológicos está indirectamente ligada al descubrimiento de la autoorganización en los sistemas químicos, que, a su vez, tiene sus raíces en discusiones teóricas y hallazgos experimentales sobre reacciones químicas oscilantes en fase

homogénea. Sus raíces se remontan al trabajo de Lotka (2002) en el que demostró matemáticamente que la autocatálisis podría conducir a oscilaciones químicas amortiguadas, aunque es de destacar que informes de oscilación electroquímica se remontan al trabajo de Fechner (1828). Pero dado el conocimiento de la época, Lotka (2002) al final del artículo dejó explícito que hasta ese momento no se conocía reacción alguna que siguiera ese comportamiento.

Esto cambió en la década de 1950 cuando el científico ruso Belousov encontró que la reacción entre el ion bromato (BrO_3^-), el ácido cítrico ($C_6H_8O_7$) y el ion cerio (Ce^{4+}) mantenían oscilaciones sostenidas. Pero ante la imposibilidad de explicar el mecanismo de la reacción sus hallazgos fueron inicialmente desestimados por considerarse imposibles (Winfrey, 1984) y solo fueron publicados en ruso (Belousov, 1959; Belousov & Safronov, 1959), lo que limitó mucho su difusión. Sagués y Epstein (2003) señalan que una década después, Zhabotinsky (1964b, 1964a) desarrolló aún más la reacción y logró publicar sus resultados sobre diversas variantes de la reacción original de Belousov. Zhabotinsky reemplazó el ácido cítrico con ácido malónico ($CH_2(CO_2H)_2$) que se ha convertido en el sustrato estándar de la hoy conocida reacción de Belousov-Zhabotinsky (BZ).

Sin embargo, el primer modelo bien desarrollado del fenómeno oscilatorio fue publicado por Prigogine y Lefever (1968), el que fue luego denominado Brusselator por Tyson (1973). Este consistía en cuatro reacciones complejas como se muestra en la Ecuación (4) y su importancia fue trascendental debido a que demostró que un mecanismo químicamente razonable podría exhibir autoorganización. Además, de este se desprendieron otros modelos importantes como el propuesto por Schnakenberg (1979) o Gray y Scott (1983). Por sus contribuciones al estudio de sistemas alejados del equilibrio, Ilya Prigogine recibió el premio Nobel de química en 1977 (Epstein & Pojman, 1998).



Epstein y Showalter (1996) enfatizan que otro avance significativo fue el desarrollo por parte de Field et al., (1972) de un mecanismo químico detallado para la reacción BZ. La simulación numérica del conjunto resultante de aproximadamente 20 ecuaciones de velocidad (Edelson et al., 1975) confirmó que la oscilación química podría explicarse mediante el mismo conjunto de principios de cinética química que se aplican a las reacciones "normales". Field y Noyes (1974) pronto lograron abstraer del mecanismo en un modelo de tres variables, el Oregonator, que contiene la esencia de la química, al tiempo que permite una investigación numérica y analítica detallada de la reacción BZ.

Como se ha señalado, en 1952 Alan Turing publicó su influyente artículo "*The chemical basis of morphogenesis*" en el que planteaba que en sistemas de reacción-difusión la interacción entre dos sustancias químicas hipotéticas (morfógenos) podría dar lugar a patrones y estructuras complejas. Estas ideas de una inestabilidad impulsada por difusión que conducía a la formación de patrones no fueron tomadas seriamente hasta que en la década de 1970 Gierer y Meinhardt (1972) las reintrodujeron en su estudio de Hydra, un invertebrado de agua dulce (Krause, 2021). Desde ese momento, y motivado por los avances en las cinéticas químicas no lineales de la época, la investigación sobre la formación de estas estructuras se volvió un tema de gran interés.

Ya para el trabajo de Murray (1989) se tenía un entendimiento significativo dado que mediante el análisis de estabilidad lineal (ver sección [1.3.1](#)) se conocían las condiciones necesarias para la formación de los patrones de Turing, y dada la naturaleza tan restrictiva de estas se explica el por qué su descubrimiento experimental había sido tan elusivo. Este llegó un año después cuando Castets et al., (1990) demostraron su existencia trabajando con la reacción de clorito-yoduro-ácido malónico (CIMA) (De Kepper et al., 1982) en un reactor de gel de flujo continuo sin agitación. Según Epstein y Showalter (1996) la formación de patrones en reacciones de precipitación también se ha sugerido como un ejemplo de patrones de Turing (Ross et al., 1995). Para una revisión más detallada de estos y otros modelos se recomienda el trabajo de Maini et al., (1997), mientras en el [Anexo 1](#) se

presenta un resumen de los aspectos elementales de los modelos discutidos anteriormente.

El desarrollo de estos modelos cinéticos ha tenido importantes implicaciones en el campo de la ciencia impulsando el estudio de sistemas dinámicos una vez que las reacciones químicas no lineales pueden exhibir una amplia gama de comportamientos, incluidas oscilaciones, propagación de ondas no lineales, caos y formación de patrones. Así, la observación de autoorganización en los sistemas químicos impulsó el estudio de los sistemas complejos, abriendo nuevos campos de investigación en la dinámica no lineal con aplicaciones no solo en química sino también en disciplinas como la matemática, física, biología, medicina, fisiología, ingeniería, etc.

1.2.1.1 El modelo BVAM

El modelo BVAM propuesto por Barrio-Varea-Aragón-Maini es un modelo genérico que permite estudiar el comportamiento de cinéticas generales en presencia de difusión (Barrio et al., 1999). Es decir, para su obtención no se supuso ninguna cinética específica, sino que, asumiendo la conservación de la masa de dos morfógenos, se realizó una expansión de Taylor alrededor de un punto de equilibrio (u^*, v^*) , conservando términos hasta un orden cúbico. Expresado en forma adimensional el modelo BVAM tiene la forma del sistema de ecuaciones diferenciales acoplado que se muestra en la Ecuación (5). En esta ecuación u y v corresponden a las concentraciones de morfógenos, o reactivos químicos, densidad de individuos de una población, etc., según sea el sistema analizado, D es la razón entre los coeficientes de difusión de u y v , respectivamente, δ es un parámetro de escala del sistema, α y β son constantes y los parámetros r_1 y r_2 están asociados a las amplitudes de los términos cúbicos y cuadráticos no lineales que condicionan la selección de los patrones tipo manchas o rayas según los valores asignados.

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \delta D \nabla^2 u + \alpha u(1 - r_1 v^2) + v(1 - r_2 u) \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \delta \nabla^2 v + \beta v \left(1 + \left[\frac{\alpha r_1}{\beta} \right] uv \right) + u(r_2 v - \alpha) \end{aligned} \quad (5)$$

Ermentrout (1991) demostró que la elección del patrón en un sistema de Turing bidimensional depende de la competencia no lineal entre términos cuadráticos y cúbicos en la cinética. Por lo tanto, en el modelo BVAM el término cúbico r_1 favorece la formación de rayas mientras que el término cuadrático r_2 favorece las manchas (Figura 4). Así, las simetrías de los patrones dependen de los valores de estos coeficientes que seleccionan los modos en los que el estado estacionario uniforme es linealmente inestable (Barrio et al., 1999), aunque también influyen otros factores como la escala, las condiciones de frontera, etc. Este entendimiento lo posiciona como un modelo muy atractivo para estudiar los patrones tipo Turing.

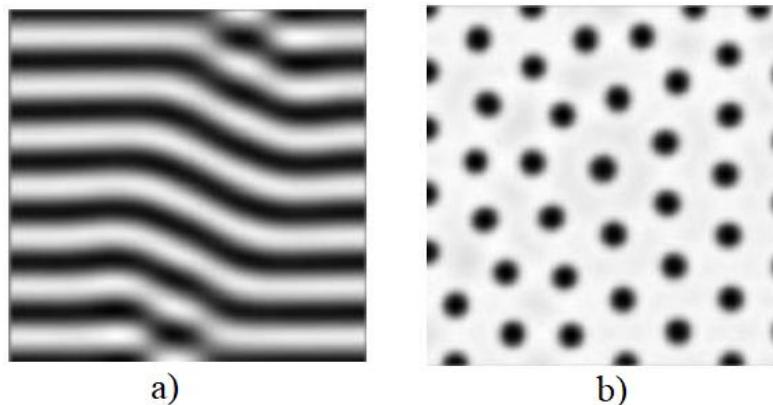


Figura 4. Ejemplos de patrones de Turing tipo rayas (a) y manchas (b) generados con el modelo BVAM. Tomado de Barrio et al., (1999).

Maini y Woolley (2019) plantean que en este modelo se pueden encontrar valores negativos de u y v que parecen no tener sentido físico, pero señalan que u y v no deben interpretarse como concentraciones, sino como desviaciones de algún estado estacionario espacialmente uniforme positivo. Barrio (2010) agrega además que existe la posibilidad de que el sistema presente inestabilidades al salirse de la región de Turing en el espacio de parámetros, manifestando oscilaciones con longitudes de onda del tamaño del dominio donde ocurre la reacción (bifurcación de Hopf), o bifurcación de Turing-Hopf que da lugar a patrones espaciales oscilantes en el tiempo (R. Liu et al., 2007). Así, el modelo BVAM exhibe dinámicas extremadamente ricas que incluyen patrones de Turing, ondas viajeras, oscilaciones temporales y comportamiento caótico (Aragón et al., 2012; Quiroz-Juárez et al., 2019).

Por lo anterior, el modelo ha sido usado ampliamente para analizar diferentes aspectos de los patrones de Turing como la descripción de la pigmentación en animales (Barrio et al., 2009), la influencia del dominio en la formación y selección de los patrones (Barrio et al., 1999; Leppänen et al., 2003), análisis de simetrías (Aragón et al., 2002; Barrio et al., 2002), estudio de las bifurcaciones (Jiménez–Ramírez et al., 2021; Leppänen, 2004; W. Song et al., 2018), condiciones donde la difusión tiene un comportamiento anómalo (Hernández et al., 2017; Varea & Barrio, 2004), etc. No obstante, es preciso señalar que su potencial es mayor encontrando aplicaciones en casos como el modelado de la actividad eléctrica del corazón (Quiroz-Juárez et al., 2019) o el estudio del cerebro (Toole & Hurdal, 2012).

1.3. Consideraciones matemáticas para el análisis de sistemas de reacción-difusión

De acuerdo con Erban y Othmer (2014) existen dos enfoques fundamentales para el modelado matemático de sistemas de reacción-difusión: 1) los modelos deterministas que conducen a ecuaciones diferenciales parciales (EDP) y 2) los modelos estocásticos en los que se siguen eventos individuales de reacción y difusión. Esta diferenciación es importante ya que, por ejemplo, en los modelos deterministas las interacciones locales complejas se reemplazan por un campo efectivo generado por todas las demás partículas, y la ley de acción de masas se usa para describir la dinámica, mientras que en los modelos estocásticos cuando el número de individuos involucrados es pequeño, los efectos aleatorios pueden jugar un papel importante en la supervivencia y distribución espacio-temporal de los individuos (Upadhyay & Iyengar, 2021). Naturalmente el uso de un enfoque u otro depende del sistema analizado y los objetivos perseguidos.

Cuando trabajamos con ecuaciones diferenciales, a menudo necesitamos proporcionar información adicional para obtener una solución única. Esta información adicional se llama condición auxiliar. En términos más generales, si estamos lidiando con n variables independientes, la condición auxiliar consiste en un subconjunto Γ de dimensión $(n - 1)$ respecto al dominio Ω donde se especifican los valores de las variables dependientes (y/o sus derivadas). Por ejemplo, si estamos tratando con dos variables independientes ($n = 2$), las condiciones

auxiliares se pueden especificar en una curva dentro de la región de interés. La aplicación de estas condiciones a la solución general de la ecuación diferencial nos permite encontrar una solución única para el problema en cuestión (Choksi, 2022). De esta manera, una condición inicial es un valor especificado de la solución en un momento o en un punto inicial determinado. Es decir, se trata de una restricción que se impone a la solución en un tiempo o en un punto inicial específico. Por otra parte, las condiciones de frontera, o contorno, caracterizan el comportamiento de la función que satisface la ecuación en la frontera de la región física de interés para todos los momentos de tiempo t (Henner et al., 2020, p. 46). Henner et al., (2020) enfatizan que en algunas situaciones físicas estas se pueden ignorar si están ubicadas lo suficientemente lejos de la región de análisis, como puede ser el caso de medios considerados “infinitos”. Comparativamente estos casos son la minoría, por lo que a continuación se discutirán los tipos de condiciones de frontera: 1) Dirichlet, 2) Neumann, 3) Robin, 4) condiciones de frontera mixtas, y 5) condición de frontera de Cauchy.

En la condición de frontera de Dirichlet (o de primer tipo) el valor de la variable dependiente se prescribe en la frontera, tal como se muestra en la Ecuación (6). En los problemas de reacción-difusión la condición de frontera de Dirichlet generalmente establece una concentración fija del morfógeno en la frontera, pudiendo representar una situación donde el sistema está en contacto con un medio o ambiente que impone esta restricción. Por ejemplo, al considerar la difusión de oxígeno en el suelo, dicho límite se produce en la superficie del suelo, donde la concentración de oxígeno en el aire es constante e igual a la de la atmósfera (Addiscott & Leeds-Harrison, 2005).

$$u(\mathbf{x}) = f(\mathbf{x}) \text{ y } v(\mathbf{x}) = g(\mathbf{x}) \quad \forall \mathbf{x} \in \partial\Omega \quad (6)$$

Por otra parte, en la condición de frontera de Neumann (o de segundo tipo) se prescribe el flux de la variable dependiente normal a la frontera, según se muestra en la Ecuación (7). Este tipo de condición de frontera es la más usada en el contexto del análisis de patrones de Turing, dado que cuando el valor prescrito es cero (condiciones homogéneas) puede analizarse el fenómeno de autoorganización inherente a la dinámica del sistema. La condición de contorno de Robin (o de tercer

tipo) consiste en una combinación lineal de las condiciones de Dirichlet y Neumann en la frontera. En los problemas de reacción-difusión, este tipo de condición puede surgir cuando hay una combinación de concentración fija y flujo a través de la frontera representando escenarios donde el sistema está en contacto con un medio con el que a la vez intercambia material.

$$\frac{\partial u(\mathbf{x})}{\partial \mathbf{n}} = f(\mathbf{x}) \text{ y } \frac{\partial v(\mathbf{x})}{\partial \mathbf{n}} = g(\mathbf{x}) \quad \forall \mathbf{x} \in \partial\Omega \quad (7)$$

$$\text{donde } \frac{\partial p(\mathbf{x})}{\partial \mathbf{n}} = \nabla p(\mathbf{x}) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x})$$

En la condición de frontera mixta se aplican diferentes tipos de condiciones de frontera para diferentes partes del dominio $\partial\Omega$. La condición de frontera mixta es diferente de la condición de Robin porque en la última se aplica la combinación lineal de las condiciones de frontera tipo Dirichlet y Neumann a la misma región de la frontera, mientras que la condición mixta implica diferentes tipos de condiciones de frontera aplicado a diferentes partes del dominio. Finalmente, la condición de frontera de Cauchy es una condición de frontera que impone condiciones tanto para la variable dependiente como para su derivada en la frontera. Esto es equivalente a imponer a la vez la condición de frontera de Dirichlet y la condición de frontera de Neumann. Se diferencia de la condición de Robin porque la condición de Cauchy implica dos restricciones, mientras que la condición de Robin implica solo una restricción sobre la combinación lineal de la función desconocida y sus derivadas. Hacer un análisis detallado de métodos para resolver las ecuaciones diferenciales parciales de sistemas de reacción-difusión está más allá del objetivo de este trabajo, y su selección depende en gran medida de las características del sistema. Por ejemplo, en ecuaciones diferenciales parciales lineales se pueden emplear métodos analíticos como la separación de variables, métodos de transformadas integrales como Laplace y Fourier, métodos de series de potencias o el de funciones de Green (Arendt & Urban, 2023; Choksi, 2022; Evans, 2022; Haberman, 2013). Sin embargo, en las EDP no lineales, como las abordadas en este trabajo, los métodos analíticos generalmente no son aplicables por lo que es necesario recurrir a métodos numéricos que brindan soluciones aproximadas. Entre estos se pueden señalar el método de elementos finitos, el método de volúmenes finitos, el método de

diferencias finitas, el método de colocación, etc., (Bellomo et al., 2007; Brenner & Scott, 2008; Causon & Mingham, 2010; Leveque, 2007; Z. Li et al., 2018; Logan, 2022; Strikwerda, 2004).

1.3.1 Condiciones necesarias para la inestabilidad de Turing en sistemas clásicos

Un sistema de reacción-difusión exhibe inestabilidad de Turing si el estado estacionario homogéneo es estable a pequeñas perturbaciones en ausencia de difusión, pero inestable a pequeñas perturbaciones espaciales cuando hay difusión (Murray, 1989). Méndez et al., (2010) señalan que en los estudios de la dinámica de estos sistemas generalmente se presta limitada atención al comportamiento transitorio y, en cambio, se enfocan en el estado asintótico que alcanza a medida que el tiempo tiende a infinito. Estos pueden ser estados estacionarios, estados periódicos dependientes del tiempo, aperiódicos dependientes del tiempo o estados caóticos. Luego, dado que encontrar soluciones analíticas en estos sistemas con no linealidades tan marcadas es un proceso virtualmente imposible, lo más común es estudiar el comportamiento cualitativo de solución mediante el análisis de estabilidad lineal.

Para este se considera el sistema general presentado en la Ecuación (8) donde \mathbf{C} es el vector de concentraciones de N morfógenos, \mathbf{D} es una matriz cuadrada diagonal cuyos elementos de la diagonal principal son los coeficientes de difusión de los morfógenos y $\mathbf{R}(\mathbf{C})$ es un vector de reacciones químicas. Si bien el análisis de la formación de patrones se puede extender para más de dos morfógenos, típicamente se considera que $N = 2$, por lo que el análisis posterior corresponde a ese caso. El punto fijo se encuentra cuando $\mathbf{R}(\mathbf{C}^*) = \mathbf{0}$ y aunque su determinación puede resultar un ejercicio demandante que requiere usualmente un sistema de álgebra computacional (CAS por sus siglas en inglés), para los sistemas clásicos estos ya son conocidos ([Anexo 1](#)).

$$\frac{\partial \mathbf{C}}{\partial t} = \mathbf{D} \nabla^2 \mathbf{C} + \mathbf{R}(\mathbf{C}) \quad (8)$$

Como se hizo referencia anteriormente, el sistema debe ser estable en ausencia de difusión. Para esto se hace nulo el término difusivo de la Ecuación (8) y se linealiza

el sistema usando una expansión de Taylor alrededor del punto fijo, ignorando términos de orden mayor a los lineales. Posteriormente, si se realiza el cambio de variable $\hat{\mathbf{C}} = (\mathbf{C} - \mathbf{C}^*)$ el sistema se reduce a la Ecuación (9), donde \mathbf{A}^* es la matriz Jacobiana evaluada en el punto fijo.

$$\frac{d\hat{\mathbf{C}}}{dt} = \mathbf{A}^* \hat{\mathbf{C}} \quad (9)$$

De acuerdo con la teoría de los sistemas de ecuaciones diferenciales lineales, para encontrar una solución no trivial de la Ecuación (9) se debe resolver la ecuación característica de la matriz \mathbf{A}^* mostrada en la Ecuación (10), y cuyas soluciones son los valores propios de \mathbf{A}^* . Según Strogatz (2018) las soluciones se entienden como las trayectorias del plano de fase. La forma de la solución de la Ecuación (9) se expresa en función de si los valores propios son reales distintos, repetidos, o valores complejos.

$$\sigma^2 + \sigma \cdot \text{tr}(\mathbf{A}^*) + |\mathbf{A}^*| = 0 \quad (10)$$

Zill et al., (2012) enfatizan que el sistema es estable si, y solo si, todos los valores propios de \mathbf{A}^* tienen partes reales negativas, es periódico si, y solo si, los valores propios de \mathbf{A}^* son puramente imaginarios, y en todos los demás casos el sistema es inestable ([Figura 5](#)). Los sistemas donde $N > 2$ son más complejos y usualmente para su análisis se considera el criterio de Routh–Hurwitz (Bishop & Dorf, 2022; Golnaraghi & Kuo, 2017; Nise, 2020). De acuerdo con lo anterior, para $N = 2$, las condiciones de estabilidad en ausencia de difusión se reducen a las desigualdades mostradas en (11).

$$\begin{aligned} \text{tr}(\mathbf{A}^*) &< 0 \\ |\mathbf{A}^*| &> 0 \end{aligned} \quad (11)$$

Cuando la difusión está presente, se busca una solución separable como superposición de modos normales al sistema linealizado de la Ecuación (8), escribiéndose como una descomposición espectral según lo mostrado en la Ecuación (12). En la Ecuación (12) σ es la tasa de crecimiento de la perturbación en el tiempo t , i es la unidad imaginaria, $k \in \mathbb{N}$ es el número de onda y \mathbf{r} es el vector espacial. Sustituyendo (12) en el sistema linealizado de (8) se llega a

$\mathbf{K}(\mathbf{A}^* - \mathbf{D}k^2 - \boldsymbol{\sigma}) = 0$, para lo que en caso de soluciones no triviales debe cumplirse la Ecuación (13).

$$\mathbf{C} = \mathbf{K} \exp(\boldsymbol{\sigma}(k)t + ik\mathbf{r}) \quad (12)$$

$$|\mathbf{A} - \mathbf{D}k^2 - \boldsymbol{\sigma}| = 0 \quad (13)$$

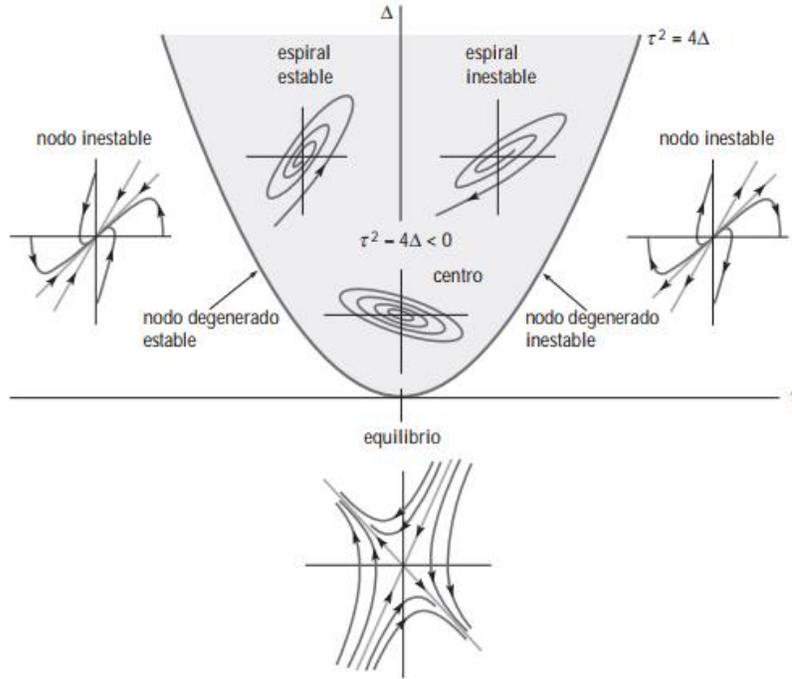


Figura 5. Representación geométrica de los casos de estabilidad en sistemas lineales. En la figura $\tau \equiv tr(\mathbf{A}^*)$ y $\Delta \equiv |\mathbf{A}^*|$. Tomado de Zill et al., (2012, p. 443).

La Ecuación (13) corresponde al problema del valor propio, la cual al ser desarrollada brinda un polinomio $\boldsymbol{\sigma}(k)$ conocido como relación de dispersión. Para que el sistema sea inestable a las perturbaciones espaciales y se produzcan patrones se requiere que $\exists k \in \mathbb{N}^+$ tal que $\Re(\boldsymbol{\sigma}(k)) > 0$. En Murray (1989) se muestra que estas condiciones imponen que en sistemas “tradicionales” de reacción-difusión las inestabilidades tipo Turing solo pueden ocurrir si los parámetros elegidos están dentro del espacio de Turing, dado por las desigualdades mostradas en (14), donde el parámetro $d = \frac{D_v}{D_u}$ es la razón entre el coeficiente de difusión del inhibidor al coeficiente de difusión del activador. Las condiciones señaladas implican que los coeficientes de difusión de los morfógenos no pueden ser iguales, y que los patrones no surgirán si no se supera un $d_c > 1$.

$$\begin{aligned}
\text{I)} \quad & \text{tr}(\mathbf{A}^*) = f_{u^*} + g_{v^*} < 0 \\
\text{II)} \quad & |\mathbf{A}^*| = f_{u^*}g_{v^*} - f_{v^*}g_{u^*} > 0 \\
\text{III)} \quad & df_{u^*} + g_{v^*} > 0 \\
\text{IV)} \quad & (df_{u^*} + g_{v^*})^2 - 4d(f_{u^*}g_{v^*} - f_{v^*}g_{u^*}) > 0
\end{aligned} \tag{14}$$

En la literatura académica existen numerosos trabajos en los que se analizan las condiciones para la emergencia de las bifurcaciones tipo Turing en diversas condiciones (Anma et al., 2012; Hoang & Hwang, 2013; Klika et al., 2012; Korvasová et al., 2015; M. Kuznetsov & Polezhaev, 2020; Satnoianu et al., 2000; Villar-Sepúlveda & Champneys, 2023). Sin embargo, Maini y Woolley (2019) advierten que en el análisis de estabilidad lineal las propiedades derivadas corresponden a la teoría lineal, siendo necesario saber si este se sostiene en el sistema original no lineal. Agregan además que si bien esto se puede explorar hasta cierto punto mediante un análisis débilmente no lineal (*weakly non-linear analysis*) en la vecindad de un punto de bifurcación, en muchos escenarios se debe recurrir a la solución numérica del sistema no lineal para obtener una respuesta más completa.

1.4 Particularidades de la difusión anómala

La difusión es uno de los mecanismos de transporte más destacados que se encuentran en la naturaleza y es la consecuencia macroscópica del movimiento aleatorio de millones de moléculas, cuyo principal efecto consiste en una propagación desde regiones de alta concentración a baja concentración. Si describimos el movimiento de cada molécula como un caminante aleatorio que: 1) en cada paso se mueve una distancia fija Δr , 2) donde la dirección del movimiento es aleatoria y con igual probabilidad, y que 3) cada paso es independiente entre sí (proceso Markoviano), estadísticamente, por el Teorema del Límite Central (CLT), en estas condiciones la posición del conjunto de partículas sigue una distribución Gaussiana. Lo anterior explica la correlación lineal entre el desplazamiento cuadrático medio y el tiempo en la difusión normal según se mostró en la Ecuación (1).

A pesar de esto, los supuestos anteriores no se cumplen en todos los contextos, como cuando las fluctuaciones en el tamaño de los saltos no están acotadas en

promedio, y por lo tanto los caminantes pueden dar saltos de cualquier tamaño generando así superdifusión (esto puede suceder aun cuando el proceso es Markoviano), o cuando el movimiento está sesgado o correlacionado de tal forma que los efectos de memoria hacen que cada paso no sea independiente. Estos comportamientos alternativos se identifican como difusión anómala y son comunes en características topológicas no homogéneas o estructuras fractales. Siguiendo el formalismo de los caminantes aleatorios, se pueden imponer ciertas reglas mediante funciones de probabilidades tanto a las distancias de los saltos de los caminantes $\xi(r)$, como a los tiempos de espera entre saltos $\psi(t)$ para modelar estos casos. Los casos de subdifusión ($0 < \alpha < 1$) y superdifusión ($\alpha > 1$) según el valor de α en la Ecuación (2) dependen entonces si el tiempo característico de espera de la Ecuación (15), y la varianza de la longitud de los saltos mostrado en la Ecuación (16) son finitos o infinitos, respectivamente (Metzler et al., 2014).

$$\langle \tau \rangle = \int_0^{\infty} t \psi(t) dt \quad (15)$$

$$\langle r^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} r^2 \xi(r) d\xi \quad (16)$$

Dependiendo del sistema físico estudiado, el MSD puede variar desde leyes de difusión generalizadas como se ve en la Ecuación (2) hasta situaciones en las que el MSD no es una cantidad bien definida (Zanette & Alemany, 1995). Pero si se considera un movimiento de acuerdo con la Ecuación (2), tanto determinar el origen físico como el valor del exponente α es de gran interés para comprender la naturaleza de los sistemas bajo observación (Muñoz-Gil, Volpe, et al., 2020). Para esto se han desarrollado muchas técnicas que incluyen según Seckler y Metzler (2022): el MSD promediado en conjunto o promediado en el tiempo para determinar el exponente de difusión anómalo y/o diferenciar entre un modelo no ergódico y ergódico (Metzler et al., 2009), la prueba de variación (Magdziarz et al., 2009), la densidad espectral de potencia de trayectoria única para determinar el exponente de difusión anómala (Krapf et al., 2018; Metzler, 2019; Vilks et al., 2022), las estadísticas de primer paso (Condamin et al., 2007) y la codiferencia (Ślęzak et al., 2019). Además, como estas técnicas pueden tener dificultades cuando la cantidad

de datos es escasa, se han publicado trabajos en los que se emplean algoritmos de inteligencia artificial para esta tarea (Bo et al., 2019; Granik et al., 2019; Kowalek et al., 2019; Muñoz-Gil, Garcia-March, et al., 2020). Pero de igual manera, es preciso señalar que en la actualidad es un tema abierto en el que continuamente se hacen aportes (Burnecki et al., 2015; Serov et al., 2020; Thapa et al., 2018).

Por otra parte, aunque la difusión anómala puede corresponder a una gama de diferentes procesos físicos libres de escala que manifiestan el comportamiento tipo ley de potencia de acuerdo a la Ecuación (2) , sus otras propiedades dinámicas pueden diferir significativamente (Metzler et al., 2016). Por lo anterior la difusión anómala ha sido abordada usando diferentes modelos matemáticos entre los que destacan las caminatas aleatorias de tiempo continuo (CTRW) (Montroll & Weiss, 2004), el movimiento Browniano fraccional (FBM) (Mandelbrot & Van Ness, 1968), la ecuación fraccionaria de Langevin (FLE) y la ecuación de Langevin generalizada con núcleo de ley de potencia (GLE) (K. G. Wang et al., 1994), caminatas de Lévy (LW) (Levy, 1937), vuelos de Lévy (LF), movimiento Browniano escalado (SBM) (Lim & Muniandy, 2002) y movimiento recocido de tiempo transitorio (ATTM) (Massignan et al., 2014), entre otros. Para una discusión detallada de los modelos y sus propiedades se recomienda el trabajo de Metzler et al., (2014).

Chen et al., (2010) indican que, a diferencia de la difusión normal, la difusión anómala exhibe características como la interacción de largo alcance y la dependencia de la historia. Por esto el modelo estándar de ecuaciones diferenciales de orden entero no puede describir bien estos comportamientos. En cambio, se ha encontrado que el cálculo fraccional es un enfoque de modelado alternativo efectivo para representar la difusión anómala lo que ha atraído una gran atención en diversos campos de la ciencia y la ingeniería (Patnaik et al., 2020; Sun et al., 2018). Otro enfoque interesante, y uno de los primeros en surgir para describir la difusión anómala, es establecer una dependencia espacial en los coeficientes de difusión, tal como hizo Richardson (1926) para explicar sus mediciones de la dispersión relativa de dos partículas trazadoras en un flujo turbulento.

De esta manera, la difusión anómala se presenta en una serie de contextos diferentes y de gran interés como son el transporte de portadores de carga en

semiconductores amorfos (Blom & Vissenberg, 1998; Gu et al., 1996), transporte en plasma turbulento (Balescu, 1995), difusión en fractales (Metzler & Nonnenmacher, 1997; O'Shaughnessy & Procaccia, 1985a, 1985b), difusión anómala en zeolitas (Huang et al., 2021), propagación de enfermedades según modelos epidemiológicos (Duan et al., 2019; Sarker & Sahani, 2022) y difusión turbulenta de Richardson (Blumen & Klafter, 1999; Richardson, 1926), entre muchos más ([Anexo 2](#)). Para un análisis detallado del tema se recomiendan los trabajos de Bouchaud y Georges (1990), Metzler y Klafter (2000, 2004), Metzler et al., (2014) y Muñoz-Gil et al., (2021). A continuación, se aborda la inclusión de la difusión anómala en sistemas de reacción-difusión y su influencia en la formación de patrones de Turing.

1.5. Formación de patrones de Turing en sistemas con difusión anómala

Desde hace tiempo se conoce que la formación de patrones de Turing depende de condiciones muy precisas que están relacionadas con los coeficientes de difusión de las sustancias, parámetros cinéticos de las reacciones químicas, y de otros aspectos como la geometría y/o condiciones de frontera del sistema. No obstante, Woolley et al., (2021) advierten que una crítica usual dirigida a la teoría de formación de patrones de Turing es que la región de parámetros sobre la que puede ocurrir el patrón suele ser relativamente pequeña siendo esto un impedimento para encontrar medios naturales que cumplan con todas las condiciones. Lo anterior, en conjunto con que las investigaciones han demostrado que bajo regímenes de difusión anómalos estas condiciones no son tan restrictivas, ha despertado un interés por abordar ambos conceptos simultáneamente. A continuación, se discuten algunos de los avances más significativos en este campo, aunque es preciso señalar que el tema sigue siendo novedoso y de frontera.

1.5.1 Patrones de Turing y subdifusión

El primer trabajo en el que se relacionan los conceptos de inestabilidad de Turing y difusión anómala fue publicado por Henry y Wearne (2000). En este derivaron una ecuación fraccionaria para la difusión con un término fuente a partir del formalismo de caminatas aleatorias en tiempo continuo (CTRW), en el que las caminatas se caracterizaron por una distribución de tiempo de espera con momentos infinitos. Los autores indican que si el término fuente se interpreta como una reacción es

interesante analizar sus implicaciones respecto a la posibilidad de formación de patrones de Turing. Encontraron que, en el caso de una especie y considerando una dimensión espacial, la adición de difusión fraccionaria a una solución estable en estado estacionario del problema de la reacción no propicia por sí sola una inestabilidad de Turing. Posteriormente, los mismos autores (Henry & Wearne, 2002) usando la cinética de Gierer–Meinhardt bajo un esquema fraccional de activación-inhibición, encontraron matemáticamente que la difusión anómala puede extender el rango de coeficientes de difusión sobre los cuales pueden ocurrir inestabilidades de Turing, incluso cuando el coeficiente de difusión del activador excede al del inhibidor.

En el trabajo de Weiss (2003) se analizó un sistema donde el activador se mueve subdifusivamente, mientras que el inhibidor se difunde normalmente utilizando simulaciones de Monte Carlo de caminatas aleatorias (CTRW). En el trabajo se divide el espacio en subregiones, y simultáneamente se realizan las CTRW y se resuelven las ecuaciones diferenciales numéricamente para cada subregión (Chiu & Chiam, 2008). Se encontró que la subdifusión puede actuar como un factor estabilizador de los patrones de Turing, si se considera un pequeño número de partículas. Según enfatiza el autor, la estabilización por el movimiento subdifusivo del activador puede entenderse si se considera que un aspecto importante para la aparición de inestabilidades de Turing es una rápida propagación del inhibidor en comparación con el activador. Este resultado es significativo porque muestra que la subdifusión puede imitar los efectos de un coeficiente de difusión más bajo y aumentar la probabilidad de que ocurran reacciones.

Henry et al., (2005) realizaron un análisis teórico de los efectos de la subdifusión en la formación de patrones de Turing considerando reacciones rápidas, y en donde las concentraciones de los morfógenos varían en una dirección espacial. Los resultados del estudio fueron resumidos por los mismos autores aunque señalan que el punto (iii) había sido reportado previamente por Weiss (2003):

- (i) Las inestabilidades de Turing ocurren en sistemas de activación-inhibición fraccionales para todos los valores del exponente de escala de difusión anómalo (α). El valor crítico de la relación de los coeficientes de difusión

(inhibidor a activador) para las inestabilidades de Turing disminuye monótonamente a medida que la difusión se vuelve más subdifusiva.

- (ii) Las inestabilidades de Turing precipitan patrones espaciotemporales en sistemas fraccionales de activador-inhibidor. Los perfiles de superficie de los patrones varían de suave a rugoso a medida que el exponente de escala de difusión (α) disminuye desde la difusión estándar hacia la subdifusión extrema.
- (iii) Si se considera difusión estándar para el inhibidor, pero subdifusión anómala para el activador, pueden ocurrir patrones de Turing estacionarios para proporciones constantes de difusión (inhibidor a activador) mucho menores que las requeridas por el análisis de estabilidad lineal con difusión estándar tanto en el activador como en el inhibidor.

El trabajo de Yadav y Horsthemke (2006) ha sido uno de los más sobresalientes en lo que respecta a la modelación de los procesos subdifusivos. Los autores utilizaron el formalismo de caminata aleatoria de tiempo continuo no lineal propuesto por Vlad y Ross (2002) para derivar ecuaciones cinéticas generales para entidades que reaccionan y se subdifunden. Este enfoque permitió explicar la naturaleza no Markoviana de la subdifusión y los efectos de memoria asociados con ella. Los autores mostraron que la memoria asociada con la subdifusión da como resultado una combinación no separable de los procesos de reacción y subdifusión en las ecuaciones cinéticas que gobiernan la evolución de la densidad de las especies, además que pueden modificar el umbral de Turing y las características de la banda de modos inestables cerca del umbral. Esto aportó información relevante ya que previamente se asumía que las reacciones y la subdifusión eran separables. Tomando esto en consideración Yadav et al., (2008) analizaron sus implicaciones para la formación de patrones de Turing usando varios modelos de activación-inhibición.

Nec y Nepomnyashchy (2007a) utilizaron un modelo mesoscópico donde el caso de difusión anómala se produce por un operador integro-diferencial de memoria con un exponente anómalo igual para todas las especies. Mediante un análisis de estabilidad lineal se demostró que la inestabilidad de Turing persiste en el sistema

anómalo, lo que permite que se produzcan los patrones. Este trabajo es llamativo porque en la deducción, a diferencia de Weiss (2003), no se consideró un número pequeño de partículas. En otro trabajo los mismos autores (Nec & Nepomnyashchy, 2007b) analizaron un sistema de activación-inhibición fraccional analizando el caso de un número arbitrario de morfógenos y cinéticas lineales arbitrarias. En el caso de dos especies comprobaron que en su modelo las condiciones de inestabilidad de Turing dependen de exponentes anómalos de los morfógenos. Además, destacan que bajo determinadas condiciones pueden surgir modos oscilatorios. Sin embargo, los autores señalan que para tener una mejor comprensión es necesario extender el estudio a un análisis de estabilidad no lineal, lo que resulta complicado debido a los diferentes mecanismos de memoria y las propiedades de puntos de bifurcación correspondientes.

Chiu y Chiam (2008) desarrollaron un algoritmo de Monte Carlo basado en el algoritmo de Gillespie y las caminatas aleatorias en tiempo continuo para simular sistemas de reacción-subdifusión, y aplicaron este al estudio de patrones de Turing usando las cinéticas del modelo de Schnakenberg. El trabajo se basa en la solución de campo medio establecida por Yadav y Horsthemke (2006) y es similar al estudio de Nec and Nepomnyashchy (2007a). La motivación para el estudio surgió del trabajo de Weiss (2003) dado que en este al evolucionar numéricamente los recuentos de partículas en cada contenedor del espacio se ignora el efecto del ruido en contenedores individuales. De acuerdo con el modelo desarrollado se obtuvo que a medida que el sistema es más subdifusivo, o que el número de partículas es menor, los patrones de Turing se forman con menos facilidad. Además, un mayor carácter subdifusivo ocasiona que la relación entre los coeficientes de difusión debe ser mayor para observar los patrones de Turing.

El estudio de Hernández et al., (2009) es de gran interés pues los autores muestran que cinéticas de reacción más generales, no necesariamente del tipo activador-inhibidor, pueden producir patrones de Turing en nuevas regiones del espacio de parámetros donde no se cumplen las condiciones normales de Turing, como por ejemplo cuando la traza de la matriz Jacobiana es mayor a cero. Esto implica que se relajan las condiciones restrictivas para una inestabilidad de Turing lo que puede

tener implicaciones en diversos campos. En el estudio la difusión anómala se introdujo mediante derivadas fraccionarias, y como se usaron las cinéticas del modelo BVAM, estas al ser generales, extienden los resultados a cualquier otro modelo.

Kumar y Horsthemke (2010) analizaron la bifurcación de Turing en un sistema de reacción-difusión con dispersión dependiente de la densidad, o difusión no lineal. Los autores realizaron un análisis de estabilidad lineal del estado estacionario uniforme para encontrar las condiciones para la bifurcación de Turing y compararla con las condiciones estándares. El estudio muestra que la inestabilidad puede ocurrir incluso si la constante de difusión del inhibidor es igual o menor que la del activador. Estos resultados se ejemplificaron usando las cinéticas de los modelos Brusselator y Gierer-Meinhardt. De manera interesante, al final del artículo los autores describen un procedimiento experimental para probar sus predicciones.

Kumar y Horsthemke (2010) analizaron la bifurcación de Turing en un sistema de reacción-difusión con dispersión dependiente de la densidad, motivados en que la inestabilidad de Turing es un fenómeno impulsado por la difusión y en los resultados teóricos de un estudio previo (N. Kumar et al., 2009). Los autores realizaron un análisis de estabilidad lineal del estado estacionario uniforme para encontrar las condiciones para la bifurcación de Turing y compararla con las condiciones estándares. El estudio muestra que la inestabilidad puede ocurrir incluso si la constante de difusión del inhibidor es igual o menor que la del activador. Estos resultados se ejemplificaron usando las cinéticas de los modelos Brusselator y Gierer-Meinhardt. Además, es interesante que al final del artículo los autores describen un procedimiento experimental para probar sus predicciones.

Una revisión detallada de la modelación de sistemas de reacción-subdifusión fue presentada por Nepomnyashchy (2016), incluyendo sus implicaciones en la formación de patrones de Turing y ejemplos de aplicaciones potenciales. El autor enfatizó que la construcción de un modelo matemático que incorpore reacciones químicas es complicado cuando se considera subdifusión porque debe considerarse el efecto de memoria. Por ejemplo, Henry et al., (2006) demostraron que la simple inclusión de un término de reacción en la ecuación de evolución, con una velocidad

de reacción independiente de la difusión, es físicamente inconsistente y puede conducir a valores negativos no físicos de la función de densidad de probabilidad (*pdf*). Por eso no existe un modelo universalmente aplicable para reacciones químicas en sistemas subdifusivos, ya que la descripción se basa en las características específicas de la física subyacente (Volpert et al., 2013).

Tanto Volpert et al., (2013) como Nepomnyashchy (2016) destacan que, en general, existen dos categorías principales de modelos. La primera categoría es adecuada para cinéticas limitadas por difusión. En estos modelos los términos de difusión y reacción se agregan de manera aditiva dentro de las expresiones, tal como se muestra en la Ecuación (17) correspondiente a la derivada fraccionaria de Caputo, o su equivalente según la formulación de Riemman-Liouville de la Ecuación (18). Como la evolución temporal se describe utilizando derivadas de orden fraccionario el *kernel* de memoria sigue siendo el mismo para los términos de difusión y reacción (Seki et al., 2003; Yuste et al., 2004). Lo destacado de estos modelos es que fueron derivados de principios fundamentales usando CTRW (Henry et al., 2006; Seki et al., 2003).

$${}_0^c D_t^\gamma \mathbf{C} = \mathbf{D} \frac{\partial \mathbf{C}}{\partial x^2} + \mathbf{R}(\mathbf{C}), \quad 0 < \gamma < 1 \quad (17)$$

$${}_a^c D_t^\gamma h(t) = \frac{1}{\Gamma(1-\gamma)} \int_a^t \frac{\partial_\tau h(\tau)}{(t-\tau)^\gamma} d\tau$$

$$\frac{\partial \mathbf{C}}{\partial t} = {}_0 D_t^{1-\gamma} \left[\mathbf{D} \frac{\partial \mathbf{C}}{\partial x^2} + \mathbf{R}(\mathbf{C}) \right] \quad 0 < \gamma < 1 \quad (18)$$

$${}_a D_t^{1-\gamma} h(t) = \frac{1}{\Gamma(\gamma)} \frac{\partial}{\partial t} \int_a^t \frac{h(\tau)}{(t-\tau)^{1-\gamma}} d\tau$$

De acuerdo con Nepomnyashchy (2016), la segunda categoría de modelos es apropiada para reacciones de activación limitada. En estos se asume que las constantes de reacción no se ven afectadas por la difusión, pero los cambios en la composición química resultantes de la reacción impactan en el proceso de difusión. El primer trabajo en esta dirección fue derivado por Sokolov et al. (2006) usando CTRW y una cinética lineal para explicar ciertas inconsistencias cuando para modelar la subdifusión se cambia simplemente el operador de difusión por una versión fraccionaria. El caso de sistemas multicomponentes fue obtenido por

Langlands et al., (2008) usando CTRW arribando a la Ecuación (19) donde \mathbf{M} es una matriz de constantes. En el caso de reacciones no lineales hay avances como se ve en las investigaciones de Froemberg et al., (2008) o Fedotov (2010), pero de manera general no se ha encontrado la manera de escribir un conjunto de ecuaciones válida para todos los escenarios.

$$\frac{\partial \mathbf{C}}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x^2} \left[e^{\mathbf{M}t} \mathbf{D}_0 D_t^{1-\gamma} (e^{\mathbf{M}t} \mathbf{C}) \right] + \mathbf{M} \mathbf{C} \quad (19)$$

Para cerrar esta sección, es importante señalar el trabajo de Baron y Galla (2019) porque demuestran que los patrones de Turing en sistemas de subreacción-difusión se pueden replicar con difusión cruzada Markoviana estimando un coeficiente de difusión efectiva. Los autores utilizaron en la modelación el formalismo de las caminatas aleatorias de tiempo continuo (CTRW) con tiempos de espera entre los saltos de las partículas según la distribución de Mittag-Leffler derivando las condiciones necesarias para que se propicie la inestabilidad tipo Turing. La definición del coeficiente de difusión efectiva permite que el sistema Markoviano y el sistema subdifusivo original experimenten la inestabilidad de Turing para los mismos conjuntos de parámetros del sistema, siendo una aproximación razonable cuando las tasas de eliminación de partículas son grandes. Los autores comprobaron la validez de esta equivalencia mediante simulaciones numéricas en una dimensión.

1.5.2 Patrones de Turing y superdifusión

Nepomnyashchy (2016) establece que el análisis de la formación de patrones de Turing en regímenes de superdifusión es más sencillo comparado con el caso de la subdifusión porque no hay memoria presente. Lo anterior implica que la inclusión del término reactivo dentro de la ecuación de transporte sea más directa. El primero y uno de los trabajos más significativos en este caso es la investigación de Golovin et al., (2008), donde se analizan las condiciones para la formación de patrones de Turing en el modelo de Brusselator. Para incorporar el régimen superdifusivo, los Laplacianos respecto a las variables espaciales fueron considerados fraccionarios. El análisis de estabilidad lineal del modelo utilizado predijo que, a diferencia del caso de la difusión normal, la inestabilidad de Turing puede ocurrir incluso cuando la

difusión del inhibidor es más lenta que la del activador. En el trabajo se analizó además la selección de patrones en la formación de hexágonos y mediante el análisis débilmente no lineal (*weakly nonlinear analysis*).

Tzou et al., (2009) analizaron la estabilidad de los patrones espaciotemporales cerca de un punto de Turing-Hopf de codimensión 2 usando el modelo Brusselator en una dimensión. La difusión anómala fue modelada a través de un operador integro-diferencial que refleja el comportamiento no local de la superdifusión. Los autores determinaron las condiciones en las que ocurren las inestabilidades de Turing y Hopf, así como un punto en el que ambas se presentan simultáneamente. Posteriormente, mediante un análisis de estabilidad débilmente no lineal se derivaron dos ecuaciones de amplitud acopladas que describen la evolución en el tiempo de los modos de Turing y Hopf. Se encontró que la estabilidad depende en gran medida de las tasas de superdifusión y el efecto de la difusión anómala puede cambiar las características de estabilidad de las soluciones. Adicionalmente, Tzou et al., (2011) extendieron el análisis utilizando métodos espectrales de Fourier en el espacio y Runge-Kutta de segundo orden en el tiempo para encontrar soluciones no predichas por el análisis débilmente no lineal, en el régimen totalmente no lineal. En el trabajo de Zhang y Tian (2014) se analizan los efectos de los exponentes superdifusivos en la formación y selección de patrones en un sistema activador-inhibidor. Para esto se utiliza un modelo de activación-inhibición modificando el operador Laplaciano por el operador fraccionario de Weyl estableciendo una equivalencia con reglas de saltos de partículas correspondiente a vuelos de Lévy. Los autores encontraron que el número de onda del patrón aumenta con el exponente superdifusivo. También exploraron las interacciones entre la constante de difusión y el exponente de difusión en la aparición de patrones de Turing, descubriendo que es más probable que una pequeña proporción de exponente de difusión anómalo entre el inhibidor y el activador promueva la aparición del patrón de Turing.

Feng et al., (2016) analizaron la formación de patrones en el modelo Oregonator con superdifusión incluyendo derivadas fraccionarias en el término Laplaciano. Cuando el inhibidor se difunde normalmente y el activador superdifusivamente, se

observaron patrones de Turing estables, antiespirales y patrones viajantes para diversos grados de superdifusión del activador, mientras que cuando el activador se difunde normalmente, y el inhibidor de manera superdifusiva, se observó una transición entre antiespirales y espirales cuando se disminuía el índice de superdifusión del inhibidor. Además, los autores encontraron, por primera vez, un patrón hexagonal viajero en un sistema de reacción-difusión. Con base a estos resultados se destaca que el análisis de estabilidad lineal es inadecuado para representar completamente el caso de difusión anómala y que las relaciones derivadas por Gong y Christini (2003) para describir los casos de espirales y antiespirales en regímenes de difusión normal no se sostienen cuando se considera difusión anómala, requiriendo nuevos enfoques para aclarar estos comportamientos en casos anómalos.

En el artículo de Torabi y Rezaei (2016) se investigaron los efectos de las inestabilidades de Hopf y Turing en sistemas generales de reacción-superdifusión. Utilizando la teoría de la perturbación reductiva, los autores demostraron que para un sistema general de superdifusión de reacción de N componentes, una ecuación compleja fraccionaria de Ginzberg-Landau gobierna la amplitud del modo crítico cerca de una bifurcación de Hopf. Los autores investigaron además el comportamiento de un sistema general de reacción-superdifusión cerca de una inestabilidad de Turing y la relación entre ese comportamiento y el exponente de la superdifusión. Demostraron que un modelo de Ginzburg-Landau dependiente del tiempo es similar a los sistemas de reacción-superdifusión cercanos a una inestabilidad de Turing, y consecuentemente propusieron una expresión de energía libre relacionada con el exponente de superdifusión.

En la mayoría de los trabajos para el análisis de patrones de Turing bajo regímenes de difusión anómalos se utiliza en la modelación matemática el formalismo de caminatas aleatorias de tiempo continuo (CTRW) con reglas en los tiempos de espera y la longitud entre saltos, o un equivalente en ecuaciones fraccionarias de reacción-difusión. Por lo anterior, el trabajo de Hernández et al., (2017) es muy interesante en el sentido de que los autores adoptaron un enfoque diferente tomando como motivación el trabajo de O'Shaughnessy y Procaccia (1985a,

1985b). En este trabajo se analizó un disco con una dependencia espacial de los coeficientes de difusión respecto al centro del sistema de acuerdo con una ley de potencia. Los autores reportaron diversos tipos de patrones de Turing como centrosimétricos pentagonales y hexagonales, patrones de Turing dobles y tetrasimétricos y patrones de Turing tipo espirales. El resultado más importante de este trabajo es que demuestra que bajo condiciones apropiadas los sistemas de reacción-difusión bajo regímenes de superdifusión pueden producir estructuras con autosimilitud.

En los trabajos de Iqbal et al., (2017) y Liu et al., (2017) se analiza la inclusión de la superdifusión en los modelos de FitzHugh–Nagumo y Lengyel–Epstein respectivamente, mediante el operador fraccionario de Riesz. Mediante un análisis de estabilidad lineal, los autores derivan las condiciones necesarias para que se produzcan las inestabilidades tipo Hopf y tipo Turing, y aplicando un análisis de estabilidad débilmente no lineal derivan ecuaciones de amplitud con el propósito de explorar la selección de patrones en ambos modelos. Una aplicación potencial de este enfoque fue proporcionado posteriormente por Iqbal y Karaca (2021), donde analizaron la dinámica de la infección por el Virus de la Inmunodeficiencia Humana (VIH).

1.5.3 Aplicaciones potenciales

El análisis de los conceptos de patrones de Turing en presencia de difusión anómala puede aportar conocimientos de los fenómenos físicos, que posteriormente pueden ser empleados en aplicaciones potenciales. Por ejemplo, en el trabajo de Chaturapruek et al., (2013) se analizan las implicaciones para la modelación del crimen, la investigación de Somathilake y Burrage (2018) asocia estos conceptos con el crecimiento de los arrecifes de coral y en Sarker y Sahani (2022) con la propagación de epidemias, además de que pueden tener implicaciones en la estabilidad de sistemas catalíticos (U. Kumar & Pushpavanam, 2023; K. Owolabi et al., 2023).

Tian (2015) formuló un modelo de activación-inhibición para analizar la formación de patrones de Turing en la vegetación semiárida. Sobre esto, D’Aquino (2023) trabajando con semillas de chíá demostró, al variar los niveles de difusión, riego

diario y evaporación, que la vegetación concuerda con el modelo de Turing provocado por la competencia por la humedad entre las plantas, siendo la primera vez que un modelo de vegetación ha sido validado experimentalmente.

Se han hecho aportes significativos al análisis de sistemas predador-presa tomando en cuenta diversos efectos y/o respuestas funcionales (à Ziem et al., 2021; Bi et al., 2022b, 2022a, 2023; Djilali et al., 2020; Iqbal & Wu, 2019; B. Liu et al., 2018; Ma et al., 2020; K. Owolabi, 2021; K. Owolabi et al., 2021). Además, el campo ha impulsado avances en métodos para la solución de sistemas de ecuaciones diferenciales parciales con derivadas fraccionarias (Macias-Diaz, 2020; Macias-Diaz & Hendy, 2019; Pindza & Owolabi, 2016).

Capítulo II

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

En este capítulo se explica el procedimiento utilizado para estudiar la influencia de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing para diferentes regímenes de difusión. Inicialmente se explica el esquema general utilizado para estudiar los patrones de Turing bajo difusión anómala. Posteriormente se desarrolla un análisis de estabilidad lineal con el propósito de determinar la ventana de inestabilidad de Turing mediante la relación de dispersión. Finalmente, se destacan las condiciones de frontera utilizadas en el estudio y se proporcionan detalles del software utilizado para la solución numérica del problema estudiado. A lo largo del capítulo se señalan todas las consideraciones realizadas y limitaciones potenciales.

2.1 Metodología utilizada para estudiar el efecto de las condiciones de frontera en la emergencia de patrones de Turing bajo difusión anómala

En la sección [1.5](#) se discutieron algunos de los trabajos más relevantes donde se revisan los conceptos de patrones de Turing y difusión anómala simultáneamente. En muchos de ellos se encontraron similitudes en cuanto al procedimiento seguido para estudiar los sistemas analizados, lo que fue considerado para conformar el procedimiento heurístico para la conducción de este trabajo ([Figura 6](#)). Típicamente, en los estudios se inicia con el planteamiento del modelo matemático de reacción-difusión donde se define la cinética y se incluyen los efectos de la difusión anómala. En los trabajos revisados, la difusión anómala es incluida de tres formas distintas:

1. Mediante procesos estocásticos con reglas en los tiempos de espera y la longitud entre saltos de las partículas (Baron & Galla, 2019; Henry & Wearne, 2000; Yadav & Horsthemke, 2006).
2. Mediante operadores fraccionarios, entre los que se han usado las definiciones de Riemann-Liouville (Henry et al., 2005; Henry & Wearne, 2002; T. Langle et al., 2007; Varea & Barrio, 2004), Weyl (Bendahmane et al., 2016; Sarker & Sahani, 2022; Torabi & Rezaei, 2016; L. Zhang & Tian, 2014), Riesz (Iqbal et al., 2017; B. Liu et al., 2017) y Caputo (à Ziem et al., 2021; K. Owolabi, 2021), entre otras. Típicamente se utilizan operadores fraccionarios en el espacio para la superdifusión y operadores fraccionarios en el tiempo para subdifusión, aunque hay enfoques mixtos como en la

investigación de Hernández et al., (2009). En este sentido es preciso señalar que se ha demostrado que los operadores fraccionarios son casos límite asintóticos de la teoría CTRW (Berkowitz et al., 2002, 2006; Compte, 1996; Metzler & Klafter, 2000).

3. Introduciendo una dependencia espacial en los coeficientes de difusión de acuerdo con una ley de potencias (Hernández et al., 2017).

Posteriormente, se analiza la estabilidad lineal del sistema donde se derivan mediante el análisis de la relación de dispersión las condiciones para que se produzcan la inestabilidad oscilatorias tipo Hopf y/o estacionarias tipo Turing. Estas normalmente ocurren cuando se varía un parámetro y, por lo tanto, se conocen como bifurcaciones de codimensión uno. Además, en dependencia del modelo, es posible encontrar escenarios donde ambas pueden coexistir cuando se varían dos parámetros, por lo que se refieren a ellas como bifurcaciones de codimensión dos (Méndez et al., 2010). De manera opcional en los casos donde es posible, se conduce un análisis de estabilidad débilmente no lineal para derivar ecuaciones de amplitud y estudiar la selección de patrones. Finalmente, en la mayoría de los contextos no es posible obtener soluciones analíticas por lo que la emergencia de los patrones se comprueba numéricamente.

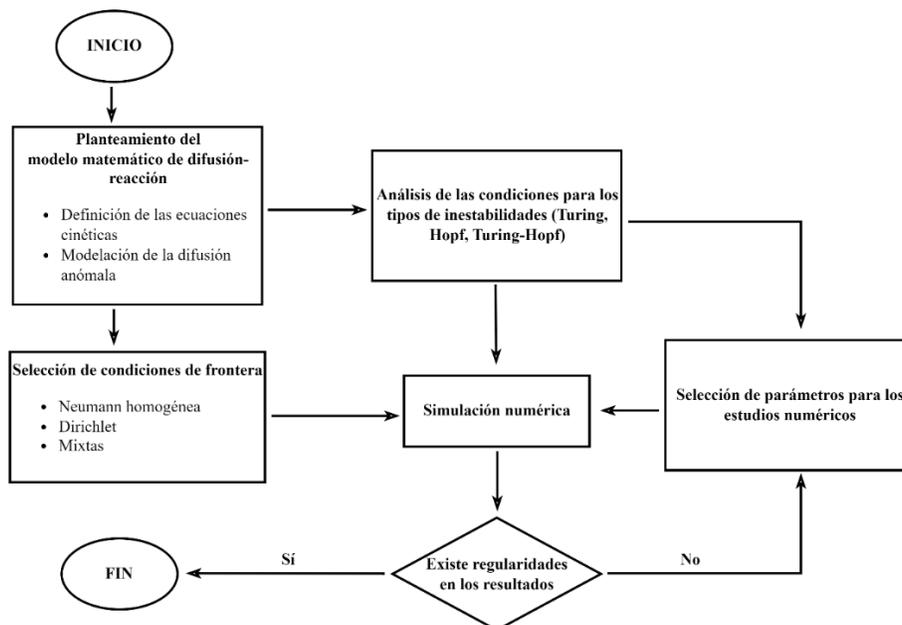


Figura 6. Diagrama heurístico utilizado para la conducción de este trabajo.

2.2 Inclusión de la difusión anómala en el modelo BVAM

Para la modelación de la difusión anómala se siguió el enfoque desarrollado por Hernández et al., (2017). Estos autores partieron de la ley de conservación de materia, la que en ausencia de reacciones químicas ocurre de acuerdo con la Ecuación (20) donde $J(x, t) = -D(x)\nabla u(x, t)$ denota el flux del morfógeno u en el punto $x \in \mathbb{R}^n: n \in \mathbb{N}$ en el tiempo t , y $D(x)$ representa el coeficiente de difusión dependiente del espacio. Si se considera que la región espacial donde tiene lugar la difusión es un disco, donde las heterogeneidades del medio ocurren solo a lo largo de la coordenada radial, el coeficiente de difusión debe ser función únicamente de esta coordenada radial. Siguiendo esta hipótesis, los autores representaron la dependencia según una ley de potencia como se muestra en la Ecuación (21) siendo D_u una constante con unidades apropiadas.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla \cdot J \quad (20)$$

$$D(r) = D_u \cdot r^{-\lambda} \quad (21)$$

Escribiendo el flujo de la partículas en coordenadas polares como se muestra en la Ecuación (22), y sustituyendo en la Ecuación (20) se arriba a la Ecuación (23).

$$J(r, \theta) = -D_u \cdot r^{-\lambda} \left(\frac{\partial u}{\partial r} \hat{e}_r + \frac{1}{r} \frac{\partial u}{\partial \theta} \hat{e}_\theta \right) \quad (22)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \nabla_\lambda^2 u \\ \nabla_\lambda^2 u &= \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r^{1-\lambda} \frac{\partial u}{\partial r} \right) + \frac{1}{r^{2+\lambda}} \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} \end{aligned} \quad (23)$$

Una consecuencia de la Ecuación (23) es que implica un comportamiento anómalo donde el desplazamiento cuadrático medio de las partículas está dado por la Ecuación (24). De acuerdo con este enfoque, la selección del parámetro λ describe los diferentes regímenes de difusión anómala, siendo la subdifusión modelada por valores positivos y la superdifusión por valores negativos. Cuando el parámetro $\lambda = 0$ el modelo se reduce a la difusión normal.

$$\langle r(t)^2 \rangle \propto \int_0^{2\pi} \int_0^\infty r^2 u(r, \theta, t) r dr d\theta \propto t^{\frac{2}{2+\lambda}} \quad (24)$$

Las ventajas de este enfoque de modelación respecto al uso de las CTRW es que no se tiene que analizar el comportamiento estadístico de los caminantes, y en comparación con las ecuaciones diferenciales fraccionarias se tiene la ventaja que el operador Laplaciano representa la difusión anómala, pero manteniendo su orden característico. Además, mediante la variación del parámetro λ , es posible analizar tanto la subdifusión como la superdifusión utilizando un mismo modelo. Como limitación, en este enfoque no se puede asegurar la aparición de patrones para todos los valores de λ , lo que sí sucede para todos los valores del exponente de escala α cuando se usan derivadas fraccionarias, tal como demostraron Henry et al., (2005).

2.3 Procedimiento para la determinación de la inestabilidad de Turing

Para la determinación de la ventana de inestabilidad se empleó la relación de dispersión, ya que, como destacan Chacón-Acosta et al., (2020), esta se puede utilizar para predecir la longitud de onda y la tasa de crecimiento del patrón, así como el rango de modos inestables en los que se produce la formación del patrón. La relación de dispersión se refiere así a la relación entre las frecuencias espaciales y temporales del patrón siendo un concepto clave para comprender la emergencia de patrones de Turing. Para su obtención se calculan los valores propios de las ecuaciones de reacción-difusión linealizadas alrededor del punto fijo. Entonces, al graficar los valores propios en función de cada modo de onda o fluctuación, se puede obtener la relación de dispersión cuya forma determina el tipo de inestabilidad (Cross & Hohenberg, 1993).

De acuerdo con la condición de estabilidad, todos los valores propios deben ser negativos en ausencia de difusión, por lo tanto, ninguna fluctuación puede crecer sin difusión. Además, la condición de inestabilidad para la emergencia de un patrón tipo Turing demanda que en presencia de difusión para algún modo al menos un valor propio sea positivo. Por lo general, el modo espacial con la parte real máxima del valor propio será el que crezca más rápido, lo que provocará el crecimiento de una fluctuación y una inestabilidad impulsada por la difusión (Landge et al., 2020). En los sistemas analizados se produce la inestabilidad de Turing en la medida que se varía un parámetro determinado. Teniendo en cuenta a Schneider y Uecker

(2017, pp. 308–309), si consideramos que ese parámetro es μ , se puede comprobar que cuando $\mu < \mu_c$, los patrones no pueden propiciarse una vez que $\forall k$ se cumple que $\Re(\sigma(k)) < 0$, por lo que el sistema no se desestabiliza espacialmente una vez que se incluye la difusión. En el caso crítico cuando $\mu = \mu_c$, entonces $\Re(\sigma(k_c)) = 0$ para algún valor $k_c > 0$, bifurcándose el sistema y formando patrones. Cuando $\mu > \mu_c$, entonces $\Re(\sigma(k_c)) > 0$ para un rango de valores de $k_1 < k < k_2$ abriendo una ventana de inestabilidad. Considerando lo anterior, se dice que la bifurcación es tipo Turing si $\Im(\sigma(k_c, \mu_c)) = 0$. De igual manera la inestabilidad puede aparecer cuando $k = 0$ llamándose bifurcación de Hopf cuando $\Im(\sigma(k_c, \mu_c)) \neq 0$ siempre y cuando se cumpla la condición de transversalidad como se muestra en la Ecuación (25) .

$$\left[\frac{d}{d\mu} \Re(\sigma(\mu)) \right]_{\mu=\mu_c} \neq 0 \quad (25)$$

En algunos casos se puede verificar la coexistencia de ambos tipos de bifurcaciones referidas entonces como tipo Turing-Hopf. Dos parámetros están involucrados en el estudio de este tipo de bifurcaciones, el primero está asociado a la bifurcación de Hopf y puede tomarse como la traza (τ_a) de la matriz Jacobiana y el segundo está asociado a la razón entre el coeficiente de difusión (D). Solo si el par (τ_a, D) pertenece a una región particular en el espacio de parámetros correspondiente será posible la aparición de la bifurcación Turing-Hopf (Ricard, 2008). Sánchez-Garduño et al., (2019) señalan que este tipo de bifurcación ocurre cuando la traza de la matriz Jacobiana del sistema asociado cambia de signo negativo a positivo. Sobre estas se debe destacar que la bifurcación de Hopf rompe la simetría temporal de un sistema y da lugar a oscilaciones que son uniformes en el espacio y periódicas en el tiempo. La bifurcación de Turing rompe la simetría espacial, dando lugar a la formación de patrones que son estacionarios transcurrido el suficiente tiempo. La bifurcación de Turing-Hopf rompe las simetrías tanto espaciales como temporales, generando patrones que son oscilatorios en el espacio y el tiempo (L. Yang et al., 2002).

2.3.1 Aplicación al modelo BVAM

El análisis de estabilidad lineal para el modelo BVAM incluyendo la difusión anómala fue presentado por Hernández et al., (2017), aunque por su relevancia para este trabajo consideramos conveniente su explicación. Debido a las características de la formulación del modelo BVAM el sistema tiene un punto fijo cuando $(u^*, v^*) = (0, 0)$. Linealizando el modelo de la Ecuación (5) pero incorporando el operador Laplaciano anómalo según la Ecuación (23) se obtiene el sistema de ecuaciones diferenciales parciales acoplado de la Ecuación (26). Nótese que para que se formen patrones se requiere que el parámetro $\alpha > 0$ para que la matriz Jacobiana coincida con un sistema del tipo activador-inhibidor cruzado de acuerdo a lo explicado por Méndez et al., (2010, p. 7).

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= \delta D \nabla_{\lambda}^2 u + \alpha u + v \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \delta \nabla_{\lambda}^2 v - \alpha u + \beta v\end{aligned}\quad (26)$$

En ausencia de difusión la condición de estabilidad implica que $tr(\mathbf{A}) = \alpha + \beta < 0$ y que $|\mathbf{A}| = \alpha(\beta + 1) > 0$. Si se incluye la difusión, al aplicar la descomposición de Fourier el sistema de (26) se transforma en el mostrado en la Ecuación (27).

$$\begin{aligned}\frac{d\hat{u}}{dt} &= -\delta D k^{\lambda+2} + \alpha \hat{u} + \hat{v} \\ \frac{d\hat{v}}{dt} &= \delta k^{\lambda+2} - \alpha \hat{u} + \beta \hat{v}\end{aligned}\quad (27)$$

Hernández et al., (2017) demostraron que considerando condiciones tipo Neumann homogéneas la evolución temporal de los modos propios asociados del sistema (27) está dado por $u = U e^{\sigma t} \cdot f(r) \cdot e^{im\theta}$ y $v = V e^{\sigma t} \cdot f(r) \cdot e^{im\theta}$. La función radial $f(r)$ está dada por la Ecuación (28) donde A_1 es una constante y J_{Ω} es la función de Bessel de orden Ω ; σ es el valor propio de la Ecuación (29).

$$f(r) = A_1 r^{\lambda/2} J_{\Omega} \left(\frac{2}{\lambda+2} [kr]^{\frac{\lambda+2}{2}} \right) \quad \Omega = \sqrt{\frac{\lambda^2 + 4m^2}{(\lambda+2)^2}} \quad (28)$$

$$\sigma \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -D\delta k^{\lambda+2} + \alpha & 1 \\ -\alpha & -\delta k^{\lambda+2} + \beta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix} \quad (29)$$

Tras resolver la Ecuación (29), la relación de dispersión obtenida se muestra en la Ecuación (30), donde solo se representó el mayor de los valores propios.

$$\begin{aligned}\sigma(k) &= \Gamma_1(k) + \Gamma_2(k) \\ \Gamma_1(k) &= \frac{\alpha + \beta - \delta k^{\lambda+2} (D+1)}{2} \\ \Gamma_2(k) &= \frac{\sqrt{[2\Gamma_1(k)]^2 - 4h(k)}}{2} \\ h(k) &= \delta^2 D (k^{\lambda+2})^2 - (\beta D + \alpha) \delta k^{\lambda+2} + \alpha(\beta+1)\end{aligned}\tag{30}$$

Las condiciones para una inestabilidad de Turing implican que $\Gamma_1(0) < 0$ y que $h(k) < 0$. Entonces resolviendo $h(k) = 0$ se obtienen los números k_- y k_+ que se muestran en la Ecuación (31) y definen la ventana de inestabilidad.

$$k_{\pm} = \left\{ \frac{\beta D + \alpha}{2\delta D} \pm \frac{\sqrt{(\beta D + \alpha)^2 - 4D\alpha(\beta+1)}}{2\delta D} \right\}^{\frac{1}{\lambda+2}}\tag{31}$$

Si se considera u como el activador y v como el inhibidor, entonces se impone como condición que $\beta D + \alpha > 0$ y $D < 1$ lo que implica que el inhibidor se difunde más rápido que el activador. Los números críticos k_c y D_c , correspondientes al valor de k en el que la parte real de la relación de dispersión tiene un máximo y el punto en el que aparece por primera vez la inestabilidad (punto de bifurcación), se muestran en la Ecuación (32) y Ecuación (33), respectivamente.

$$k_c = \left\{ \frac{\beta D + \alpha}{2\delta D} \right\}^{\frac{1}{\lambda+2}}\tag{32}$$

$$D_c = \frac{\alpha}{\beta^2} (2 + \beta - 2\sqrt{\beta+1})\tag{33}$$

Si consideramos la bifurcación de Hopf, vemos que esta surge cuando $tr(\mathbf{A}) = \alpha + \beta = 0$ por lo que β^H se obtiene cuando $\beta \rightarrow -\alpha$. En este escenario para $k = 0$ se puede comprobar la condición de transversalidad tal como se muestra en la Ecuación (34).

$$\frac{d\Re(\sigma(\beta))}{d\beta} = \frac{1}{2} + \frac{2(\alpha + \beta) - 4\alpha}{2\sqrt{(\alpha + \beta)^2 - 4\alpha(\beta + 1)}} \quad (34)$$

$$\left. \frac{d\Re(\sigma(\beta))}{d\beta} \right|_{\beta=\beta^H} = \frac{1}{2} + \frac{-4\alpha}{2\sqrt{4\alpha^2 - 4\alpha}} \neq 0$$

La bifurcación de Turing-Hopf se propicia cuando se relaja la condición I) de la Ecuación (14) y se mantienen el resto de las correspondientes a la inestabilidad de Turing. De lo anterior se derivan las condiciones necesarias para que el vector de parámetros $\mathbf{P} = (\alpha, \beta, D)$ del modelo BVAM se encuentre en cada uno de los tipos de bifurcaciones considerando difusión anómala. Estas se resumen en la [Tabla 1](#).

Tabla 1. Condiciones para los tipos de bifurcaciones en el modelo BVAM.

Tipo de bifurcación	Condición
Hopf	$\beta^H \geq -\alpha \quad D > D_c$
Turing	$\alpha + \beta < 0 \quad \alpha(\beta + 1) > 0$ $\beta D + \alpha > 0 \quad D < 1$
Turing-Hopf	$\alpha + \beta \geq 0 \quad \alpha(\beta + 1) > 0$ $\beta D + \alpha > 0 \quad D < 1$

2.4 Selección de parámetros para los estudios numéricos

Dado que en esta investigación se pretende analizar la influencia de las condiciones de frontera en la formación de los patrones de Turing se seleccionaron parámetros que cumplan con las condiciones de la bifurcación tipo Turing. Además, conocidos los resultados previos reportados por Hernández et al., (2017) se consideraron sus mismos valores de los parámetros a fin de tener un marco de comparación. Sin embargo, en este trabajo los autores solo analizaron los patrones tipo manchas, por lo que en este estudio se decidió explorar también el caso de patrones tipo rayas. Como se mencionó en la sección [1.2.1.1](#), la emergencia de un tipo u otro se regula en el modelo BVAM mediante los valores de r_1 y r_2 . Los parámetros seleccionados se muestran entonces en la [Tabla 2](#), mientras que δ y λ fueron variados para analizar la influencia del tamaño del dominio y el régimen de difusión. Es preciso decir que un aumento de δ se traduce como una disminución del tamaño del dominio

ya que como señalan Hernández et al., (2017) en el modelo se cumple que $\delta = \delta_0 r_d^{-(2+\lambda)}$ donde r_d es el radio del dominio circular y δ_0 una constante positiva.

Tabla 2. Parámetros estudiados en el modelo BVAM

	Parámetros	Valor
	D	0.516
	α	0.899
	β	-0.91
Caso 1 (manchas)	(r_1, r_2)	(0.2; 0.2)
Caso 2 (rayas)	(r_1, r_2)	(3.5; 0)

2.5 Geometría, condiciones iniciales y condiciones de frontera utilizadas

La geometría utilizada para los estudios numéricos consistió en un disco con radio r_d con centro ubicado en el punto (0,0). Como condición inicial, las concentraciones de los morfógenos se establecieron como pequeñas fluctuaciones alrededor del estado estacionario homogéneo, generadas a través de una densidad de probabilidad uniforme, tal como se muestra en la Ecuación (35). En esta se eligieron los parámetros $l_{inf} = 0$, $l_{sup} = 1$ y $\phi = 10^{-5}$, con el propósito de que la perturbación estuviese próxima al punto fijo buscando garantizar la validez del análisis de estabilidad lineal.

$$(u_0, v_0) = (u^*, v^*) + \phi p(x)$$

$$p(x) = \left\{ \begin{array}{ll} \frac{1}{(l_{sup} - l_{inf})} & \text{si } x \in (l_{inf}, l_{sup}) \\ 0 & \text{si } x \notin (l_{inf}, l_{sup}) \end{array} \right\} \quad (35)$$

Debido a la geometría estudiada, el sistema solo precisa condiciones de frontera cuando $r = r_d$. En esta investigación se analizaron condiciones de frontera tipo Neumann homogénea, Dirichlet y dos casos de condiciones de frontera mixtas. Inicialmente, se replicaron los resultados obtenidos por Hernández et al., (2017), los que utilizan condiciones de frontera tipo Neumann homogénea según se muestra en la Ecuación (36). Esta condición de frontera implica que no hay transferencia de masa en la frontera entre el sistema y el medio, por lo que el sistema se encuentra aislado. Por eso, como se señaló anteriormente en la sección [1.3](#), es la más utilizada

en el contexto del análisis de la formación de patrones porque permite analizar la autoorganización inherente a la dinámica del sistema.

$$\left. \frac{\partial u}{\partial r} \right|_{r=r_d} = \left. \frac{\partial v}{\partial r} \right|_{r=r_d} = 0 \quad (36)$$

En la condición de frontera de Dirichlet se fijó la concentración de ambos morfógenos variándola desde $f = 0$ hasta $f = 1$ según se muestra en la Ecuación (37). Nótese que como se señaló en la sección [1.2.1.1](#), en el modelo BVAM los valores de los morfógenos u y v se interpretan como desviaciones del estacionario espacialmente uniforme, por lo que matemáticamente en la frontera se pueden asignar valores tales que $f < 0$ con la misma interpretación. No obstante, estos casos fueron excluidos de este estudio. Para las condiciones de fronteras mixtas se analizaron dos casos. En el primero el círculo se partió a la mitad, en la mitad inferior se estableció una frontera tipo Dirichlet con $f = 0$ y en la mitad superior se estableció una dependencia sinusoidal respecto a la coordenada y del sistema (38). En la segunda condición de frontera mixta se introdujo una dependencia respecto al ángulo θ de acuerdo con la expresión de la Ecuación (39). Nótese que en esta el parámetro ω actúa como una frecuencia angular, por lo que controla la frecuencia espacial con la que oscila la condición de frontera.

$$u|_{r=r_d} = v|_{r=r_d} = f : f \geq 0 \quad (37)$$

$$u|_{r=r_d} = v|_{r=r_d} = A \cdot \sin(y) \quad \text{si } y \geq 0 \quad (38)$$

$$u|_{r=r_d} = v|_{r=r_d} = 0 \quad \text{si } y < 0$$

$$u|_{r=1} = v|_{r=1} = A \cdot \sin(\omega \cdot \theta) \quad (39)$$

$$\theta = \tan^{-1} \left(\frac{y}{x} \right)$$

Nótese que imponer una condición de frontera tipo Dirichlet con $f = 0$ puede interpretarse como un efecto aniquilante, de manera que todo morfógeno que llega a la frontera es destruido. Además, en los casos presentados el parámetro A es como una amplitud que regula el valor de concentración de los morfógenos en la frontera. Una representación esquemática de las condiciones de frontera señaladas anteriormente se muestra en la [Figura 7](#).

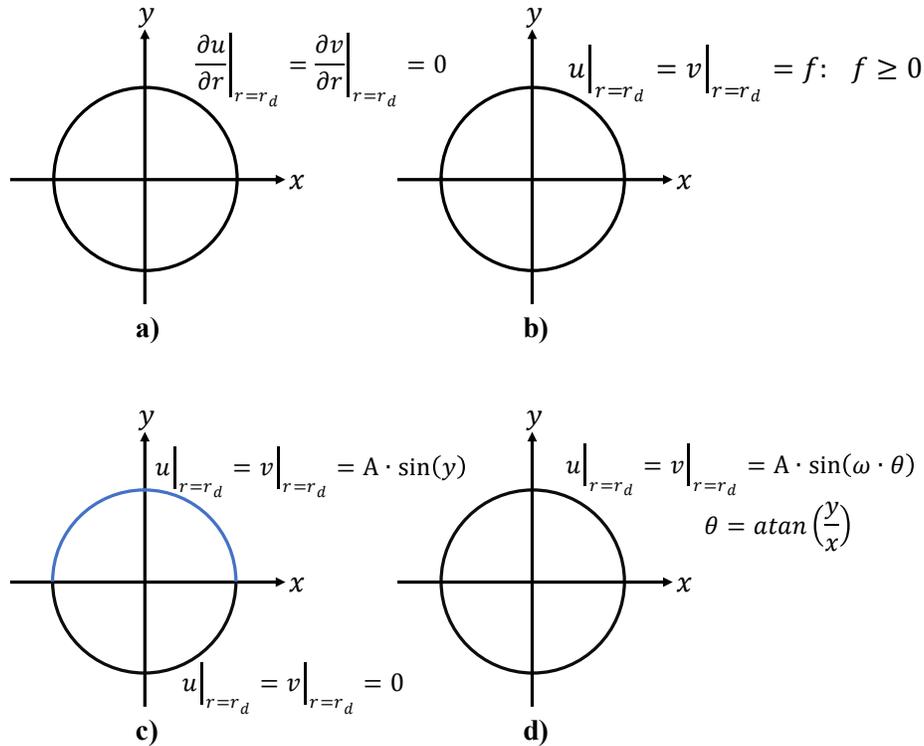


Figura 7. Representación esquemática de las condiciones de frontera utilizadas. a) Neumann homogénea, b) Dirichlet, c) Condición de frontera mixta I, d) Condición de frontera mixta II.

Finalmente, es preciso señalar que cuando los parámetros f o A son diferentes de cero (condiciones de frontera no homogéneas) entonces el estado estacionario homogéneo deja de ser una solución válida del sistema de ecuaciones diferenciales parciales. Por lo tanto, el sistema naturalmente evolucionará para ajustarse y cumplir con la condición de frontera no homogénea. Así, el ajuste de estos parámetros puede llevar a cambios significativos en el comportamiento del sistema pudiendo conducir a respuestas no lineales y a la alteración de las bifurcaciones en el sistema.

2.6 Implementación computacional en COMSOL Multiphysics

Para la simulación numérica se usó el software COMSOL Multiphysics. COMSOL Multiphysics es un software que permite resolver ecuaciones diferenciales parciales y ordinarias muy complejas y acopladas como análisis de tipo "multifísica". Esto significa que se pueden acoplar diferentes tipos de fenómenos físicos, incluidos, por

ejemplo, la transferencia de calor y masa, las reacciones químicas, los efectos estructurales de materiales bajo tensión y deformación y las propiedades termofísicas de los materiales, que pueden depender de las variables de solución independientes como un solo problema (Lewis et al., 2021).

Entre sus puntos fuertes se puede destacar una interfaz amigable que incluye un ambiente integral de diseño asistido por ordenador (CAD), con capacidad de importar geometrías en formatos estándares y la posibilidad de modelar mallas móviles y geometrías deformadas, entre otros aspectos. El software tiene funcionalidades adecuadas para el post-procesamiento de los resultados permitiendo dentro de la misma aplicación realizar informes y calcular métricas sin la necesidad de tener que exportar los resultados para realizar este paso en otras plataformas, aunque de ser necesario sí lo permite. Facilita conducir análisis de sensibilidad, cuantificación de incertidumbres y diferentes variantes de optimización. Además, sus funcionalidades pueden ser expandidas mediante su integración con otros softwares externos para tareas específicas, lo que proporciona un flujo de trabajo más compacto y coherente.

Para realizar los cálculos, el software COMSOL Multiphysics emplea el método de elementos finitos (FEM) para las dimensiones espaciales y modificaciones del enfoque de diferenciación hacia atrás (BDF) para el tiempo. En este sentido, el método de elementos finitos es una técnica numérica utilizada para resolver ecuaciones diferenciales parciales (EDP) y otros problemas en ingeniería y física. En este se aproximan cantidades continuas como un conjunto de cantidades en puntos discretos, espaciados en una malla. Esto permite la solución de problemas con geometrías complejas y condiciones de contorno que son difíciles o imposibles de resolver analíticamente (Wolfram Alpha, 2023). Las particularidades matemáticas y potenciales aplicaciones del FEM pueden ser consultadas en la abundante literatura sobre el tema como pueden ser Brenner y Scott (2008), Rao (2018) o Logan (2022).

Por otra parte, los métodos de diferenciación hacia atrás (BDF) son una familia de métodos implícitos utilizados para la integración numérica de ecuaciones diferenciales. En estos se aproximan las derivadas de una función en un momento

dato utilizando información de puntos de tiempo calculados previamente, permitiendo aumentar la precisión de la aproximación. El trabajo de Curtiss y Hirschfelder (1952) fue el primero en el que se introdujo este concepto, aunque fue formalizado más apropiadamente por Gear (1967). La fórmula general para un BDF se usa para resolver el problema de valor inicial y puede escribirse como una función del tamaño del paso y evaluarse para la función desconocida. La gran ventaja de estos métodos es su estabilidad (B. Gear, 2007), sin embargo, pueden tener graves efectos de amortiguación, especialmente los métodos de orden inferior (COMSOL Multiphysics, 2023).

En este estudio para resolver el sistema de ecuaciones diferenciales parciales (EDP) del sistema de reacción-difusión se utilizó la librería *Mathematics*, específicamente la interfaz *Coefficient form*. En esta librería, las EDP tienen la forma de la Ecuación (40) donde el usuario puede definir los coeficientes y términos, pudiendo estos incluir dependencias espaciales y/o temporales de acuerdo con las particularidades del modelo analizado. Una interpretación de los términos de la EDP se presenta en la [Tabla 3](#).

$$e_a \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} + d_a \frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot (-c \nabla u - \alpha u + \gamma) + \beta \cdot \nabla u + a u = f \quad (40)$$

Tabla 3. Interpretación de los términos de la ecuación utilizada en COMSOL Multiphysics.

Término de masa	$e_a \frac{\partial^2 u}{\partial t^2}$
Término de amortiguamiento	$d \frac{\partial u}{\partial t}$
Término de difusión.	$c \nabla u$
Término de convección del flujo conservativo.	αu
Término de convección.	$\beta \cdot \nabla u$
Término de absorción.	$a u$
Término fuente de flujo conservativo.	γ
Término fuente.	f

Consultado en Addlink Software Científico (2023).

Una particularidad del software COMSOL Multiphysics es que, aunque permite la incorporación de coordenadas curvilíneas, de manera estándar opera con coordenadas cartesianas. Por lo tanto, en este trabajo se tuvo en cuenta la conversión de una a otra según las fórmulas que se muestran en la [Tabla 4](#). Debido a esto, la condición de frontera tipo Neumann homogénea tiene una representación particular como se muestra en la Ecuación (41), donde \mathbf{n} es el vector normal a la superficie.

$$-\mathbf{n} \cdot (-c\nabla u - \alpha u + \gamma) = 0$$

$$\nabla = \left[\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y} \right] \quad (41)$$

Tabla 4. Fórmulas para la conversión entre coordenadas cartesianas y polares

Coordenadas	Fórmulas
Cartesianas → Polares	$x = r \cos(\theta) \quad y = r \sin(\theta)$
Polares → Cartesianas	$r = \sqrt{x^2 + y^2} \quad \theta = \tan^{-1}\left(\frac{y}{x}\right)$

En todos los casos se utilizó una malla *extremadamente fina* lo que aseguró una cantidad mayor o igual que 25 970 elementos ([Figura 8](#)). Así, los resultados a pesar de ser aproximaciones numéricas tienen un grado de detalle adecuado. Finalmente, en cuanto al tiempo utilizado para las simulaciones (t_f), se consideró en función de los sistemas que este fuera lo suficientemente grande para propiciar la formación de los patrones estacionarios; es decir, mediante inspección visual el patrón no debía cambiar en el tiempo.

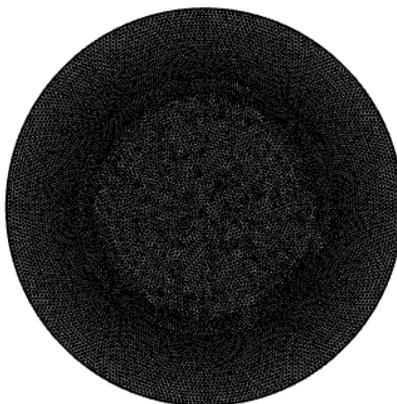


Figura 8. Ejemplo de las mallas utilizadas en las simulaciones.

Capítulo III

CAPÍTULO 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En este capítulo se analizan los resultados obtenidos de acuerdo con el procedimiento del capítulo anterior. Estos son comparados con resultados reportados en la literatura, y mediante un análisis comparativo se detectan generalidades que permiten inferir la influencia de las condiciones de frontera en la formación de patrones de Turing. Además, al final del capítulo, se analizan posibles direcciones de investigación para futuros estudios.

3.1 Consideraciones generales obtenidas del análisis de la relación de dispersión

Como se vio en el capítulo anterior, la Ecuación (31) define la ventana de inestabilidad de Turing, sujeto a que se seleccione apropiadamente el vector de parámetros $\mathbf{P} = (\alpha, \beta, D)$. De esta se puede extraer algunos comportamientos generales, los que fueron identificados graficando de negro aquellos valores para los que $\Re(\sigma(\mathbf{k})) > 0$ y por consiguiente donde emergen patrones. Por ejemplo, de las gráficas mostradas en la [Figura 9](#) se puede observar cómo en el modelo BVAM existe un valor máximo D_c predicho por la Ecuación (33) por encima del que no se forman patrones dado que para ningún caso se desestabiliza el estado homogéneo. Respecto a este punto, una disminución en D tiene el impacto de hacer cada vez más grande la ventana de inestabilidad ([Figura 10](#)). Además, si se mantienen iguales el resto de los parámetros, el parámetro λ asociado a los diferentes casos de difusión traslada la ventana de inestabilidad condicionando los modos que se activan, pero no afectan los valores críticos de los coeficientes de difusión. Esto está en concordancia con el comportamiento predicho en las ecuaciones de la sección [2.3.1](#).

El parámetro de escala en el modelo BVAM (δ) abre la ventana de inestabilidad, siendo esta más grande en la medida que el valor de δ es más pequeño ([Figura 11](#)). Por otra parte, un parámetro más interesante a analizar es la influencia de λ en la emergencia de los patrones de Turing. En la [Figura 10](#) se puede ver el comportamiento de la relación de dispersión para diferentes escenarios. Se puede observar que respecto a la difusión normal ($\lambda = 0$), moverse hacia el sentido negativo (superdifusión) expande la ventana de estabilidad y hacia el sentido

positivo (subdifusión) la contrae, lo que indica una mayor facilidad para formar patrones en el primer caso cerca de este punto. Este mismo resultado fue encontrado por Varea y Barrio (2004) pero en su caso variando el orden de la derivada fraccionaria.

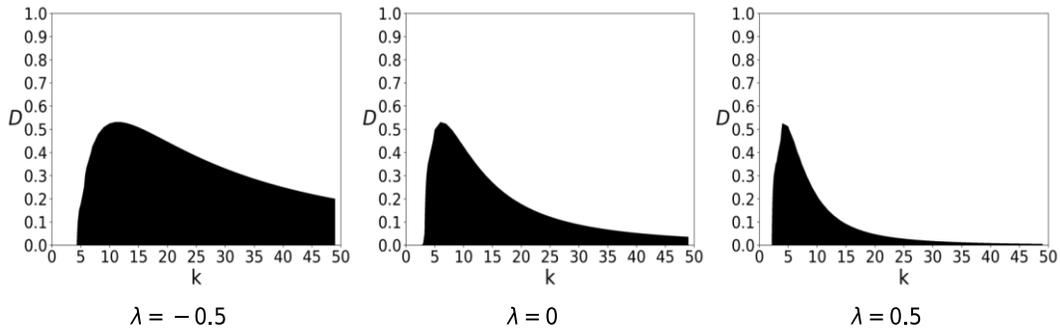


Figura 9. Influencia de la razón de difusión entre activador e inhibidor en la ventana de inestabilidad considerando diferentes casos de difusión. Para generar todas las figuras se utilizó el parámetro $\delta = 0.01011$.

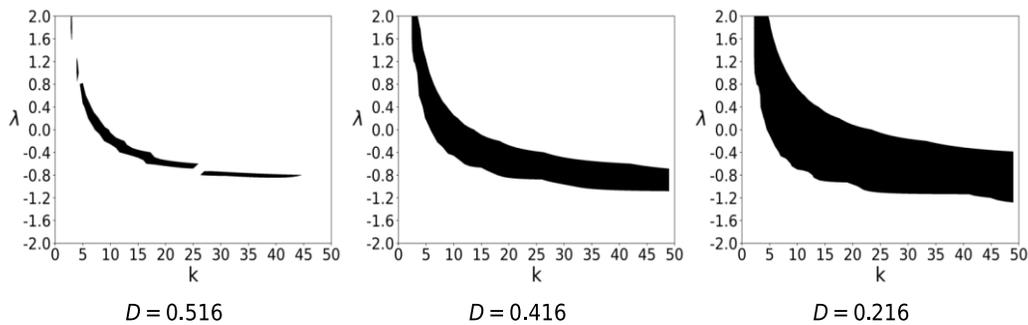


Figura 10. Influencia del parámetro λ en la ventana de inestabilidad para diferentes razones de difusión entre activador e inhibidor. Para generar todas las figuras se utilizó el parámetro $\delta = 0.0057$.

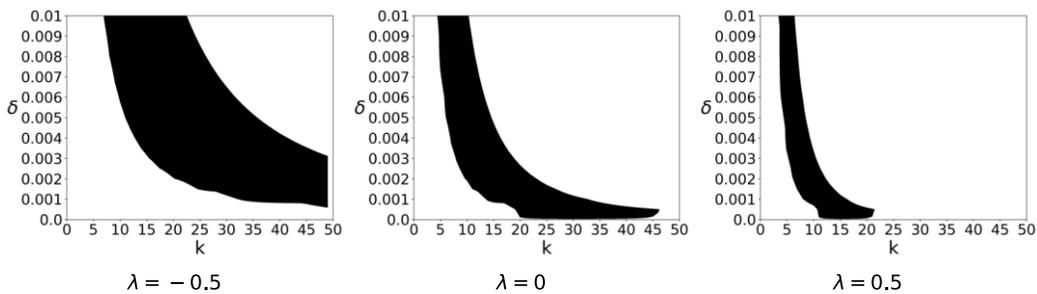


Figura 11. Influencia del parámetro de escala δ en la ventana de inestabilidad para diferentes casos de difusión. Para generar todas las figuras se utilizó el parámetro $D = 0.416$.

Otro aspecto curioso es que en la [Figura 10](#), si se considera en el modelo BVAM con casos extremos de superdifusión como por ejemplo $\lambda = -1.95$, no se predice la formación de patrones, aunque se sabe del trabajo de Hernández et al., (2017) que estos sí emergen. Por lo tanto, esto puede ser indicativo de las limitaciones de la relación de dispersión en casos extremos de superdifusión. En este sentido, Gaffney et al., (2023) señalan que si bien las ideas básicas del análisis de estabilidad lineal para predecir la formación de patrones en los sistemas de reacción-difusión se extienden fácilmente a sistemas con difusión cruzada o chemotaxis, la inclusión de heterogeneidad espacial genera mayores dificultades. No obstante, a pesar de este señalamiento, creemos que la relación de dispersión sigue siendo un concepto útil. Además, es preciso añadir que aunque los parámetros discutidos anteriormente pueden actuar como un mecanismo para la selección de los modos que se activan, según Murray (1989) la predicción respecto a si estos patrones se estabilizan o no resulta más complicado.

3.2 Análisis de la influencia de las condiciones de frontera

3.2.1 Condición de frontera tipo Neumann homogénea

Como etapa inicial de este estudio se obtuvieron los patrones para la condición de frontera tipo Neumann homogénea, como puede ser consultado en la [Figura 12](#). Una discusión detallada de esta condición de frontera puede encontrarse en Hernández et al., (2017).

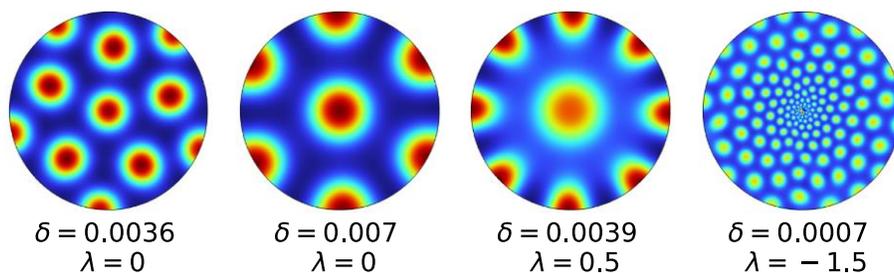


Figura 12. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Neumann homogénea para diferentes regímenes de difusión.

Sin embargo, resultó llamativo que en algunos casos los patrones encontrados ([Figura 13](#)) fueron significativamente diferentes a los patrones reportados por Hernández et al., (2017), lo que indicó la posibilidad de multiestabilidad. La multiestabilidad se entiende como la coexistencia de múltiples posibles estados

estables (atractores) para un conjunto dado de parámetros (Pisarchik & Feudel, 2014). Este fenómeno es muy interesante y se ha encontrado en diversos sistemas complejos de la ciencia y la naturaleza como la física del láser, los osciladores electrónicos, sistemas biológicos, la dinámica del clima, el cerebro humano, las redes eléctricas y la selva amazónica, por citar algunos ejemplos (M. A. Khan et al., 2018).

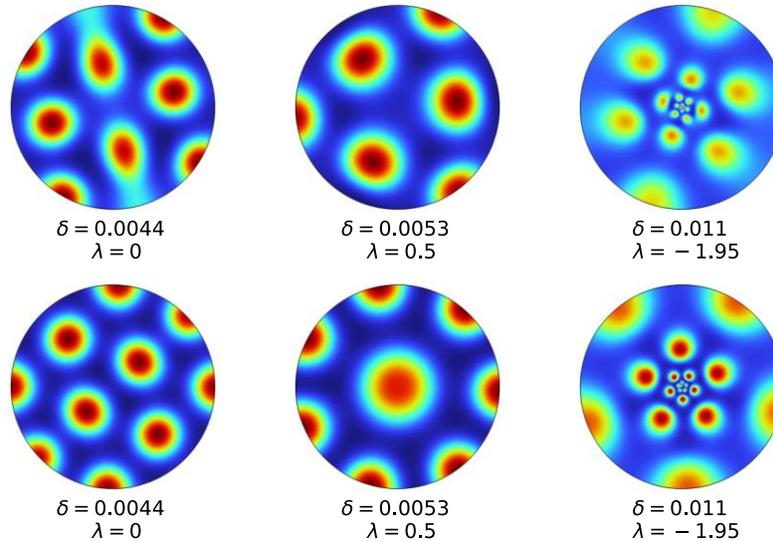


Figura 13. Casos de biestabilidad en el modelo BVAM. Los gráficos con iguales parámetros fueron generados con semillas aleatorias diferentes.

Li et al., (2021) plantean que la multiestabilidad se puede generar a partir de varios mecanismos y, en consecuencia, los atractores coexistentes tienen diferentes topologías y geometrías. Según las cuencas de atracción, la multiestabilidad se puede dividir en dos categorías: (1) cuando atractores comparten una zona común en el espacio fase con cuencas de atracción fractales complicadas y (2) cuando los atractores se dispersan escasamente en el espacio fase con cuencas de atracción separadas relativamente simples. El primero puede definirse como multiestabilidad de monozona y el segundo como multiestabilidad de multizona. Al primer caso pertenecen la multiestabilidad causada por ruptura de simetría, histéresis, retardo de tiempo, acoplamientos y redundancia de dimensión, mientras que la multiestabilidad mostrada por simetría condicional, sistema autoproducido y megaestabilidad están dadas por la multiestabilidad de multizona.

Según Pisarchik y Feudel (2014), cuando se presenta este fenómeno, el estado final al que convergerá el sistema depende crucialmente de las condiciones iniciales. Dudkowski et al., (2016) agregan que tales sistemas pueden ser además muy sensibles al ruido y a los parámetros del sistema, por lo que pequeños cambios en estos pueden provocar un cambio repentino de su comportamiento. Considerando esto, se calcularon los patrones de Turing variando las condiciones iniciales modificando la semilla generadora de números aleatorios de la Ecuación (35) verificándose que efectivamente se obtienen dos posibles estados finales ([Figura 13](#)). Entonces, al obtenerse dos posibles estados se demuestra que el sistema es biestable, lo que no es algo extraño en sistemas de reacción-difusión como se puede ver en diversos trabajos (Goldbeter, 2018; Judd & Silber, 2000; Rietkerk et al., 2004; Szalai & De Kepper, 2004). Este comportamiento no fue señalado por Hernández et al., (2017) aunque sí por Song et al., (2018). De igual manera resulta de gran interés ya que tiene repercusiones notables respecto al estudio del sistema, posibles estrategias de control a utilizar, etc.

3.2.2 Condición de frontera tipo Dirichlet

En comparación con la condición de frontera tipo Neumann homogénea, la condición de frontera de Dirichlet ha sido estudiada en menor medida. Sin embargo, diferentes trabajos han demostrado que con su inclusión en los modelos se pueden obtener dinámicas muy ricas e interesantes, así como potenciales explicaciones a fenómenos biológicos (Sekimura et al., 2015). Por ejemplo, resulta muy llamativo como Maini y Myerscough (1997) demostraron que las condiciones de contorno de Dirichlet pueden desestabilizar el estado estacionario uniforme y generar patrones complejos incluso cuando el estado estacionario uniforme es estable bajo las condiciones de contorno tipo Neumann homogénea. Por otra parte, el resultado contrario también es posible y la condición de frontera de Dirichlet puede prevenir la emergencia de patrones como se reporta en el trabajo de Song y Zhang (2020). Respecto a su naturaleza, Woolley (2022) destaca que los cambios en la estructura de bifurcación cuando se cambia de condiciones de contorno de Neumann a Dirichlet no se observan en el análisis lineal, y que, aunque la bifurcación de Turing es canónicamente una bifurcación en horquilla bajo las condiciones de contorno de

Neumann (Van Hecke et al., 1994), la bifurcación de Turing es canónicamente una bifurcación transcítica en las condiciones de contorno de Dirichlet.

No obstante, una limitación detectada es que en la mayoría de los casos se analizan condiciones de frontera de Dirichlet homogéneas (K. M. Owolabi & Baleanu, 2021; Rionero & Vitiello, 2018; Setayeshgar & Cross, 1998; You, 2013) ya que son las que permiten un tratamiento analítico. Una excepción muy llamativa es el trabajo de Klika et al., (2018) en el que los resultados indican que la condición de frontera tipo Dirichlet no homogénea, o la advección, pueden propiciar patrones sin la necesidad de activación de corto alcance e inhibición de largo alcance y, por lo tanto, son menos restrictivas para la emergencia de patrones comparado con los sistemas de Turing clásicos. Por lo anterior, el estudio de la formación de patrones de Turing en condiciones de frontera tipo Dirichlet sigue siendo un tema interesante para tratar. Nuestros resultados al respecto se muestran en la [Figura 14](#), [Figura 15](#) y [Figura 16](#), donde se visualiza la influencia de la condición de frontera de Dirichlet en el modelo BVAM para los casos de difusión normal, subdifusión y superdifusión, respectivamente.

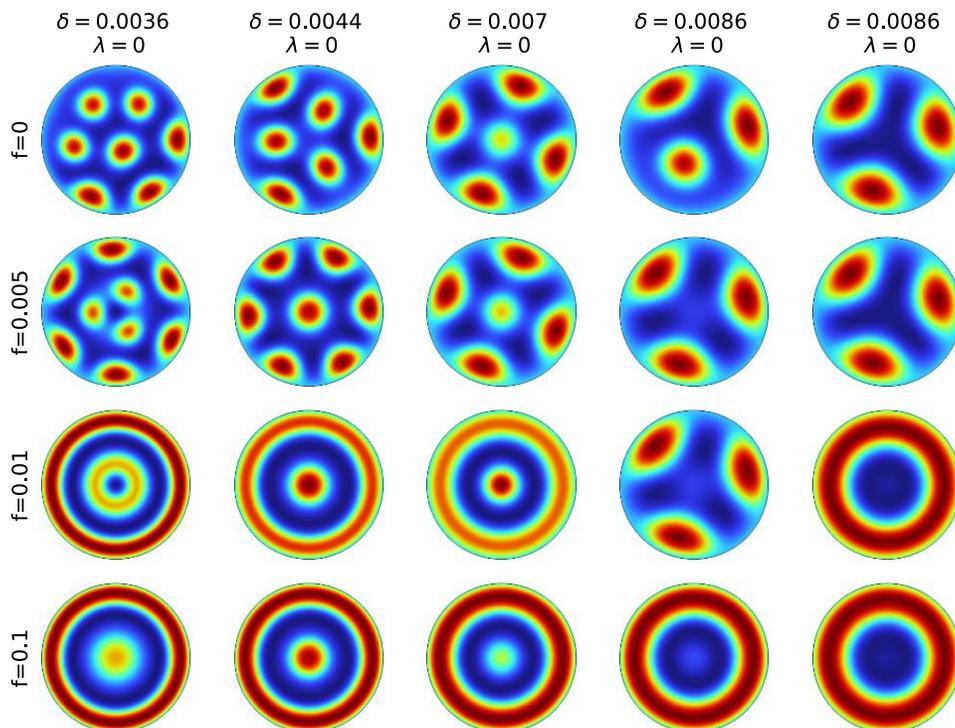


Figura 14. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, difusión normal ($\lambda = 0$) y dinámica tipo manchas.

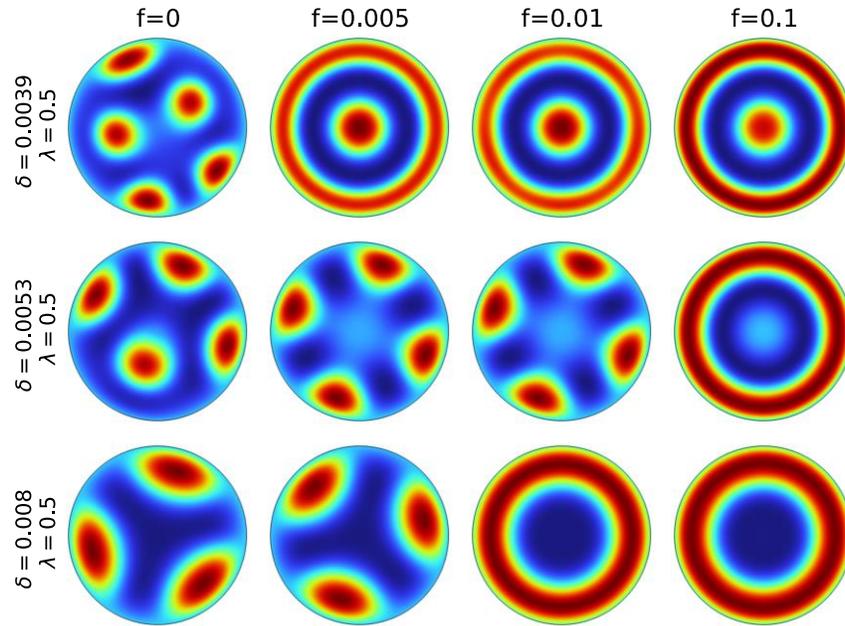


Figura 15. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, subdifusión ($\lambda > 0$) y dinámica tipo manchas.

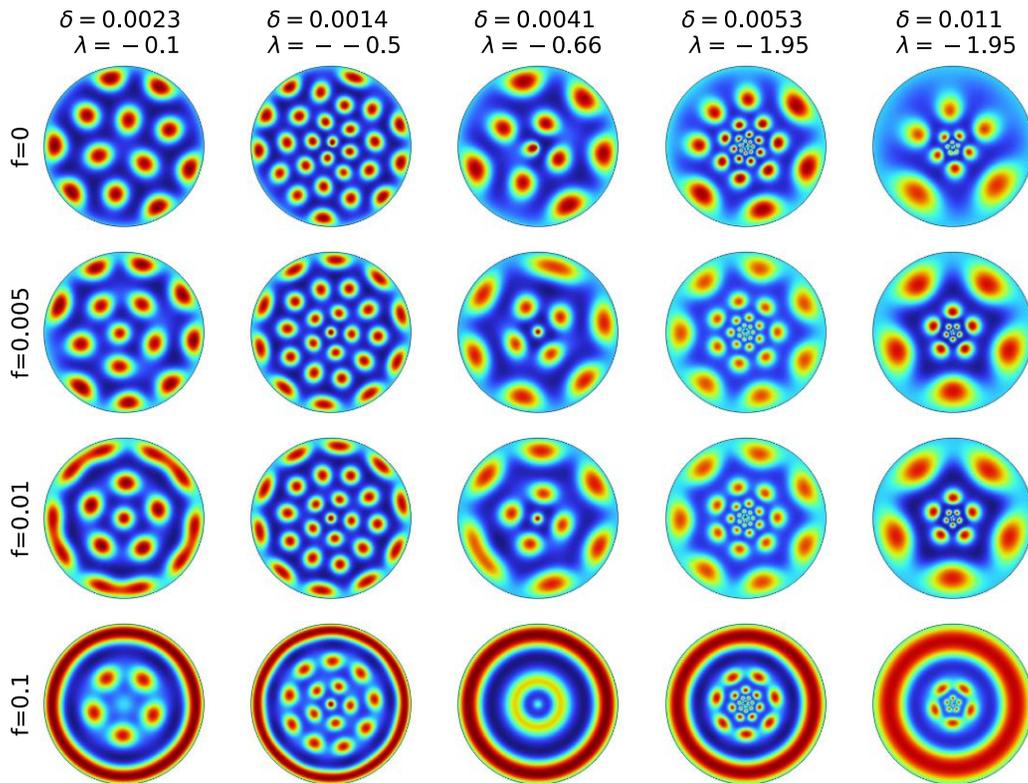


Figura 16. Patrones de Turing con condiciones de frontera tipo Dirichlet, superdifusión ($\lambda < 0$) y dinámica tipo manchas.

En las imágenes se puede ver que al cambiar la condición de frontera de Neumann homogénea a Dirichlet se activan modos diferentes lo que conduce a diferentes estructuras espaciales. De manera general, también se observa que en la frontera aniquilante ($f = 0$) las manchas tienden a ser más desordenadas, pero en la medida que se aumenta la concentración de los morfógenos en la frontera los patrones obtenidos ganan en organización manifestando una mayor simetría. El caso de $\delta = 0.0044$ para difusión normal ($\lambda = 0$) es particularmente interesante ya que un pequeño cambio de $f = 0$ a $f = 0.005$ modifica la simetría del patrón, pasando de una simetría 3 a una simetría 6. Esto sugiere que la dinámica natural del patrón y el efecto de la condición de frontera pueden interactuar conjuntamente para propiciar la activación de diferentes modos.

En la medida que se continúa aumentando la concentración en la frontera llega un punto crítico en donde se suprime la dinámica de manchas imponiendo patrones en forma de círculos concéntricos. Este último comportamiento sucede a concentraciones más bajas en la frontera para los casos de difusión normal ([Figura 14](#)) y subdifusión ([Figura 15](#)). Si se considera superdifusión ([Figura 16](#)), se puede ver que a medida que el sistema es más superdifusivo la influencia de la condición de frontera hacia el centro del sistema es menor, e incluso con altas concentraciones de morfógenos en la frontera aun así se conservan los patrones inherentes a la dinámica emergente del sistema en la forma de las manchas centrales ([Figura 17](#)).

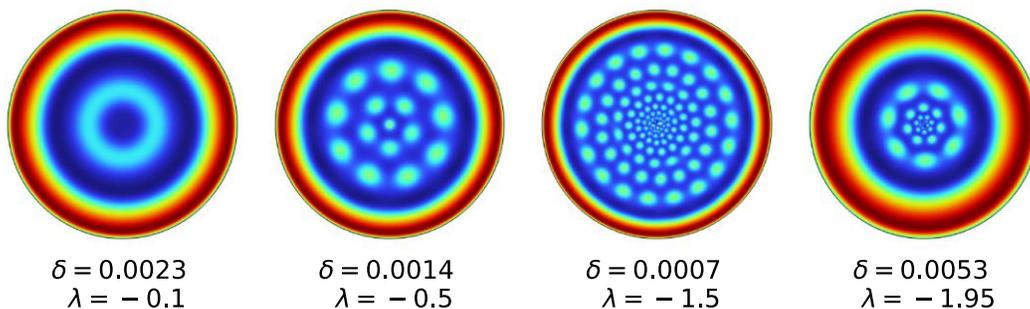


Figura 17. Influencia de altas concentraciones en las fronteras en los casos de superdifusión. Para todos los casos se impuso una concentración en la frontera de ambos morfógenos tal que $f = 1$.

Sin embargo, es posible que si se sigue aumentando la concentración en la frontera eventualmente se aniquila el patrón de manchas como sucede en la [Figura 17](#) con los parámetros $\delta = 0.0023$ y $\lambda = -0.1$. En las imágenes mostradas en la [Figura 16](#), para $\delta = 0.0053$ y $\delta = 0.011$ con condiciones de superdifusión ($\lambda = -1.95$) y $f = 0.005$, es curioso que la estructura de siete y cinco manchas respectivamente se repite a diferentes escalas lo que está en concordancia con las características de autosimilitud reportadas por Hernández et al., (2017). Esta característica ha sido más notable en condiciones de superdifusión, y hacia el futuro resultaría interesante investigar qué relación existe entre la autosimilitud y el valor del exponente λ .

3.2.3 Condiciones de frontera mixtas

Al igual que lo señalado anteriormente con la condición de frontera tipo Dirichlet, el estudio de la influencia de condiciones de fronteras mixtas en la emergencia de patrones de Turing ha sido muy limitado. En nuestra opinión el trabajo más relevante hasta el momento fue desarrollado por Dillon et al., (1994) en el que estudiaron la superposición de funciones propias, demostrando que las condiciones de frontera mixtas implican que la base propia para cada especie diferirá, y aunque en un número finito, varios modos pueden contribuir al proceso de selección de patrones. El artículo de Van Gorder (2021) es muy llamativo ya que los autores analizan diferentes mecanismos para el surgimiento de heterogeneidades, entre los que se destacan: coeficientes de difusión que varían en el espacio (caso de este trabajo) y expansiones de funciones propias incompatibles debido a los operadores diferenciales o condiciones de contorno. Por otra parte, aplicaciones potenciales de condiciones de frontera mixtas es el aislamiento de patrones en los sistemas de reacción-difusión abiertos (Krause, Klika, et al., 2021).

Del trabajo de Murray (1988) se conoce que la geometría tiene una gran influencia en la orientación de los patrones. Por ejemplo, en una geometría larga y estrecha las rayas solo pueden "ajustarse" en una dirección imitando el patrón de rayas que se encuentra en las colas de los leopardos. Sin embargo, más recientemente se ha sugerido que las condiciones de frontera pueden tener un papel fundamental en este sentido, como puede ser la distribución de las células de corteza entorrinal medial (mEC) de los roedores (Monsalve-Mercado & Leibold, 2020) o la modulación

de donde emergen las articulaciones en el desarrollo de miembros (Scoones & Hiscock, 2020).

Aunque era conocido que dada la naturaleza no lineal del sistema analizado se podrían obtener una variedad de comportamientos diferentes, lo expuesto anteriormente motivó la selección de las condiciones de fronteras mixtas analizadas para estudiar los efectos potenciales de orientación que estas podrían tener en el sistema. En la [Figura 18](#), [Figura 19](#) y [Figura 20](#) se muestra la influencia de la condición de frontera mixta I en el modelo BVAM para los casos de difusión normal, subdifusión y superdifusión, respectivamente. Como se puede ver, el hecho de tomar condiciones de fronteras mixtas cambia la selección de patrones tal como expuso Dillon et al., (1994). Sin embargo, en algunos casos a bajas concentraciones de la frontera superior del círculo tal parece que esta no influye significativamente en el sistema una vez que se repiten estructuras obtenidas tanto para la condición de frontera tipo Neumann homogénea como Dirichlet. Por otra parte, a concentraciones lo suficientemente grandes la condición de frontera superior parece aniquilar los patrones.

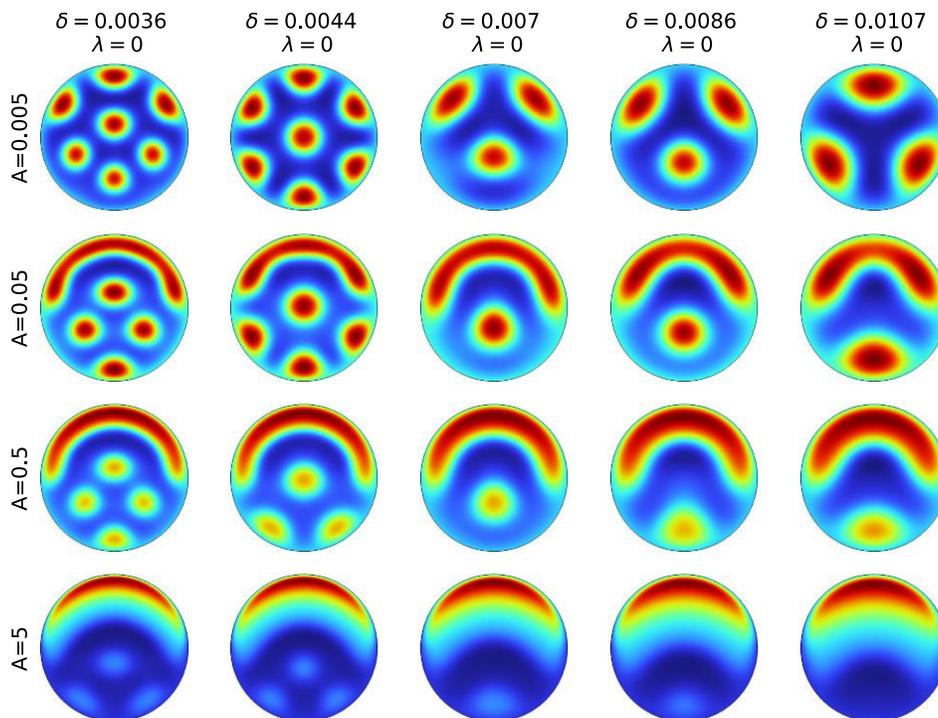


Figura 18. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, difusión normal ($\lambda = 0$) y dinámica tipo manchas.

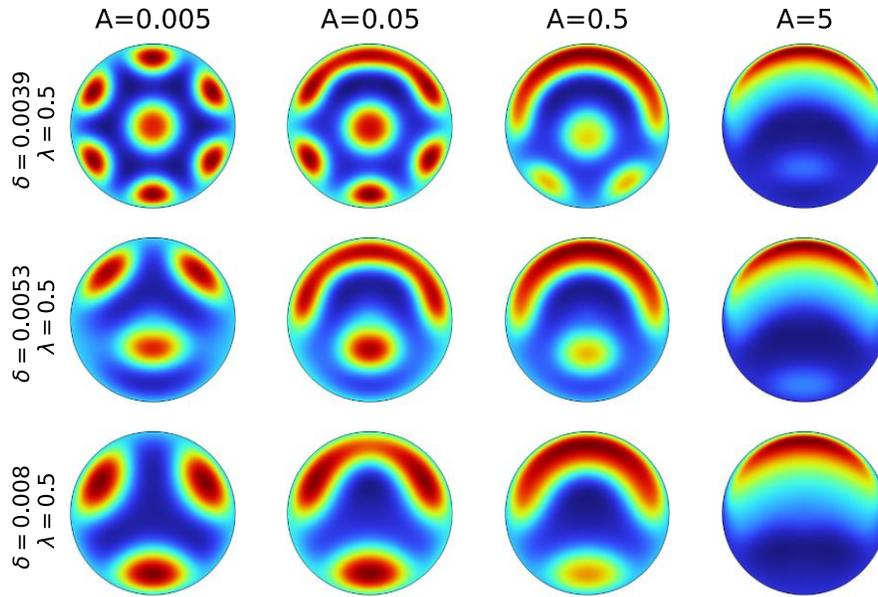


Figura 19. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, subdifusión ($\lambda > 0$) y dinámica tipo manchas.

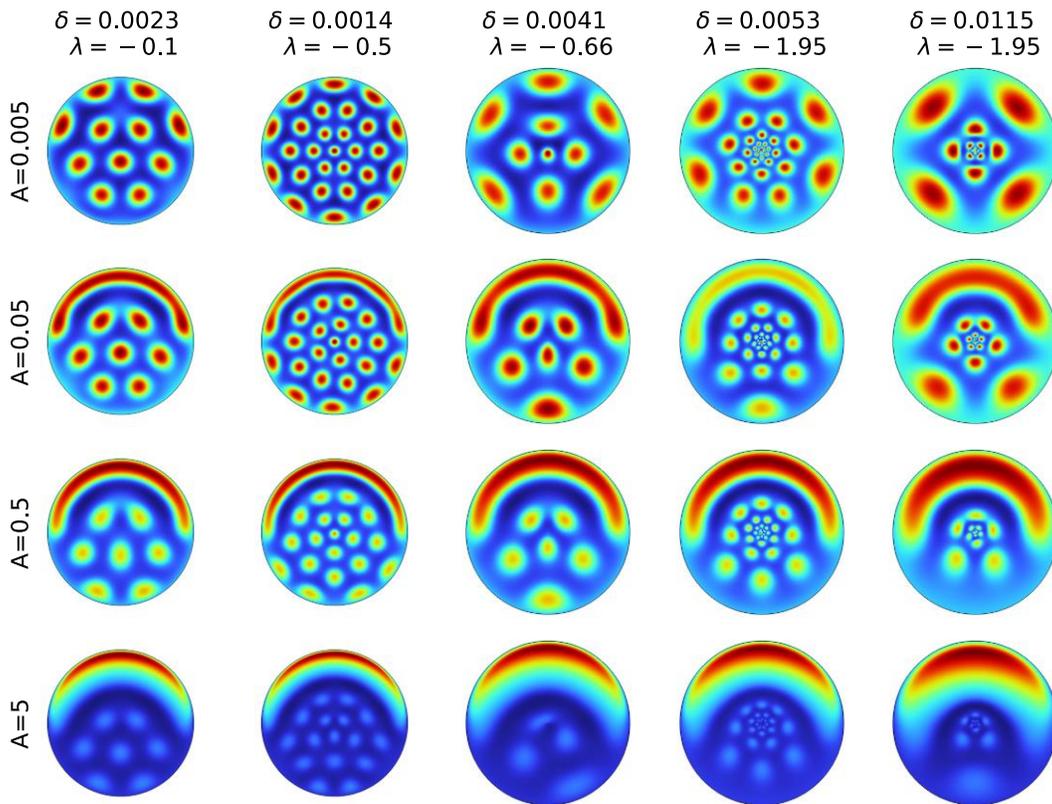


Figura 20. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I, superdifusión ($\lambda < 0$) y dinámica tipo manchas.

Un resultado más llamativo es que en la medida que se aumenta la concentración de los morfógenos en la frontera superior, se tiene el efecto de crear una zona de mayor densidad del activador próximo a la frontera superior, como si fuese un efecto de atracción. En este sentido, en trabajos previos se demostró en el caso unidimensional mediante el ajuste del parámetro ε , específicamente en el límite $\varepsilon \rightarrow 0$, que los picos del patrón pueden acercarse y fijarse a los límites del sistema, siendo más común a puntos de notoria curvatura en múltiples dimensiones espaciales (Iron & Ward, 2000b, 2000a; Kolokolnikov & J. Ward, 2004).

En vista de los resultados, nuestra conjetura fue que este fenómeno de acercamiento a la frontera puede en cierta medida regularse imponiendo condiciones de fronteras mixtas, donde el activador se sentirá entonces atraído hacia la frontera con mayor concentración del inhibidor. Con esto en mente se analizó la condición de frontera mixta II, que por su formulación matemática presentarán concentraciones altas de los morfógenos en el cuadrante superior derecho, e inferior izquierdo del sistema. Los resultados para la condición de frontera mixta II se muestran en la [Figura 21](#), [Figura 22](#) y [Figura 23](#) para los casos de difusión normal, subdifusión y superdifusión, respectivamente.

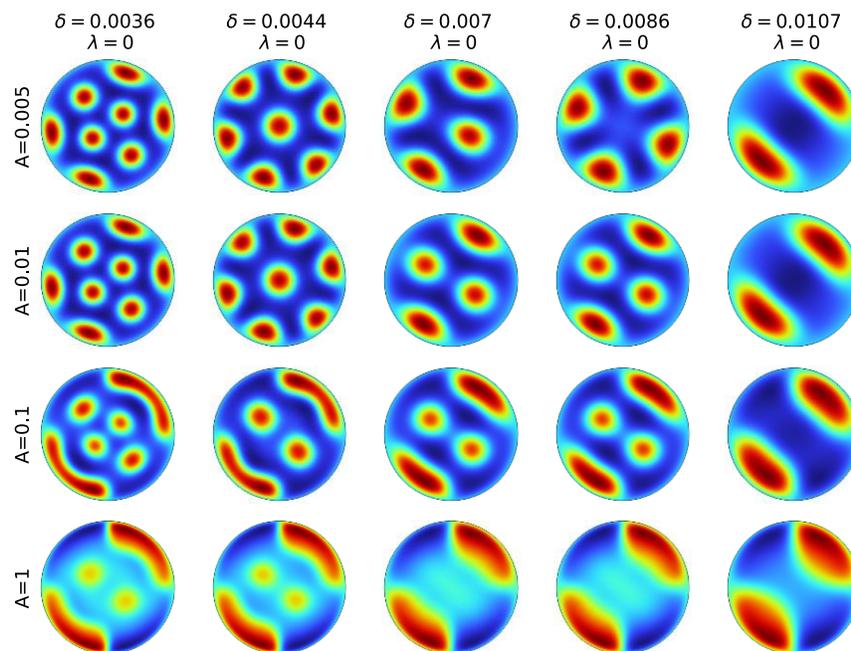


Figura 21. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda = 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

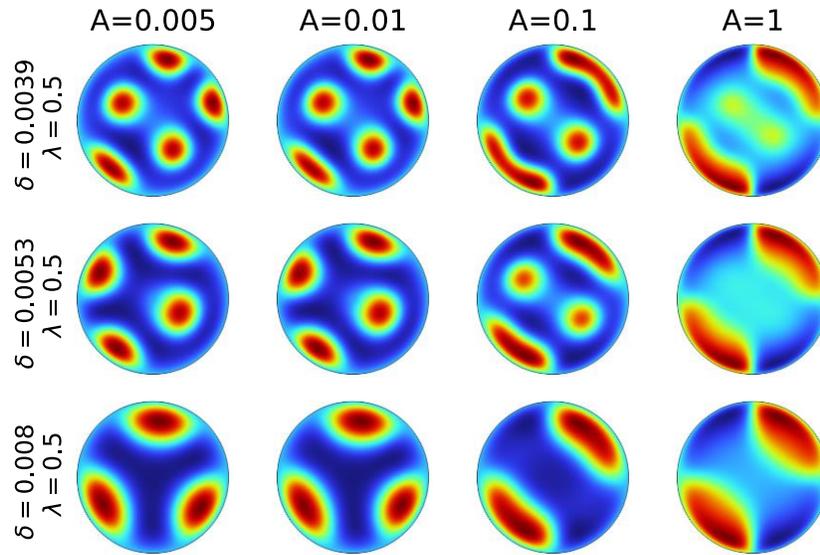


Figura 22. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda > 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

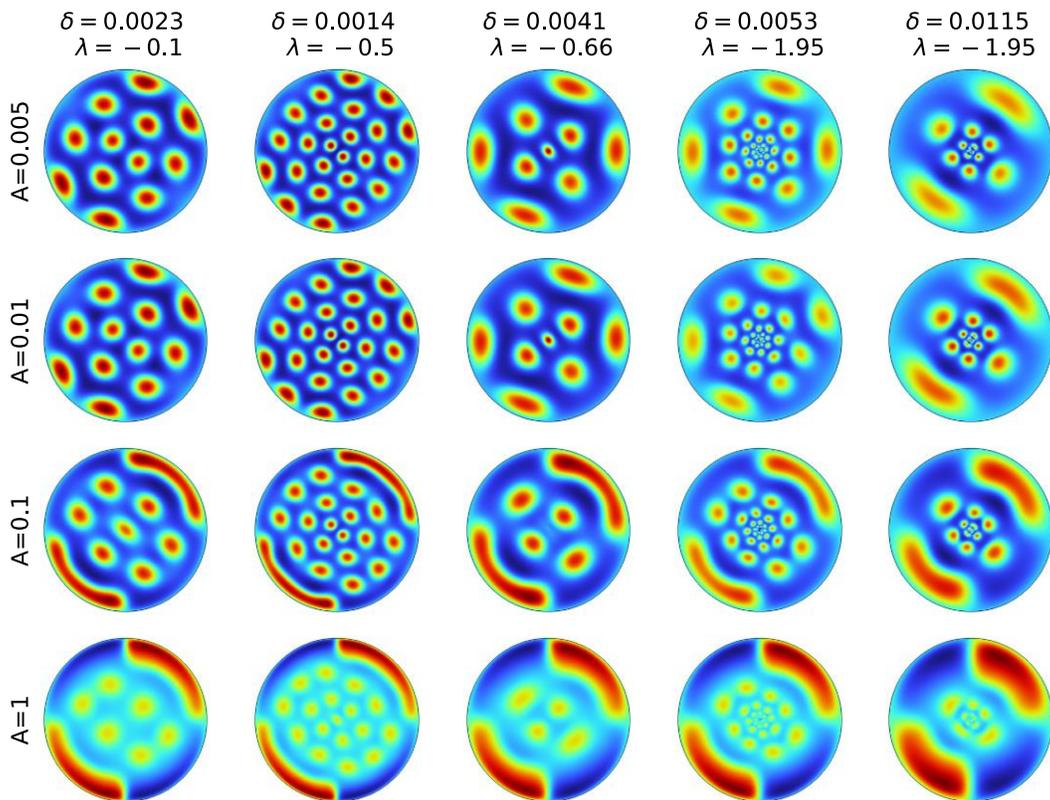


Figura 23. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda < 0$), $\omega = 1$ y dinámica tipo manchas.

En las figuras puede verse que los resultados parecen estar de acuerdo con la conjetura. Nótese que en todos los casos cuando $A = 0.1$ se manifiesta el comportamiento señalado de acercamiento del activador a las fronteras superior derecha e inferior izquierda del círculo. Tal parece que si aumentamos la concentración en la frontera podemos inducir cierta orientación en el sistema, aunque es de destacar que si bien en todos los casos este comportamiento se mostró en $A = 0.1$, puede surgir por primera vez a concentraciones menores. Es decir, puede existir un $0.001 < A_c < 0.1$ en el que la dinámica inherente de manchas del sistema empiece a competir con zonas tipo rayas que se aproximan a las fronteras del sistema. Además, al igual que en el caso de la condición de frontera de Dirichlet, los sistemas superdifusivos parecen más robustos en el sentido de mantener las manchas a mayores concentraciones en la frontera.

Otro fenómeno de orientación interesante encontrado en los estudios numéricos se presentó al variar la oscilación en la frontera mediante el parámetro ω como se muestra en la [Figura 24](#), [Figura 25](#) y [Figura 26](#).

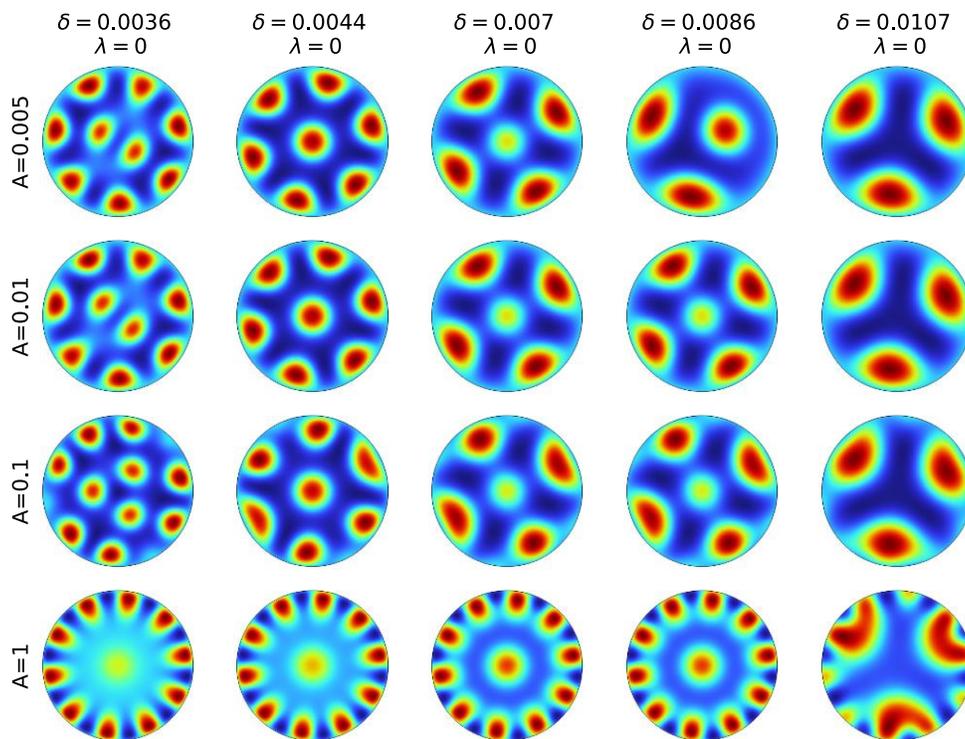


Figura 24. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda = 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

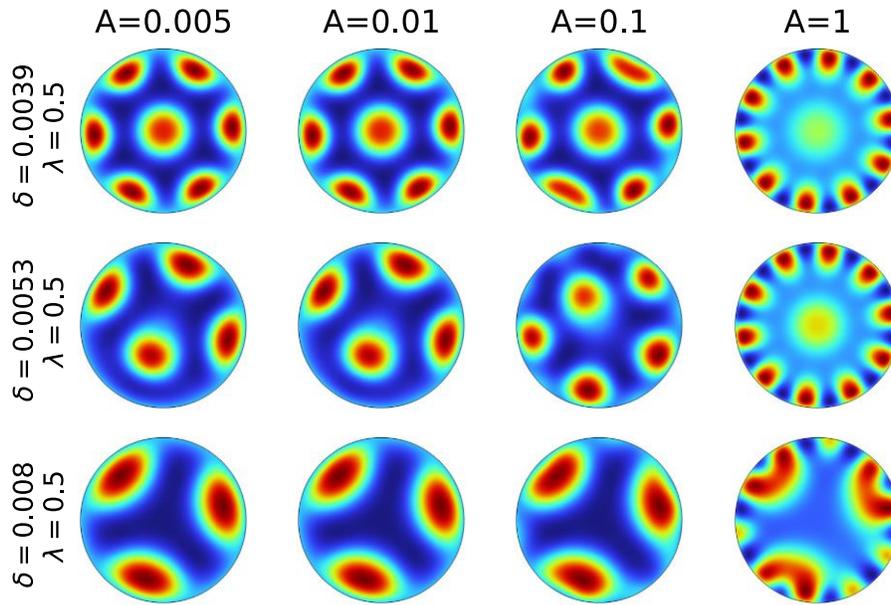


Figura 25. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda > 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

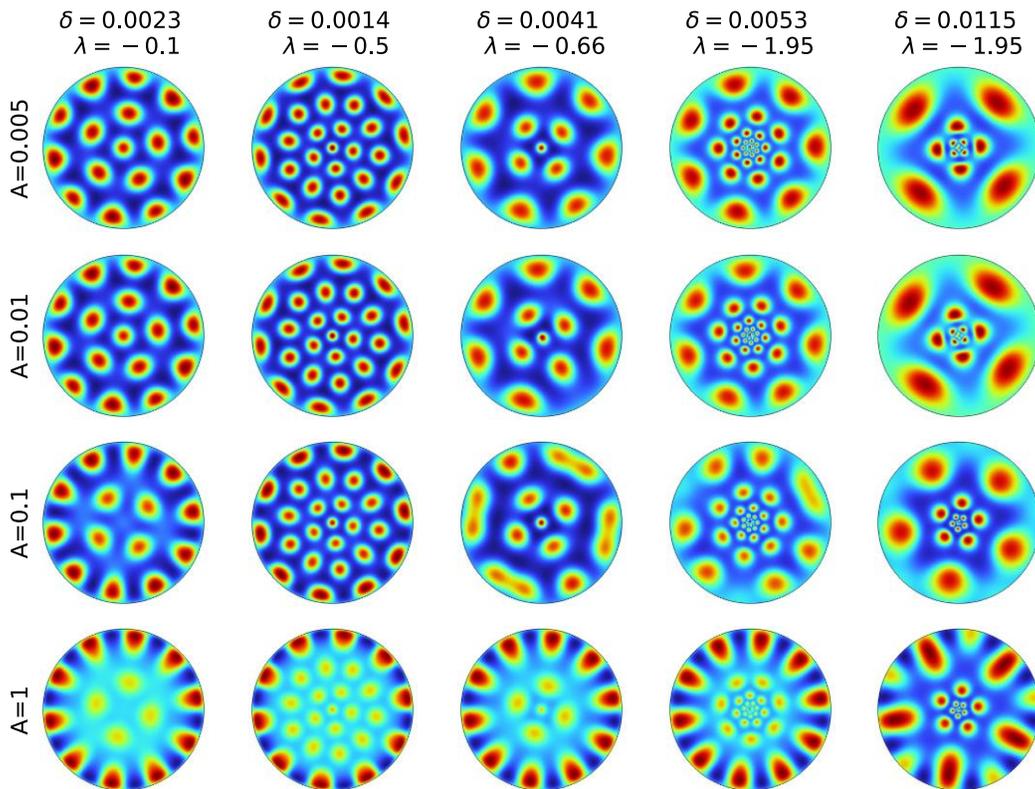


Figura 26. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, difusión normal ($\lambda < 0$), $\omega = 10$ y dinámica tipo manchas.

Como se hizo referencia anteriormente, el parámetro ω actúa como una frecuencia angular, por lo que al aumentar ω los ciclos de la sinusoide se acortan en el espacio y al disminuir ω los ciclos se elongan espacialmente. En las figuras anteriores puede verse que en la medida que se aumenta la concentración de morfógenos en la frontera, se genera próxima a esta una estructura que coincide con ω requiriendo mayores concentraciones en la frontera en la medida que el parámetro δ es mayor. Lo anterior se comprueba en los casos $\delta = 0.0107$ y $\lambda = 0$ (difusión normal), $\delta = 0.008$ y $\lambda = 0.5$ (subdifusión) así como $\delta = 0.0115$ y $\lambda = -1.95$ (superdifusión), resaltando nuevamente la influencia del tamaño del dominio.

Es llamativo que este comportamiento dio una estructura muy similar en los casos de difusión normal y subdifusión para un rango amplio de parámetros, mientras que para la superdifusión ocurrió nuevamente la permanencia de las manchas inherentes a la dinámica natural sistema.

Sin embargo, si bien este comportamiento fue observado para $\omega = 10$, en pruebas realizadas con otros valores como $\omega = 3$ y $\omega = 5$ no se siguió la misma estructura de equivalencia con el parámetro ω . Pese a esto, nos parece interesante estudiar este comportamiento con más profundidad ya que, aunque en sistemas puramente químicos no se ve una manera sencilla de mantener este tipo de condiciones de frontera, en sistemas con naturaleza eléctrica (electroquímicos, electrónicos, etc.), esta probablemente sí puede ser inducida sometiendo la frontera a un potencial y variando la fase de la corriente alterna.

3.2.4 Caso de patrones tipo rayas en el modelo BVAM

A continuación, se decidió comprobar el efecto de la difusión anómala y las condiciones de frontera en el caso de patrones tipo rayas. Para eso se ajustaron los parámetros del modelo BVAM a $r_1 = 3.5$ y $r_2 = 0$, tal como en otros trabajos reportados en la literatura (Barrio, 2010; Barrio et al., 1999; Leppänen et al., 2004; W. Song et al., 2018). Los resultados obtenidos en estas condiciones para la condición de frontera tipo Neumann homogénea se muestran en la [Figura 27](#). De manera general en este tipo de dinámica no se conservan las características de autosimilitud encontradas por Hernández et al., (2017) en patrones tipo manchas.

No obstante, proseguimos a verificar si el resto de las generalidades identificadas en este trabajo todavía se sostenían.

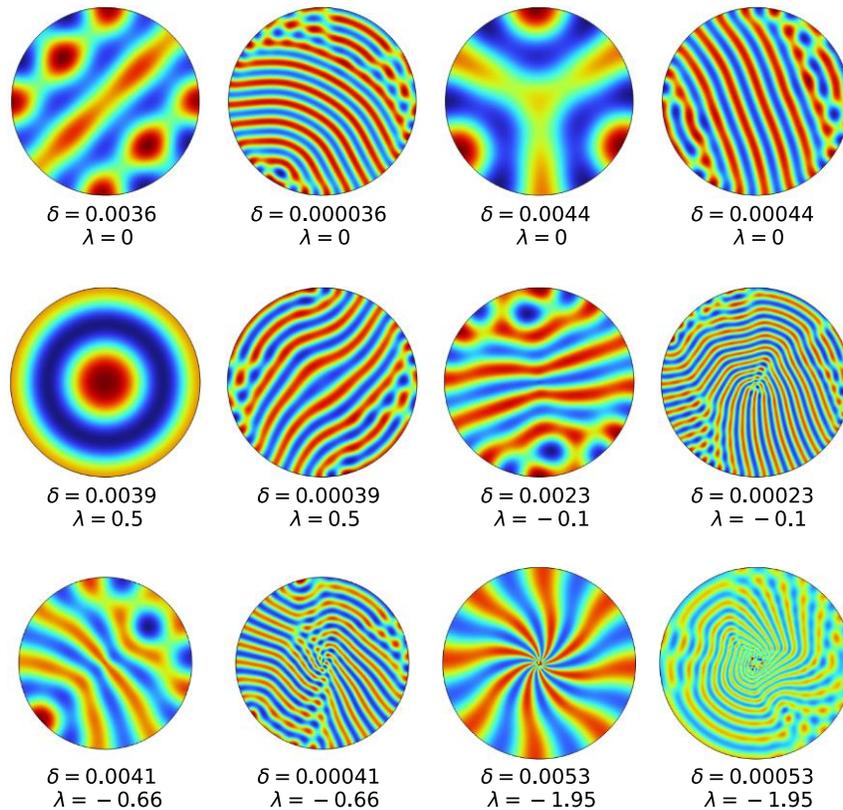


Figura 27. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Neumann homogénea y dinámica tipo rayas.

En el caso de la condición de frontera tipo Dirichlet, los resultados fueron muy interesantes. En la [Figura 28](#) se puede visualizar el efecto de una frontera tipo aniquilante cuando $f = 0$.

El tamaño del dominio tiene un papel importante en estas condiciones ya que en la medida que δ se hace mayor (dominio más pequeño), parece perderse la dinámica tipo rayas característica de $r_1 = 3.5$ y $r_2 = 0$ para resultar en estructuras de tipo alternante. Esto parece suceder porque en un dominio más restringido los modos tienen menos libertad para activarse y configurar la formación de rayas. El mismo fenómeno puede observarse en la [Figura 27](#) para la condición de frontera tipo Neumann homogénea. El efecto de dominios confinados en la formación de patrones de Turing ha sido abordado con anterioridad por diversos autores (Chacón-Acosta et al., 2020; De Kepper et al., 2000; Varea et al., 1997); sin embargo, en

nuestra opinión, es todavía uno de los temas que necesita más atención para lograr un mejor entendimiento.

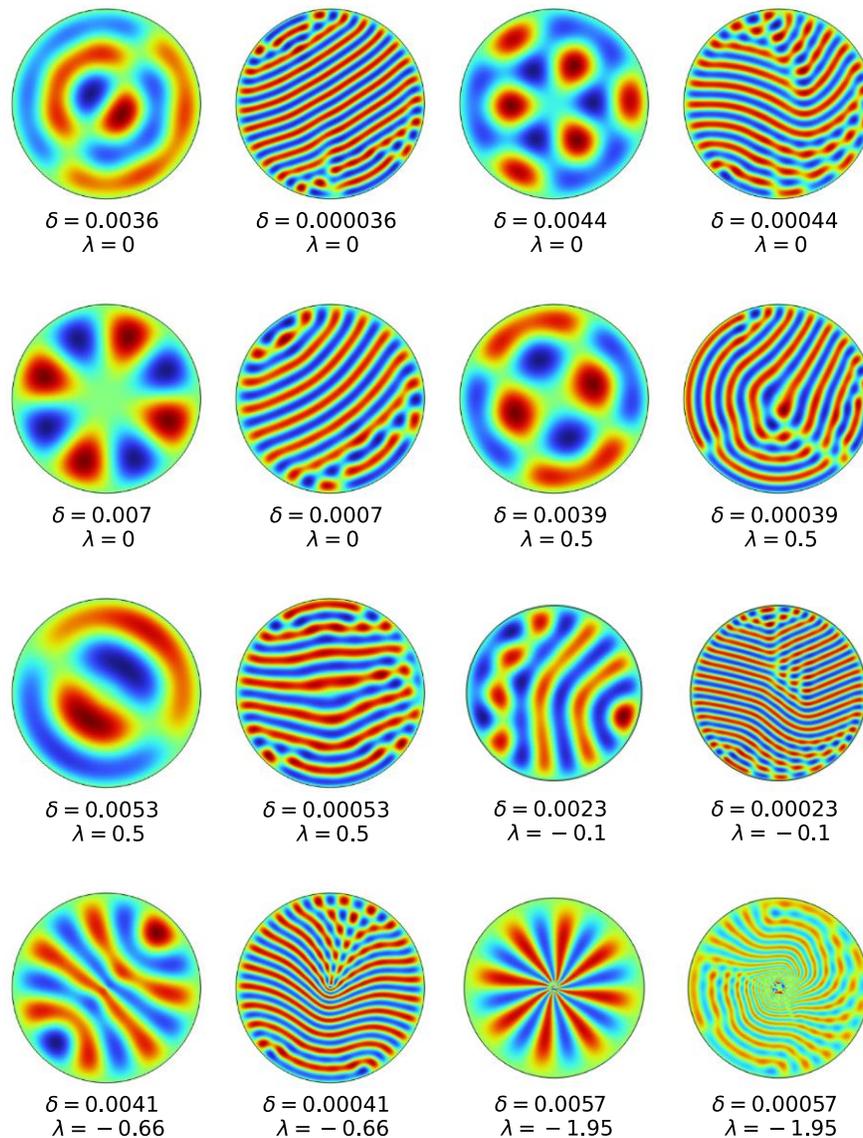


Figura 28. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Dirichlet $f = 0$ y dinámica tipo rayas.

Por otra parte, un aumento pequeño en la concentración de morfógenos en la frontera ocasiona que, en todos los casos y para todos los regímenes de difusión las rayas se dispongan en forma de círculos concéntricos ([Figura 29](#)). Por lo anterior, en estas condiciones, se puede decir que esta estructura de círculos concéntricos tiene gran robustez. Naturalmente, este fenómeno es inducido por la simetría de la frontera y en la medida que se aumenta la concentración de

morfógenos en la frontera esta tiene mayor relevancia. Por lo anterior, posteriormente se analizó la hipótesis del efecto atractivo de las fronteras mediante las condiciones de frontera mixtas.

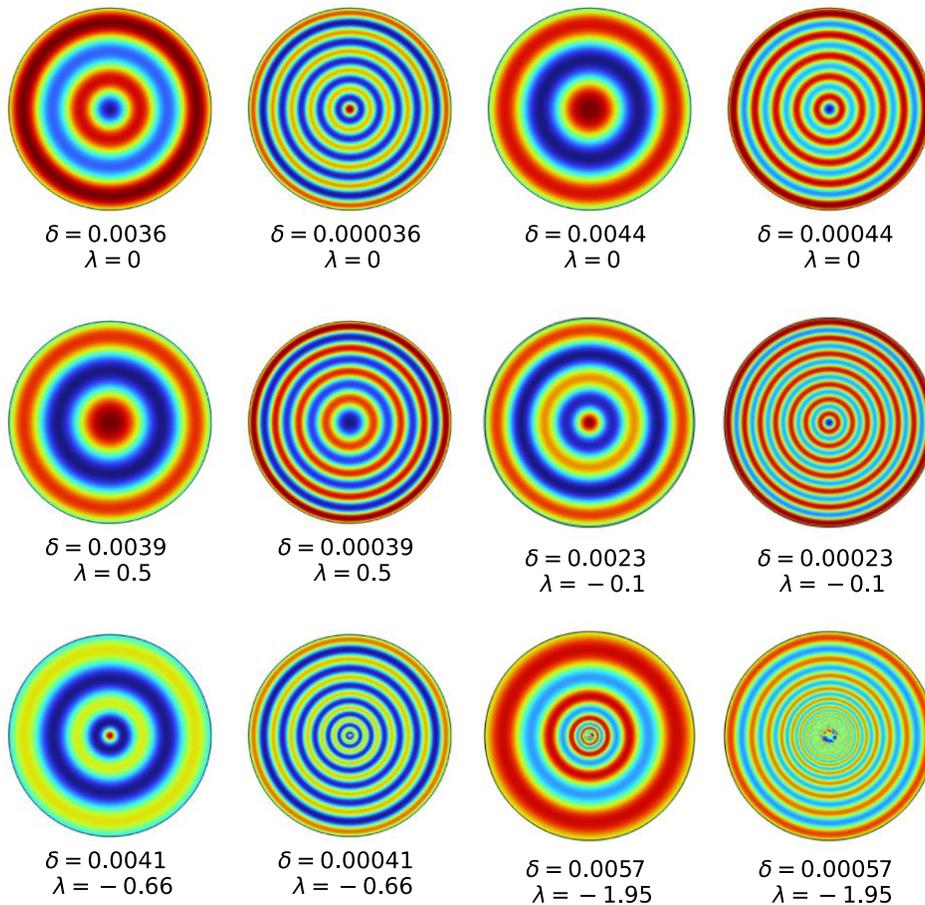


Figura 29. Patrones de Turing en el modelo BVAM con condiciones de frontera tipo Dirichlet $f = 0.005$ y dinámica tipo rayas.

En la [Figura 30](#) se muestran los resultados para la condición de frontera mixta I. Comparando las gráficas con iguales valores de δ y λ , puede comprobarse que, al igual que en los resultados de la dinámica tipo manchas, aumentar la concentración en la frontera superior del sistema, a través de incrementar el parámetro A , tiene el efecto de atraer el activador hacia la frontera. Un caso interesante se muestra para los parámetros $\delta = 0.00023$ y $\lambda = -0.1$, donde se obtuvo un patrón de círculos concéntricos, pero al aumentar A en un orden de magnitud se rompe esta simetría.

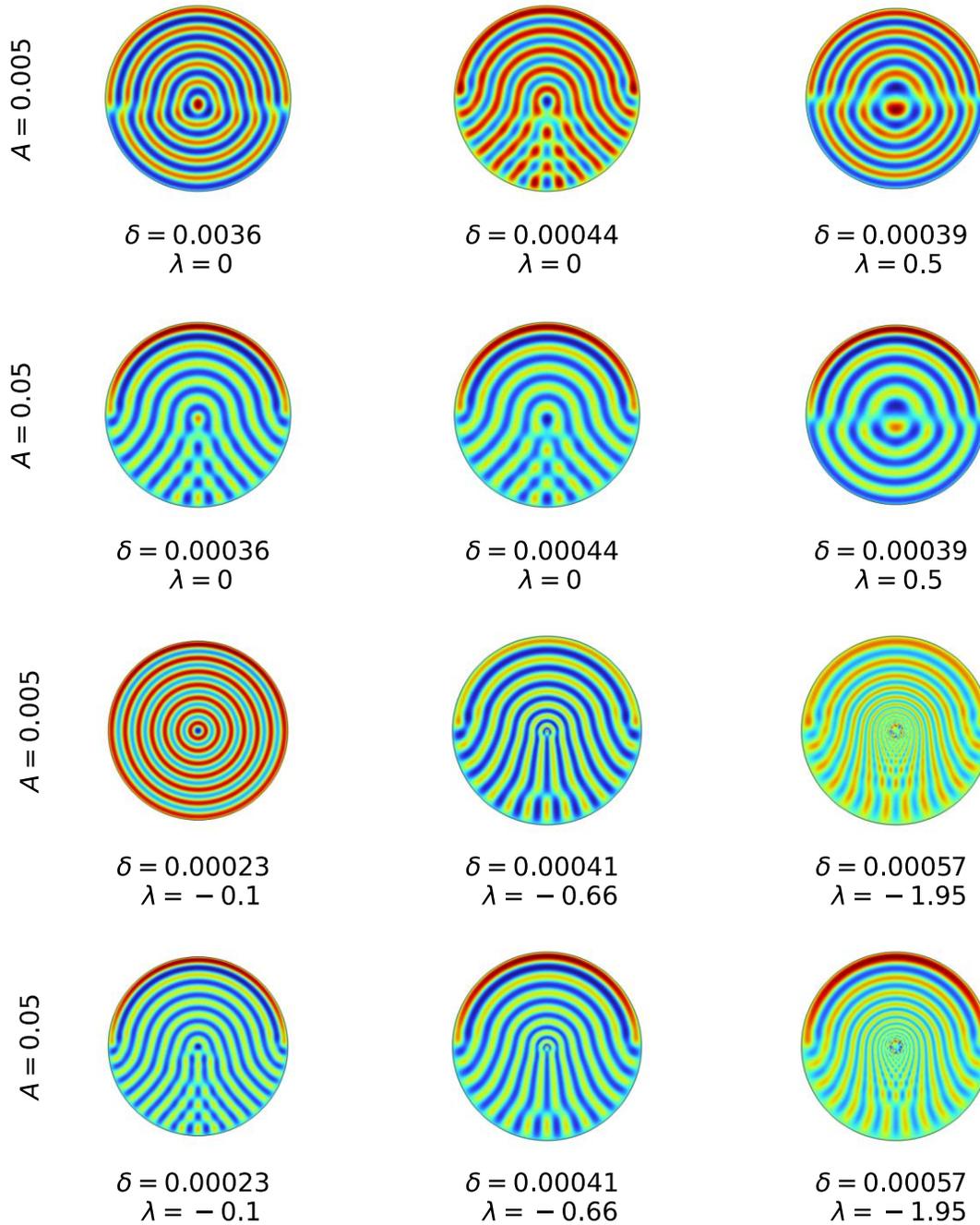


Figura 30. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo I y dinámica tipo rayas.

El efecto de reducir el tamaño del sistema al aumenta δ se muestra en la [Figura 31](#). En esta puede verse nuevamente la dificultad de formar rayas en un dominio tan pequeño. En ese sentido nos gustaría resaltar las observaciones de Murray (1988) donde argumenta que: *incluso si el vector de parámetros se encuentra dentro del*

espacio de Turing, esto no garantiza que el mecanismo genere patrones espaciales, porque la escala y la geometría juegan un papel importante. Dependiendo del tamaño del dominio en el que opera el mecanismo, las funciones propias inestables, o modos, pueden no ser soluciones permisibles.

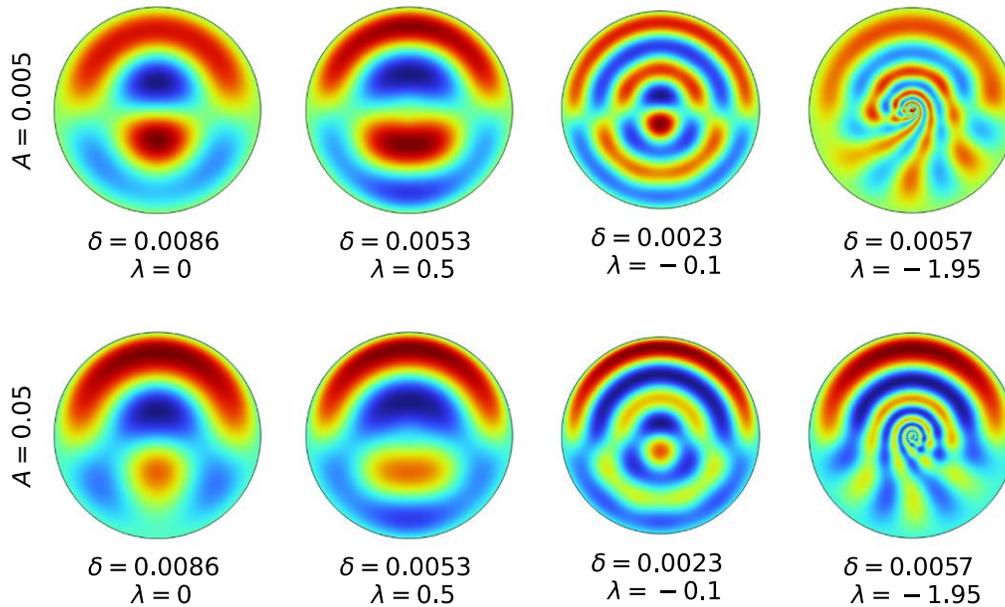


Figura 31. Efecto del tamaño del dominio en la condición de frontera mixta tipo I y dinámica tipo rayas.

Finalmente, en la condición de frontera tipo II, mostrada en la [Figura 32](#) y [Figura 33](#) para los casos de $\omega = 1$ y $\omega = 10$, respectivamente, se visualiza también el efecto atractivo de la frontera. En estos casos se observa incluso de manera más clara el papel de la condición de frontera en la generación de simetría en el sistema. De los casos mostrados, se observa también la influencia del parámetro δ comprobándose en la [Figura 32](#) solo el caso de difusión extrema $\lambda = -1.95$ donde la estructura es la misma independientemente del tamaño del sistema. Esto pudiese estar relacionado con las propiedades de autosimilitud que de manera general han sido detectadas en el sistema en condiciones de superdifusión.

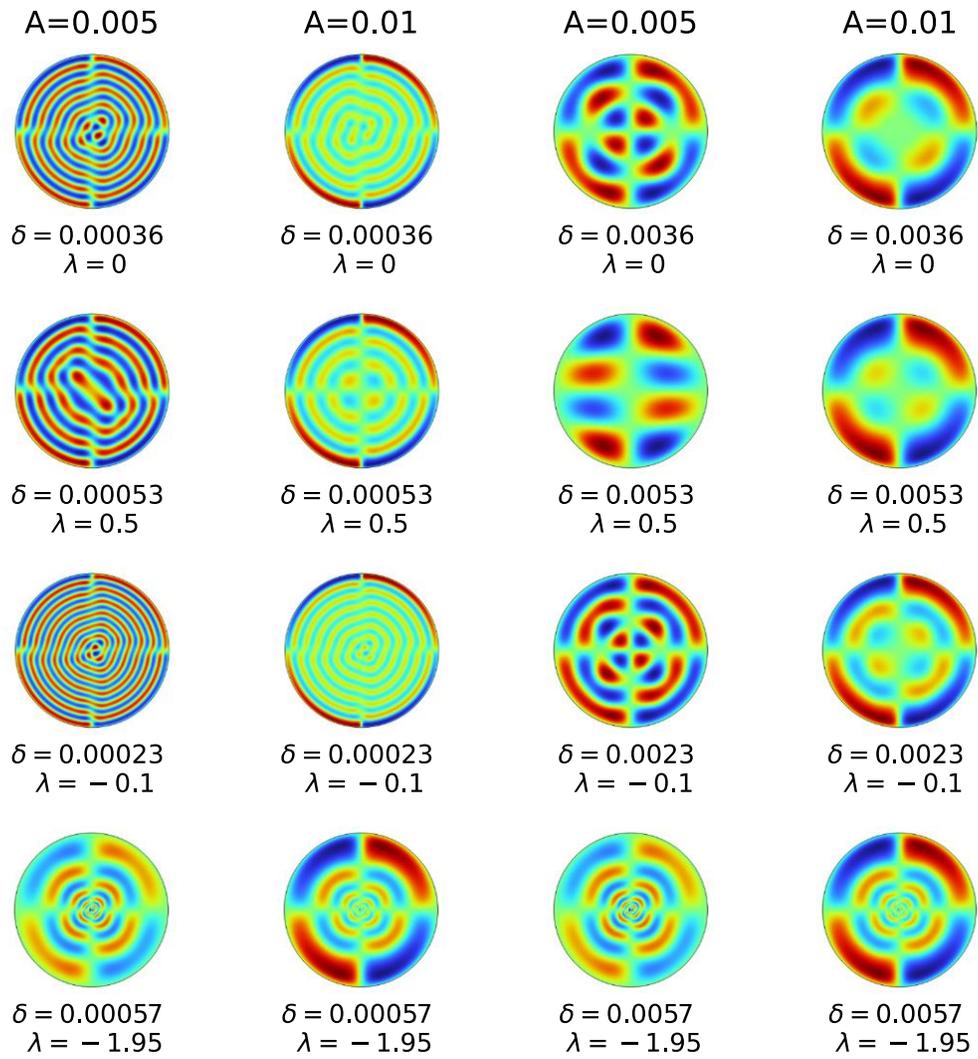


Figura 32. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, $\omega = 1$ y dinámica tipo rayas.

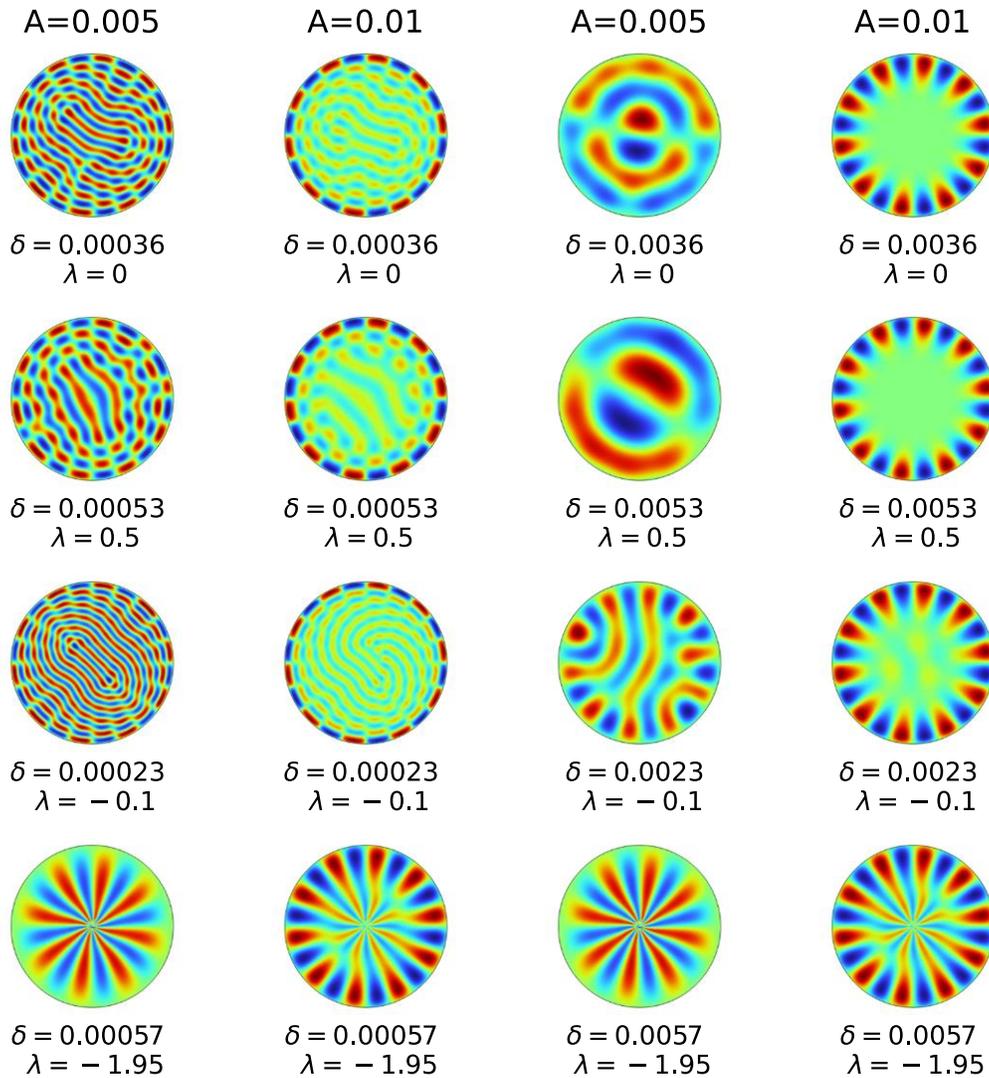


Figura 33. Patrones de Turing con condición de frontera mixta tipo II, $\omega = 10$ y dinámica tipo rayas.

3.4 Algunas consideraciones sobre preguntas abiertas para futuras investigaciones

Desde la introducción de la hipótesis de formación de patrones vía modelos de reacción-difusión por Turing (1952) mucho se ha avanzado en el tema; sin embargo, todavía existen ciertas limitaciones en cuanto a su aplicabilidad a la biología del desarrollo. Hernandez-Aristizabal et al., (2021) enfatizan que las principales desventajas de esta teoría son tres: (i) el sistema posee soluciones simétricas y organizadas, (ii) estas soluciones dependen en gran medida de las condiciones

iniciales que actúan como una cuenca de atracción para las soluciones y (iii) el mecanismo de formación del patrón depende en gran medida de la geometría. Otro aspecto señalado es que las condiciones necesarias para la emergencia de las estructuras tipo Turing son muy restrictivas y, además, el modelo es muy sensible al número de especies (Klika et al., 2012). Sin embargo, el tiempo ha demostrado el gran potencial del concepto con aplicaciones que trascienden de la biología del desarrollo a virtualmente cualquier sistema cuyo modelo es de tipo reacción-difusión.

En respuesta a estos inconvenientes mencionados se han considerado nuevos factores en los modelos que, si bien los hacen más complejos, logran capturar dinámicas más ricas acercando la teoría a la realidad. Por ejemplo, en ese sentido se puede señalar los mecanismos de taxis² (Ke et al., 2022; Painter et al., 1999; W. Wang & Zhou, 2022; Wu et al., 2018), difusión cruzada (Fanelli et al., 2013; Gambino et al., 2013; Le, 2022; Lou & Ni, 1996; Vanag & Epstein, 2009), expresión retardada de características (Alfifi, 2022; Choudhury & Fosser, 1996; Gaffney & Monk, 2006; Han & Wang, 2018; Ji et al., 2005; Jiang et al., 2019), influencia del ruido o estocasticidad (Biancalani et al., 2010; Cao & Erban, 2014; Karig et al., 2018; Siteur et al., 2014), el efecto de dominios crecientes (Crampin et al., 2002, 2002; Dolnik et al., 2022; Klika & Gaffney, 2017; Konow et al., 2019; Madzvamuse et al., 2010; Neville et al., 2006; Varea et al., 1997), heterogeneidades espaciales (Gaffney et al., 2023; Krause et al., 2020; R.-Q. Liu et al., 2022; Van Gorder, 2021; T. Wong & Ward, 2021) o la combinación de los anteriores. Obviamente, estos ajustes agregan dificultades al análisis y obstaculizan el progreso, pero son campos en los que se continúa trabajando.

Además de los factores anteriores, desde los trabajos de Henry y Wearne (2000, 2002) ha crecido el interés por analizar la influencia de la difusión anómala en la formación de patrones de Turing. Como se señaló anteriormente, la modelación de la difusión anómala se realiza principalmente mediante CTRW o equivalencias de estas en derivadas fraccionarias una vez que logran capturar los efectos de no localidad y memoria. Esto abre diferentes líneas de discusión ya que en la literatura

² Movimiento de una célula u organismo en una dirección particular en respuesta a un estímulo externo.

se pueden encontrar múltiples formulaciones de operadores fraccionarios, destacando entre los más utilizados el de Riemann–Liouville, Caputo, Grünwald-Letnikov y Weyl, pero con más propuestas (de Oliveira & Tenreiro Machado, 2014; Sales Teodoro et al., 2019; Valério et al., 2022).

Una discusión constante en este campo está orientada a los criterios que estos operadores deben cumplir para ser considerados como derivadas fraccionarias (Duarte Ortigueira & Tenreiro Machado, 2019; Hilfer & Luchko, 2019; Ortigueira & Tenreiro Machado, 2015; Tarasov, 2018) y hasta la fecha el aspecto de la interpretación física sigue abierto (Heymans & Podlubny, 2006; Molz et al., 2002; Nigmatullin, 1992; Podlubny, 2001; Tarasov, 2016, 2017; Tenreiro Machado, 2009; Zhao & Luo, 2017). Quizás lo más importante es el uso de estos operadores a partir de la derivación de principios fundamentales, ya que se ha encontrado que la adición de un término reactivo de forma directa puede conducir a errores físicos (Henry et al., 2006). Otros enfoques para la modelación de la difusión anómala incluyen el de derivadas fractales (W. Chen, Sun, et al., 2010; X. Zhang et al., 2021), o como en este trabajo un modelo efectivo con una dependencia espacial de la difusión acorde a una ley de potencia. No obstante, la verificación experimental de cuál alternativa de las mencionadas es la más adecuada sigue siendo desconocido. Uno de los aspectos relevantes detectados en este trabajo fue el fenómeno de multiestabilidad. Hasta la fecha, los métodos para el diagnóstico de multiestabilidad mediante la búsqueda de atractores coexistentes en un sistema dinámico no se han desarrollado bien, lo que deja un gran margen de exploración, siendo de manera general un fenómeno difícil de predecir teóricamente (C. Li et al., 2017). Por ejemplo, recientemente se ha demostrado que la multiestabilidad está relacionada con la aparición de atractores impredecibles, denominados atractores ocultos (Chang et al., 2019; Nazarimehr et al., 2017; Sharma et al., 2015). En estos, las cuencas de atracción no contienen puntos fijos inestables (si existieran) y están situadas lejos de dichos puntos. Por ello, la localización numérica de los atractores ocultos no es sencilla ya que no hay procesos transitorios que conduzcan a ellos desde las proximidades de puntos fijos inestables y es necesario utilizar procedimientos analítico-numéricos especiales (Dudkowski et al., 2016). En la

literatura se puede observar que este tipo de atractores es común en sistemas de alta dimensionalidad e igualmente en sistemas analizados con derivadas fraccionarias (Z. A. Khan et al., 2022; C. Li & Sprott, 2014; T. Liu et al., 2021; H. Wang et al., 2021), condiciones típicas en el análisis de la formación de patrones de Turing.

Resultan llamativas además las limitaciones del análisis de estabilidad lineal para casos extremos de difusión anómala. En la [Figura 10](#) de este trabajo se puede ver que la relación de dispersión no predice la formación de patrones para superdifusión marcada y extrema tales como $\lambda = -1.2$ o $\lambda = -1.95$, pero en estos sí se estabilizan los patrones. Al respecto Grifò (2023) señala que el poder predictivo de la relación de dispersión puede verse limitado en diferentes casos como por ejemplo cuando el sistema exhibe patrones oscilatorios o no estacionarios. En este sentido, es conveniente precisar que la relación de dispersión es el resultado de aplicar la teoría lineal para predecir un sistema no lineal, por lo que pueden ocurrir fallas, siendo el desarrollo de herramientas matemáticas más potentes un aspecto muy deseado.

Como se señaló en la revisión bibliográfica, en los sistemas de reacción-difusión se intenta predecir los patrones finales, pero no se analiza el comportamiento transitorio en las soluciones, lo que es una limitación (Hernandez-Aristizabal et al., 2021). Aunque específicamente en este trabajo no se aplicó, sería conveniente utilizar el análisis débilmente no lineal para estudiar la selección de patrones. Sobre esto Song et al., (2018) señalan que en el modelo BVAM el término r_1 no suprime del todo los patrones tipo manchas, y en la medida que el valor del parámetro r_2 aumenta los patrones de manchas se vuelven los más estables. Finalmente, en este trabajo se analizó la inestabilidad tipo Turing, pero es igualmente interesante estudiar las bifurcaciones tipo Hopf y tipo Turing-Hopf de acuerdo con las condiciones establecidas en la [Tabla 1](#). Específicamente, el estudio del tipo Turing-Hopf es muy relevante pues aunque se señaló en la Ecuación (11) que para que el sistema de reacción-difusión sea estable en ausencia de difusión se requiere que $tr(\mathbf{A}^*) < 0$, se ha demostrado que esta condición no es tan restrictiva considerando que se está razonablemente cerca del punto de codimensión dos (Ricard & Mischler, 2009).

Conclusiones

CONCLUSIONES

En esta investigación se analizaron los formalismos matemáticos para el análisis de la inestabilidad tipo Turing y la difusión anómala, encontrándose que desde una perspectiva física la subdifusión impone mayores retos que la difusión normal y la superdifusión debido a su naturaleza no Markoviana y a los efectos de memoria asociados con ella. Se identificó que para incluir la difusión anómala en los modelos que generan patrones de Turing se utilizan tres enfoques diferentes: 1) mediante procesos estocásticos con reglas en los tiempos de espera y la longitud entre saltos de las partículas, 2) mediante operadores fraccionarios y 3) introduciendo una dependencia espacial en los coeficientes de difusión de acuerdo con una ley de potencia. En este trabajo se utilizó el tercer enfoque, lo que condujo a modelos del tipo ecuaciones diferenciales parciales no lineales acopladas.

Como la inclusión de condiciones de frontera no homogéneas en sistemas de ecuaciones diferenciales parciales de tipo reacción-difusión ocasiona que no se puedan obtener soluciones analíticas directas, se adoptó un enfoque numérico. De esta manera, el estudio de la formación de patrones de Turing bajo diferentes regímenes de difusión permitió revelar el efecto de las condiciones de frontera en sus simetrías y estructuras emergentes, encontrándose como principales resultados:

1. La detección de multiestabilidad en el modelo BVAM introduce una complejidad adicional en el análisis. Esta puede estar dada por diversos factores como: la dependencia de las condiciones iniciales y parámetros, y espacios de fase de alta dimensión donde múltiples variables interactúan entre sí de formas no lineales dificultando la predictibilidad y el control del sistema.
2. La condición de frontera de Dirichlet impone cierto grado de simetría en el sistema, hasta llegar al punto donde el sistema tiende a volverse invariante ante rotaciones reflejando así la misma simetría que la condición de frontera. Esto solo sucede cuando se supera un cierto valor crítico de concentración en la frontera, el que parece hacerse mayor en el caso de la superdifusión comparando con los casos de difusión normal y regímenes subdifusivos.

3. En las condiciones de frontera mixtas analizadas, el activador tiene la tendencia de sentirse atraído hacia las fronteras cuando se imponen en estas concentraciones cada vez mayores de los morfógenos. Al igual que en la condición de Dirichlet, este efecto se incrementa cuando se supera un valor crítico de concentración en la frontera. Se puede comprobar también que superado ese umbral se puede imponer determinado grado de simetría en el sistema por lo que una aplicación potencial de este fenómeno puede ser la orientación de los patrones.
4. El análisis de estabilidad lineal es una herramienta adecuada para el estudio de la formación de patrones de Turing; sin embargo, al intentar predecir sistemas altamente no lineales mediante la teoría lineal pueden existir limitaciones. En este trabajo se obtuvo que la relación de dispersión puede ser inexacta en sistemas con superdifusión extrema.

Recomendaciones

RECOMENDACIONES

- Estudiar la influencia de diversos fenómenos como: mecanismos de taxis, difusión cruzada, expresión retardada de características, influencia del ruido o estocasticidad y dominios crecientes, así como sus combinaciones, en el modelo utilizado bajo diversos regímenes de difusión anómala.
- Analizar los patrones de Turing que se generan si los exponentes de difusión anómalos (λ) son diferentes para el activador y el inhibidor.
- Analizar los efectos de las condiciones de fronteras detectados en este trabajo con el enfoque de operadores fraccionarios espaciales y temporales para la modelación de la difusión anómala.
- Analizar el efecto del dominio creciente en la formación de patrones estacionarios u oscilantes bajo regímenes de difusión anómala.

*Referencias
Bibliográficas*

BIBLIOGRAFÍA

- à Ziem, D. C. B., Gninzanlong, C. L., Tabi, C. B., & Kofane, T. C. (2021). Dynamics and pattern formation of a diffusive predator-prey model in the subdiffusive regime in presence of toxicity. *Chaos Solitons & Fractals*, 151, 111238. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2021.111238>
- Addiscott, T. M., & Leeds-Harrison, P. (2005). Diffusion. En D. Hillel (Ed.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (pp. 389-394). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00346-5>
- Addlink Software Científico. (2023, abril 3). *Modelado basado en Ecuaciones en COMSOL Multiphysics*. Addlink Software Científico. <https://www.addlink.es/noticias/comsol/3277-modelado-basado-en-ecuaciones-en-comsol-multiphysics-2>
- Al Saadi, F., & Champneys, A. (2021). Unified framework for localized patterns in reaction–diffusion systems; the Gray–Scott and Gierer–Meinhardt cases. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200277. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0277>
- Alfifi, H. Y. (2022). Stability analysis for Schnakenberg reaction-diffusion model with gene expression time delay. *Chaos, Solitons & Fractals*, 155, 111730. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2021.111730>
- Anma, A., Sakamoto, K., & Yoneda, T. (2012). Unstable subsystems cause Turing instability. *Kodai Mathematical Journal*, 35(2), 215-247. <https://doi.org/10.2996/kmj/1341401049>
- Aragón, J. L., Barrio, R. A., Woolley, T. E., Baker, R. E., & Maini, P. K. (2012). Nonlinear effects on Turing patterns: Time oscillations and chaos. *Physical Review E*, 86(2), 026201. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.86.026201>
- Aragón, J. L., Torres, M., Gil, D., Barrio, R. A., & Maini, P. K. (2002). Turing patterns with pentagonal symmetry. *Physical Review E*, 65(5), 051913. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.65.051913>

- Arcuri, P., & Murray, J. D. (1986). Pattern sensitivity to boundary and initial conditions in reaction-diffusion models. *Journal of Mathematical Biology*, 24(2), 141-165. <https://doi.org/10.1007/BF00275996>
- Arecchi, F. T., Boccaletti, S., & Ramazza, P. (1999). Pattern formation and competition in nonlinear optics. *Physics Reports*, 318(1), 1-83. [https://doi.org/10.1016/S0370-1573\(99\)00007-1](https://doi.org/10.1016/S0370-1573(99)00007-1)
- Arendt, W., & Urban, K. (2023). *Partial Differential Equations: An Introduction to Analytical and Numerical Methods*. Springer.
- Balescu, R. (1995). Anomalous transport in turbulent plasmas and continuous time random walks. *Physical Review E*, 51(5), 4807-4822. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.51.4807>
- Baron, J., & Galla, T. (2019). Effective diffusion coefficients in reaction-diffusion systems with anomalous transport. *Physical Review E*, 99(1). <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.99.012212>
- Barrio, R. A. (2010). Aplicaciones del modelo BVAM a sistemas complejos. *Revista digital universitaria*, 11(6), 201.
- Barrio, R. A., Baker, R. E., Vaughan, B., Tribuzy, K., de Carvalho, M. R., Bassanezi, R., & Maini, P. K. (2009). Modeling the skin pattern of fishes. *Physical Review E*, 79(3), 031908. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.79.031908>
- Barrio, R. A., Maini, P. K., Aragón, J. L., & Torres, M. (2002). Size-dependent symmetry breaking in models for morphogenesis. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 168-169, 61-72. [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(02\)00495-5](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(02)00495-5)
- Barrio, R. A., Varea, C., Aragón, J. L., & Maini, P. K. (1999). A Two-dimensional Numerical Study of Spatial Pattern Formation in Interacting Turing Systems. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61(3), 483-505. <https://doi.org/10.1006/bulm.1998.0093>
- Bellomo, N., Lods, B., Revelli, R., & Ridolfi, L. (2007). *Generalized Collocation Methods: Solutions to Nonlinear Problems*. Springer Science & Business Media.

- Belousov, B. P. (1959). Periodicheski deistvuyushchaya reaktsia i ee mekhanizm [Periodically acting reaction and its mechanism]. *Sbornik referatov po radiatsionnoi meditsine, 1958 [Collection of abstracts on radiation medicine, 1958]*, 145-147.
- Belousov, B. P., & Safronov, A. P. (1959). Novye puti kachestvennogo analiza kationov v svete izbrannoi teorii tsvetnosti [New approaches to the qualitative analysis of cations from the point of view of the selected theory of chromaticity]. *Sbornik referatov po radiatsionnoi meditsine, 1958 [Collection of abstracts on radiation medicine, 1958]*, 147-148.
- ben-Avraham, D., & Havlin, S. (2005). *Diffusion and Reactions in Fractals and Disordered Systems*. Cambridge University Press.
- Bendahmane, M., Ruiz-Baier, R., & Tian, C. (2016). Turing pattern dynamics and adaptive discretization for a super-diffusive Lotka-Volterra model. *Journal of Mathematical Biology*, 72(6), 1441-1465. <https://doi.org/10.1007/s00285-015-0917-9>
- Bennett, C. H. (1988). Logical depth and physical complexity. En R. Herken (Ed.), *The Universal Turing Machine A Half-Century Survey* (pp. 227-257). Oxford University Press. <https://link.springer.com/book/9783211826379>
- Berkowitz, B., Cortis, A., Dentz, M., & Scher, H. (2006). Modeling non-Fickian transport in geological formations as a continuous time random walk. *Reviews of Geophysics*, 44(2). <https://doi.org/10.1029/2005RG000178>
- Berkowitz, B., Klafter, J., Metzler, R., & Scher, H. (2002). Physical pictures of transport in heterogeneous media: Advection-dispersion, random-walk, and fractional derivative formulations. *Water Resources Research*, 38(10), 9-1-9-12. <https://doi.org/10.1029/2001WR001030>
- Bi, Z., Liu, S., & Ouyang, M. (2022a). Spatial dynamics of a fractional predator-prey system with time delay and Allee effect. *Chaos, Solitons & Fractals*, 162, 112434. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2022.112434>
- Bi, Z., Liu, S., & Ouyang, M. (2022b). Three-dimensional pattern dynamics of a fractional predator-prey model with cross-diffusion and herd behavior.

- Applied Mathematics and Computation*, 421, 126955.
<https://doi.org/10.1016/j.amc.2022.126955>
- Bi, Z., Liu, S., Ouyang, M., & Wu, X. (2023). Pattern dynamics analysis of spatial fractional predator-prey system with fear factor and refuge. *Nonlinear Dynamics*, 111(11), 10653-10676. <https://doi.org/10.1007/s11071-023-08353-6>
- Biancalani, T., Fanelli, D., & Di Patti, F. (2010). Stochastic Turing patterns in the Brusselator model. *Physical Review E*, 81(4), 046215.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.81.046215>
- Bird, R. B., Stewart, W. E., & Lightfoot, E. N. (2002). *Transport phenomena* (2.^a ed.). Wiley.
- Bishop, R. H., & Dorf, R. C. (2022). *Modern control systems* (14.^a ed.). Pearson.
- Blom, P. W. M., & Vissenberg, M. C. J. M. (1998). Dispersive Hole Transport in Poly (p -Phenylene Vinylene). *Physical Review Letters*, 80(17), 3819-3822.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.80.3819>
- Blumen, I. M. S., & Klafter, J. (1999). Drude approach to anomalous diffusion: Application to Richardson dispersion in turbulent flows. *Europhysics Letters*, 47(2), 152. <https://doi.org/10.1209/epl/i1999-00350-5>
- Bo, S., Schmidt, F., Eichhorn, R., & Volpe, G. (2019). Measurement of anomalous diffusion using recurrent neural networks. *Physical Review E*, 100(1), 010102. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.100.010102>
- Boissonade, J. (2009). *Self-organization phenomena in non-equilibrium chemical systems* (pp. 23-36). EDP Sciences. <https://doi.org/10.1051/orvie/2009003>
- Bouchaud, J.-P., & Georges, A. (1990). Anomalous diffusion in disordered media: Statistical mechanisms, models and physical applications. *Physics Reports*, 195(4), 127-293. [https://doi.org/10.1016/0370-1573\(90\)90099-N](https://doi.org/10.1016/0370-1573(90)90099-N)
- Brenner, S. C., & Scott, L. R. (2008). *The mathematical theory of finite element methods* (3.^a ed.). Springer-Verlag New York.
- Bruno, M. G., Allegrini, P., & Grigolini, P. (1999). Time evolution of a financial market index as an effect of the joint action of Gaussian and Lévy fluctuations. *Applied Stochastic Models in Business and Industry*, 15(4),

- 235-240. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1526-4025\(199910/12\)15:4<235::AID-ASMB389>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1526-4025(199910/12)15:4<235::AID-ASMB389>3.0.CO;2-8)
- Burnecki, K., Kepten, E., Garini, Y., Sikora, G., & Weron, A. (2015). Estimating the anomalous diffusion exponent for single particle tracking data with measurement errors—An alternative approach. *Scientific Reports*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/srep11306>
- Calderón-Barreto, E. A., & Aragón, J. L. (2022). Turing patterns with space varying diffusion coefficients: Eigenfunctions satisfying the Legendre equation. *Chaos, Solitons & Fractals*, 165, 112869. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2022.112869>
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraula, G., & Bonabeau, E. (2001). *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press.
- Cao, Y., & Erban, R. (2014). Stochastic Turing Patterns: Analysis of Compartment-Based Approaches. *Bulletin of Mathematical Biology*, 76(12), 3051-3069. <https://doi.org/10.1007/s11538-014-0044-6>
- Castets, V., Dulos, E., Boissonade, J., & De Kepper, P. (1990). Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern. *Physical Review Letters*, 64(24), 2953-2956. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.64.2953>
- Casti, J. L. (2022). Complexity. En *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/complexity-scientific-theory>
- Causon, D. M., & Mingham, C. G. (2010). *Introductory Finite Difference Methods for PDEs*. Ventus.
- Chacón-Acosta, G., Núñez-López, M., & Pineda, I. (2020). Turing instability conditions in confined systems with an effective position-dependent diffusion coefficient. *The Journal of Chemical Physics*, 152(2), 024101. <https://doi.org/10.1063/1.5128510>
- Chang, H., Li, Y., Yuan, F., & Chen, G. (2019). Extreme Multistability with Hidden Attractors in a Simplest Memristor-Based Circuit. *International Journal of*

- Bifurcation and Chaos*, 29(06), 1950086.
<https://doi.org/10.1142/S021812741950086X>
- Chaturapruek, S., Breslau, J., Yazdi, D., Kolokolnikov, T., & McCalla, S. (2013). Crime modeling with Levy flights. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 73(4), 1703-1720. <https://doi.org/10.1137/120895408>
- Chen, W., Sun, H., Zhang, X., & Korošak, D. (2010). Anomalous diffusion modeling by fractal and fractional derivatives. *Computers & Mathematics with Applications*, 59(5), 1754-1758.
<https://doi.org/10.1016/j.camwa.2009.08.020>
- Chen, W., Ye, L., & Sun, H. (2010). Fractional diffusion equations by the Kansa method. *Computers & Mathematics with Applications*, 59(5), 1614-1620.
<https://doi.org/10.1016/j.camwa.2009.08.004>
- Chen, Y., & Buceta, J. (2019). A non-linear analysis of Turing pattern formation. *PLOS ONE*, 14(8), e0220994. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220994>
- Chiu, J. W., & Chiam, K.-H. (2008). Monte Carlo simulation and linear stability analysis of Turing pattern formation in reaction-subdiffusion systems. *Physical Review E*, 78(5), 056708.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.78.056708>
- Choksi, R. (2022). *Partial Differential Equations: A First Course* (1.^a ed.). American Mathematical Society.
- Chou, C. S., & Friedman, A. (2016). *Introduction to Mathematical Biology: Modeling, Analysis, and Simulations* (1.^a ed.). Springer International Publishing.
- Choudhury, S. R., & Fossier, C. (1996). Turing Bifurcation in Nonlinear Competition Models with Delay. *Quarterly of Applied Mathematics*, 54(1), 33-61.
<https://www.jstor.org/stable/43638179>
- Compte, A. (1996). Stochastic foundations of fractional dynamics. *Physical Review E*, 53(4), 4191-4193. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.53.4191>
- COMSOL Multiphysics. (2023). *BDF, Generalized Alpha, and Runge-Kutta Methods*. <https://www.comsol.com/support/knowledgebase/1062>

- Condamin, S., Bénichou, O., Tejedor, V., Voituriez, R., & Klafter, J. (2007). First-passage times in complex scale-invariant media. *Nature*, *450*(7166), 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/nature06201>
- Crampin, E. J., Hackborn, W. W., & Maini, P. K. (2002). Pattern formation in reaction-diffusion models with nonuniform domain growth. *Bulletin of Mathematical Biology*, *64*(4), 747-769. <https://doi.org/10.1006/bulm.2002.0295>
- Crawford, J. D. (1991). Introduction to bifurcation theory. *Reviews of Modern Physics*, *63*(4), 991-1037. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.63.991>
- Cross, M. C., & Greenside, H. (2009). *Pattern Formation and Dynamics in Nonequilibrium Systems* (1.^a ed.). Cambridge University Press.
- Cross, M. C., & Hohenberg, P. C. (1993). Pattern formation outside of equilibrium. *Reviews of Modern Physics*, *65*(3), 851-1112. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.65.851>
- Curtiss, C. F., & Hirschfelder, J. O. (1952). Integration of Stiff Equations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *38*(3), 235-243. <https://doi.org/10.1073/pnas.38.3.235>
- D'Aquino, B. (2023). Studying Turing patterns in vegetation. *Bulletin of the American Physical Society*. APS March Meeting 2023. <https://meetings.aps.org/Meeting/MAR23/Session/F46.3>
- De Kepper, P., Dulos, E., Boissonade, J., De Wit, A., Dewel, G., & Borckmans, P. (2000). Reaction–Diffusion Patterns in Confined Chemical Systems. *Journal of Statistical Physics*, *101*(1), 495-508. <https://doi.org/10.1023/A:1026462105253>
- De Kepper, P., Epstein, I. R., Kustin, K., & Orban, M. (1982). Systematic design of chemical oscillators. Part 8. Batch oscillations and spatial wave patterns in chlorite oscillating systems. *The Journal of Physical Chemistry*, *86*(2), 170-171. <https://doi.org/10.1021/j100391a007>
- de Oliveira, E. C., & Tenreiro Machado, J. A. (2014). A Review of Definitions for Fractional Derivatives and Integral. *Mathematical Problems in Engineering*, *2014*, e238459. <https://doi.org/10.1155/2014/238459>

- De Wit, A. (1999). Spatial Patterns and Spatiotemporal Dynamics in Chemical Systems. En *Advances in Chemical Physics* (pp. 435-513). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470141687.ch5>
- Dillon, R., Maini, P. K., & Othmer, H. G. (1994). Pattern formation in generalized Turing systems. *Journal of Mathematical Biology*, 32(4), 345-393. <https://doi.org/10.1007/BF00160165>
- Djilali, S., Ghanbari, B., Bentout, S., & Mezouaghi, A. (2020). Turing-Hopf bifurcation in a diffusive mussel-algae model with time-fractional-order derivative. *Chaos Solitons & Fractals*, 138. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2020.109954>
- Dolnik, M., Konow, C., Somberg, N. H., & Epstein, I. R. (2022). Effect of obstructions on growing Turing patterns. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 32(7), 073127. <https://doi.org/10.1063/5.0099753>
- dos Santos, M. A. F. (2019). Analytic approaches of the anomalous diffusion: A review. *Chaos, Solitons & Fractals*, 124, 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2019.04.039>
- Duan, M., Chang, L., & Jin, Z. (2019). Turing patterns of an SI epidemic model with cross-diffusion on complex networks. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 533, 122023. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2019.122023>
- Duarte Ortigueira, M., & Tenreiro Machado, J. (2019). Fractional Derivatives: The Perspective of System Theory. *Mathematics*, 7(2), 2227-7390. <https://doi.org/10.3390/math7020150>
- Dudkowski, D., Jafari, S., Kapitaniak, T., Kuznetsov, N. V., Leonov, G. A., & Prasad, A. (2016). Hidden attractors in dynamical systems. *Physics Reports*, 637, 1-50. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2016.05.002>
- Edelson, D., Field, R. J., & Noyes, R. M. (1975). Mechanistic details of the Belousov–Zhabotinskii oscillations. *International Journal of Chemical Kinetics*, 7(3), 417-432. <https://doi.org/10.1002/kin.550070309>
- Editors of Encyclopaedia Britannica. (2021). Morphogenesis. En *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/morphogenesis>

- Einstein, A. (1905). Über die von der molekularkinetischen Theorie der Wärme geforderte Bewegung von in ruhenden Flüssigkeiten suspendierten Teilchen. *Annalen der Physik*, 4(17).
<http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/2785>
- Epstein, I. R., & Pojman, J. A. (1998). *An Introduction to Nonlinear Chemical Dynamics: Oscillations, Waves, Patterns, and Chaos*. Oxford University Press.
- Epstein, I. R., & Showalter, K. (1996). Nonlinear Chemical Dynamics: Oscillations, Patterns, and Chaos. *The Journal of Physical Chemistry*, 100(31), 13132-13147. <https://doi.org/10.1021/jp953547m>
- Erban, R., & Othmer, H. G. (2014). Editorial: Special Issue on Stochastic Modelling of Reaction–Diffusion Processes in Biology. *Bulletin of Mathematical Biology*, 76(4), 761-765. <https://doi.org/10.1007/s11538-013-9929-z>
- Ermentrout, B. (1991). Stripes or spots? Nonlinear effects in bifurcation of reaction—diffusion equations on the square. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A: Mathematical and Physical Sciences*, 434(1891), 413-417. <https://doi.org/10.1098/rspa.1991.0100>
- Evans, L. C. (2022). *Partial Differential Equations*. American Mathematical Society.
- Fanelli, D., Cianci, C., & Di Patti, F. (2013). Turing instabilities in reaction-diffusion systems with cross diffusion. *The European Physical Journal B*, 86(4), 142. <https://doi.org/10.1140/epjb/e2013-30649-7>
- Fechner, M. G. T. (1828). Ueber Umkehrung der Polarität der einfachen Kette, J. f. Chem. U. Phys. *Schweigg. J*, 53, 61-77.
- Fedotov, S. (2010). Non-Markovian random walks and nonlinear reactions: Subdiffusion and propagating fronts. *Physical Review E*, 81(1), 011117. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.81.011117>
- Feng, F., Yan, J., Liu, F., & He, Y. (2016). Pattern formation in superdiffusion Oregonator model. *Chinese Physics B*, 25(10). <https://doi.org/10.1088/1674-1056/25/10/104702>
- Field, R. J., Koros, E., & Noyes, R. M. (1972). Oscillations in chemical systems. II. Thorough analysis of temporal oscillation in the bromate-cerium-malonic

- acid system. *Journal of the American Chemical Society*, 94(25), 8649-8664.
<https://doi.org/10.1021/ja00780a001>
- Field, R. J., & Noyes, R. M. (1974). Oscillations in chemical systems. IV. Limit cycle behavior in a model of a real chemical reaction. *The Journal of Chemical Physics*, 60(5), 1877-1884. <https://doi.org/10.1063/1.1681288>
- Foote, R. (2007). Mathematics and Complex Systems. *Science*, 318(5849), 410-412. <https://doi.org/10.1126/science.1141754>
- Froemberg, D., Schmidt-Martens, H., Sokolov, I. M., & Sagués, F. (2008). Front propagation in $A+B \rightarrow 2A$ reaction under subdiffusion. *Physical Review E*, 78(1), 011128. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.78.011128>
- Gaffney, E. A., Krause, A. L., Maini, P. K., & Wang, C. (2023). Spatial heterogeneity localizes Turing patterns in reaction-cross-diffusion systems. *Discrete and Continuous Dynamical Systems - B*, 28(12), 6092-6125.
<https://doi.org/10.3934/dcdsb.2023053>
- Gaffney, E. A., & Monk, N. A. M. (2006). Gene Expression Time Delays and Turing Pattern Formation Systems. *Bulletin of Mathematical Biology*, 68(1), 99-130.
<https://doi.org/10.1007/s11538-006-9066-z>
- Gambino, G., Lombardo, M. C., & Sammartino, M. (2013). Pattern formation driven by cross-diffusion in a 2D domain. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 14(3), 1755-1779.
<https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2012.11.009>
- Gandhi, P., Ciocanel, M.-V., Niklas, K., & Dawes, A. T. (2021). Identification of approximate symmetries in biological development. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200273.
<https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0273>
- Gear, B. (2007). Backward differentiation formulas. *Scholarpedia*, 2(8), 3162.
<https://doi.org/10.4249/scholarpedia.3162>
- Gear, C. W. (1967). The numerical integration of ordinary differential equations. *Mathematics of Computation*, 21(98), 146-156.
<https://doi.org/10.1090/S0025-5718-1967-0225494-5>

- Gell-Mann, M., & Lloyd, S. (1996). Information measures, effective complexity, and total information. *Complexity*, 2(1), 44-52.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0526\(199609/10\)2:1<44::AID-CPLX10>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0526(199609/10)2:1<44::AID-CPLX10>3.0.CO;2-X)
- Gierer, A., & Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*, 12(1), 30-39. <https://doi.org/10.1007/BF00289234>
- Goldbeter, A. (2018). Dissipative structures in biological systems: Bistability, oscillations, spatial patterns and waves. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2124), 20170376. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0376>
- Golnaraghi, F., & Kuo, B. C. (2017). *Automatic Control Systems* (10.^a ed.). McGraw-Hill.
- Golovin, A., Matkowsky, B., & Volpert, V. (2008). Turing Pattern Formation in The Brusselator Model with Superdiffusion. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 69(1), 251-272. <https://doi.org/10.1137/070703454>
- Gomez, D., Iyaniwura, S., Paquin-Lefebvre, F., & Ward, M. J. (2021). Pattern forming systems coupling linear bulk diffusion to dynamically active membranes or cells. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200276. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0276>
- Gong, Y., & Christini, D. J. (2003). Antispiral Waves in Reaction-Diffusion Systems. *Physical Review Letters*, 90(8), 088302. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.90.088302>
- Granik, N., Weiss, L. E., Nehme, E., Levin, M., Chein, M., Perlson, E., Roichman, Y., & Shechtman, Y. (2019). Single-Particle Diffusion Characterization by Deep Learning. *Biophysical Journal*, 117(2), 185-192. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2019.06.015>
- Gray, P., & Scott, S. K. (1983). Autocatalytic reactions in the isothermal, continuous stirred tank reactor: Isolates and other forms of multistability. *Chemical Engineering Science*, 38(1), 29-43. [https://doi.org/10.1016/0009-2509\(83\)80132-8](https://doi.org/10.1016/0009-2509(83)80132-8)

- Green, J. B. A. (2021). Computational biology: Turing's lessons in simplicity. *Biophysical Journal*, 120(19), 4139-4141.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2021.08.041>
- Grifò, G. (2023). Vegetation Patterns in the Hyperbolic Klausmeier Model with Secondary Seed Dispersal. *Mathematics*, 11(5).
<https://doi.org/10.3390/math11051084>
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., & DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, 310(5750), 987-991.
<https://doi.org/10.1126/science.1116681>
- Gu, Q., Schiff, E. A., Grebner, S., Wang, F., & Schwarz, R. (1996). Non-Gaussian Transport Measurements and the Einstein Relation in Amorphous Silicon. *Physical Review Letters*, 76(17), 3196-3199.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.76.3196>
- Guigas, G., Kalla, C., & Weiss, M. (2007). Probing the Nanoscale Viscoelasticity of Intracellular Fluids in Living Cells. *Biophysical Journal*, 93(1), 316-323.
<https://doi.org/10.1529/biophysj.106.099267>
- Haberman, R. (2013). *Applied partial differential equations: With Fourier series and boundary value problems* (5.^a ed.). Pearson Education.
- Haken, H. (1977). *Synergetics: An Introduction. Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry and Biology* (2.^a ed.). Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-96469-5>
- Hale, J. K., & Sakamoto, K. (1989). Shadow systems and attractors in reaction-diffusion equations. *Applicable Analysis*, 32(3-4), 287-303.
<https://doi.org/10.1080/00036818908839855>
- Han, B.-S., & Wang, Z.-C. (2018). Turing Patterns of a Lotka–Volterra Competitive System with Nonlocal Delay. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 28(07), 1830021. <https://doi.org/10.1142/S0218127418300215>
- Henner, V., Belozerova, T., & Nepomnyashchy, A. (2020). *Partial Differential Equations: Analytical Methods and Applications*. CRC Press.

- Henry, B. I., Langlands, T. A. M., & Wearne, S. L. (2005). Turing pattern formation in fractional activator-inhibitor systems. *Physical Review E*, 72(2).
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.72.026101>
- Henry, B. I., Langlands, T. A. M., & Wearne, S. L. (2006). Anomalous diffusion with linear reaction dynamics: From continuous time random walks to fractional reaction-diffusion equations. *Physical Review E*, 74(3), 031116.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.74.031116>
- Henry, B. I., & Wearne, S. L. (2000). Fractional reaction-diffusion. *Physica A-Statistical Mechanics and Its Applications*, 276(3-4), 448-455.
[https://doi.org/10.1016/S0378-4371\(99\)00469-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4371(99)00469-0)
- Henry, B. I., & Wearne, S. L. (2002). Existence of Turing instabilities in a two-species fractional reaction-diffusion system. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 62(3), 870-887. <https://doi.org/10.1137/S0036139900375227>
- Hernández, D., Herrera-Hernández, E. C., Núñez-López, M., & Hernández-Coronado, H. (2017). Self-similar Turing patterns: An anomalous diffusion consequence. *Physical Review E*, 95(2), 022210.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.95.022210>
- Hernández, D., Varea, C., & Barrio, R. (2009). Dynamics of reaction-diffusion systems in a subdiffusive regime. *Physical Review E*, 79(2).
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.79.026109>
- Hernandez-Aristizabal, D., Garzon-Alvarado, D. A., & Madzvamuse, A. (2021). Turing pattern formation under heterogeneous distributions of parameters for an activator-depleted reaction model. <https://doi.org/10.1007/s00332-021-09685-6>
- Heymans, N., & Podlubny, I. (2006). Physical interpretation of initial conditions for fractional differential equations with Riemann-Liouville fractional derivatives. *Rheologica Acta*, 45(5), 765-771. <https://doi.org/10.1007/s00397-005-0043-5>
- Hilfer, R., & Luchko, Y. (2019). Desiderata for Fractional Derivatives and Integrals. *Mathematics*, 7(2). <https://doi.org/10.3390/math7020149>

- Hoang, T., & Hwang, H. J. (2013). Turing instability in a general system. *Nonlinear Analysis: Theory, Methods & Applications*, 91, 93-113.
<https://doi.org/10.1016/j.na.2013.06.010>
- Holland, J. H. (2014). *Complexity: A Very Short Introduction*. Oxford University Press.
- Holovatch, Y., Kenna, R., & Thurner, S. (2017). Complex systems: Physics beyond physics. *European Journal of Physics*, 38(2), 023002.
<https://doi.org/10.1088/1361-6404/aa5a87>
- Hoyle, R. (2006). *Pattern Formation: An Introduction to Methods*. Cambridge University Press.
- Huang, P., Yin, Z., Tian, Y., Yang, J., Zhong, W., Li, C., Lian, C., Yang, L., & Liu, H. (2021). Anomalous diffusion in zeolites. *Chemical Engineering Science*, 246, 116995. <https://doi.org/10.1016/j.ces.2021.116995>
- Iqbal, N., & Karaca, Y. (2021). Complex fractional-order HIV diffusion model based on amplitude equations with Turing patterns and Turing instability. *Fractals*, 29(05), 2140013. <https://doi.org/10.1142/S0218348X21400132>
- Iqbal, N., & Wu, R. (2019). Pattern formation by fractional cross-diffusion in a predator-prey model with Beddington-DeAngelis type functional response. *International Journal of Modern Physics B*, 33(25).
<https://doi.org/10.1142/S0217979219502965>
- Iqbal, N., Wu, R., & Liu, B. (2017). Pattern formation by super-diffusion in FitzHugh-Nagumo model. *Applied Mathematics and Computation*, 313, 245-258. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2017.05.072>
- Iron, D., & Ward, M. J. (2000a). A Metastable Spike Solution for a Nonlocal Reaction-Diffusion Model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 60(3), 778-802. <https://doi.org/10.1137/S0036139998338340>
- Iron, D., & Ward, M. J. (2000b). The dynamics of boundary spikes for a nonlocal reaction-diffusion model. *European Journal of Applied Mathematics*, 11(5), 491-514. <https://doi.org/10.1017/S0956792500004253>

- Iron, D., Ward, M. J., & Wei, J. (2001). The stability of spike solutions to the one-dimensional Gierer–Meinhardt model. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 150(1), 25-62. [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(00\)00206-2](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(00)00206-2)
- Javanainen, M., Hammaren, H., Monticelli, L., Jeon, J.-H., Miettinen, M. S., Martinez-Seara, H., Metzler, R., & Vattulainen, I. (2013). Anomalous and normal diffusion of proteins and lipids in crowded lipid membranes. *Faraday Discussions*, 161(0), 397-417. <https://doi.org/10.1039/C2FD20085F>
- Ji, L., Zhang, Z. X., Gao, F. X., & Li, Q. S. (2005). Influence of distributed delay on Turing pattern formation in coupled reaction diffusion systems. *Chemical Journal of Chinese Universities-Chinese*, 26(11), 2122-2124.
- Jiang, W., Wang, H., & Cao, X. (2019). Turing Instability and Turing–Hopf Bifurcation in Diffusive Schnakenberg Systems with Gene Expression Time Delay. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, 31(4), 2223-2247. <https://doi.org/10.1007/s10884-018-9702-y>
- Jiménez–Ramírez, O., Cruz–Domínguez, E. J., Quiroz–Juárez, M. A., Aragón, J. L., & Vázquez–Medina, R. (2021). Experimental detection of Hopf bifurcation in two-dimensional dynamical systems. *Chaos, Solitons & Fractals: X*, 6, 100058. <https://doi.org/10.1016/j.csf.2021.100058>
- Judd, S. L., & Silber, M. (2000). Simple and superlattice Turing patterns in reaction–diffusion systems: Bifurcation, bistability, and parameter collapse. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 136(1), 45-65. [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(99\)00154-2](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(99)00154-2)
- Juliano, J., Gil, O., Hawkins-Daarud, A., Noticewala, S., Rockne, R. C., Gallaher, J., Massey, S. C., Sims, P. A., Anderson, A. R. A., Swanson, K. R., & Canoll, P. (2018). Comparative dynamics of microglial and glioma cell motility at the infiltrative margin of brain tumours. *Journal of The Royal Society Interface*, 15(139), 20170582. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0582>
- Karig, D., Martini, K. M., Lu, T., DeLateur, N. A., Goldenfeld, N., & Weiss, R. (2018). Stochastic Turing patterns in a synthetic bacterial population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(26), 6572-6577. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720770115>

- Ke, Y., Li, J., & Wang, Y. (2022). *Analysis of Reaction-Diffusion Models with the Taxis Mechanism*. Springer.
- Khan, M. A., Nag, M., & Poria, S. (2018). Multistability in coupled different-dimensional dynamical systems. *Pramana*, 91(6), 89.
<https://doi.org/10.1007/s12043-018-1662-6>
- Khan, Z. A., Khan, J., Saifullah, S., & Ali, A. (2022). Dynamics of Hidden Attractors in Four-Dimensional Dynamical Systems with Power Law. *Journal of Function Spaces*, 2022, e3675076. <https://doi.org/10.1155/2022/3675076>
- Kivelson, S., & Kivelson, S. A. (2016). Defining emergence in physics. *Npj Quantum Materials*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/npjquantmats.2016.24>
- Klika, V., Baker, R. E., Headon, D., & Gaffney, E. A. (2012). The Influence of Receptor-Mediated Interactions on Reaction-Diffusion Mechanisms of Cellular Self-organisation. *Bulletin of Mathematical Biology*, 74(4), 935-957.
<https://doi.org/10.1007/s11538-011-9699-4>
- Klika, V., & Gaffney, E. A. (2017). History dependence and the continuum approximation breakdown: The impact of domain growth on Turing's instability. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 473(2199), 20160744.
<https://doi.org/10.1098/rspa.2016.0744>
- Klika, V., Kozák, M., & Gaffney, E. A. (2018). Domain Size Driven Instability: Self-Organization in Systems with Advection. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 78(5), 2298-2322. <https://doi.org/10.1137/17M1138571>
- Koch, D. L., & Brady, J. F. (1988). Anomalous diffusion in heterogeneous porous media. *The Physics of Fluids*, 31(5), 965-973.
<https://doi.org/10.1063/1.866716>
- Kolmogorov, A. N. (1968). Three approaches to the quantitative definition of information. *International Journal of Computer Mathematics*, 2(1-4), 157-168. <https://doi.org/10.1080/00207166808803030>
- Kolmogorov, A. N. (1983). Combinatorial foundations of information theory and the calculus of probabilities. *Russian Mathematical Surveys*, 38(4), 29.
<https://doi.org/10.1070/RM1983v038n04ABEH004203>

- Kolokolnikov, T., & J. Ward, M. (2004). Bifurcation of spike equilibria in the near-shadow Gierer-Meinhardt model. *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*, 4(4), 1033-1064. <https://doi.org/10.3934/dcdsb.2004.4.1033>
- Kondepudi, D., & Prigogine, I. (2014). *Modern Thermodynamics: From Heat Engines to Dissipative Structures* (2.^a ed.). Wiley.
- Kondo, S., Watanabe, M., & Miyazawa, S. (2021). Studies of Turing pattern formation in zebrafish skin. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200274. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0274>
- Konow, C., Dolnik, M., & Epstein, I. R. (2021). Insights from chemical systems into Turing-type morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200269. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0269>
- Konow, C., Somberg, N. H., Chavez, J., Epstein, I. R., & Dolnik, M. (2019). Turing patterns on radially growing domains: Experiments and simulations. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 21(12), 6718-6724. <https://doi.org/10.1039/C8CP07797E>
- Korvasová, K., Gaffney, E. A., Maini, P. K., Ferreira, M. A., & Klika, V. (2015). Investigating the Turing conditions for diffusion-driven instability in the presence of a binding immobile substrate. *Journal of Theoretical Biology*, 367, 286-295. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.11.024>
- Kowalek, P., Loch-Olszewska, H., & Szwabiński, J. (2019). Classification of diffusion modes in single-particle tracking data: Feature-based versus deep-learning approach. *Physical Review E*, 100(3), 032410. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.100.032410>
- Krapf, D., Marinari, E., Metzler, R., Oshanin, G., Xu, X., & Squarcini, A. (2018). Power spectral density of a single Brownian trajectory: What one can and cannot learn from it. *New Journal of Physics*, 20(2), 023029. <https://doi.org/10.1088/1367-2630/aaa67c>
- Krause, A. L. (2021). *A Modern View on Turing's Theory of Pattern Formation*. <https://royalsociety.org/blog/2021/11/turing-theory-pattern-formation/>

- Krause, A. L., Gaffney, E. A., Maini, P. K., & Klika, V. (2021a). Introduction to 'Recent progress and open frontiers in Turing's theory of morphogenesis'. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200280.
<https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0280>
- Krause, A. L., Gaffney, E. A., Maini, P. K., & Klika, V. (2021b). Modern perspectives on near-equilibrium analysis of Turing systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200268.
<https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0268>
- Krause, A. L., Klika, V., Maini, P. K., Headon, D., & Gaffney, E. A. (2021). Isolating Patterns in Open Reaction–Diffusion Systems. *Bulletin of Mathematical Biology*, 83(7), 82. <https://doi.org/10.1007/s11538-021-00913-4>
- Krause, A. L., Klika, V., Woolley, T. E., & Gaffney, E. A. (2020). From one pattern into another: Analysis of Turing patterns in heterogeneous domains via WKBJ. *Journal of The Royal Society Interface*, 17(162), 20190621.
<https://doi.org/10.1098/rsif.2019.0621>
- Kumar, N., & Horsthemke, W. (2010). Turing bifurcation in a reaction-diffusion system with density-dependent dispersal. *Physica A-Statistical Mechanics and its Applications*, 389(9), 1812-1818.
<https://doi.org/10.1016/j.physa.2009.12.052>
- Kumar, N., Viswanathan, G. M., & Kenkre, V. M. (2009). Hurst exponents for interacting random walkers obeying nonlinear Fokker–Planck equations. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 388(18), 3687-3694.
<https://doi.org/10.1016/j.physa.2009.05.015>
- Kumar, U., & Pushpavanam, S. (2023). The effect of subdiffusion on the stability of autocatalytic systems. *Chemical Engineering Science*, 265, 118230.
<https://doi.org/10.1016/j.ces.2022.118230>
- Kuznetsov, M., & Polezhaev, A. (2020). Widening the criteria for emergence of Turing patterns. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 30(3), 033106. <https://doi.org/10.1063/1.5140520>

- Kuznetsov, Y. A. (2023). *Elements of Applied Bifurcation Theory* (4.^a ed.). Springer.
- Kwapień, J., & Drożdż, S. (2012). Physical approach to complex systems. *Physics Reports*, 515(3), 115-226. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2012.01.007>
- Lacitignola, D., Bozzini, B., Frittelli, M., & Sgura, I. (2017). Turing pattern formation on the sphere for a morphochemical reaction-diffusion model for electrodeposition. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 48, 484-508. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2017.01.008>
- Ladyman, J., Lambert, J., & Wiesner, K. (2013). What is a complex system? *European Journal for Philosophy of Science*, 3(1), 33-67. <https://doi.org/10.1007/s13194-012-0056-8>
- Landge, A. N., Jordan, B. M., Diego, X., & Müller, P. (2020). Pattern formation mechanisms of self-organizing reaction-diffusion systems. *Developmental Biology*, 460(1), 2-11. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2019.10.031>
- Langlands, T. A. M., Henry, B. I., & Wearne, S. L. (2008). Anomalous subdiffusion with multispecies linear reaction dynamics. *Physical Review E*, 77(2), 021111. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.77.021111>
- Langlands, T., Henry, B., & Wearne, S. (2007). Turing pattern formation with fractional diffusion and fractional reactions. *Journal of Physics-Condensed Matter*, 19(6). <https://doi.org/10.1088/0953-8984/19/6/065115>
- Lawton, J. H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84(2), 177-192. <https://doi.org/10.2307/3546712>
- Le, D. (2022). *Cross Diffusion Systems: Dynamics, Coexistence and Persistence*. De Gruyter.
- Leppänen, T. (2004). *Computational studies of pattern formation in Turing systems* [PhD. Thesis]. Helsinki University of Technology.
- Leppänen, T., Karttunen, M., Barrio, R. A., & Kaski, K. (2004). Turing systems as models of complex pattern formation. *Brazilian Journal of Physics*, 34, 368-372. <https://doi.org/10.1590/S0103-97332004000300006>
- Leppänen, T., Karttunen, M., Barrio, R. A., & Kaski, K. (2011). Spatio-temporal dynamics in a Turing model. En A. A. Minai, D. Braha, & Y. Bar-Yam (Eds.),

- Unifying Themes in Complex Systems* (pp. 215-222). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-17635-7_26
- Leppänen, T., Karttunen, M., Kaski, K., & Barrio, R. A. (2003). Dimensionality effects in Turing pattern formation. *International Journal of Modern Physics B*, 17(29), 5541-5553. <https://doi.org/10.1142/S0217979203023240>
- Leveque, R. (2007). *Finite Difference Methods for Ordinary and Partial Differential Equations: Steady-State and Time-Dependent Problems (Classics in Applied Mathematics)*. SIAM, Society for Industrial and Applied Mathematics.
- Levy, P. (1937). Theorie de l'addition des variables aleatoires [Combination theory of unpredictable variables]. *Monographies des probabilités (Paris, Gauthier-Villars)*, 1.
- Lewis, B. J., Onder, E. N., & Prudil, A. (2021). *Advanced Mathematics for Engineering Students: The Essential Toolbox* (1.^a ed.). Butterworth-Heinemann.
- Li, C., Chen, G., Kurths, J., Lei, T., & Liu, Z. (2021). Dynamic transport: From bifurcation to multistability. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 95, 105600. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2020.105600>
- Li, C., & Sprott, J. C. (2014). Coexisting Hidden Attractors in a 4-D Simplified Lorenz System. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 24(03), 1450034. <https://doi.org/10.1142/S0218127414500345>
- Li, C., Wang, X., & Chen, G. (2017). Diagnosing multistability by offset boosting. *Nonlinear Dynamics*, 90(2), 1335-1341. <https://doi.org/10.1007/s11071-017-3729-1>
- Li, Z., Qiao, Z., & Tang, T. (2018). *Numerical Solution of Differential Equations: Introduction to Finite Difference and Finite Element Methods* (1.^a ed.). Cambridge University Press.
- Lim, S. C., & Muniandy, S. V. (2002). Self-similar Gaussian processes for modeling anomalous diffusion. *Physical Review E*, 66(2), 021114. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.66.021114>

- Lischke, A., Pang, G., Gulian, M., Song, F., Glusa, C., Zheng, X., Mao, Z., Cai, W., Meerschaert, M. M., Ainsworth, M., & Karniadakis, G. E. (2020). What is the fractional Laplacian? A comparative review with new results. *Journal of Computational Physics*, 404, 109009. <https://doi.org/10.1016/j.jcp.2019.109009>
- Liu, B., Wu, R., & Chen, L. (2018). Patterns induced by super cross-diffusion in a predator-prey system with Michaelis-Menten type harvesting. *Mathematical Biosciences*, 298, 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2018.02.002>
- Liu, B., Wu, R., Iqbal, N., & Chen, L. (2017). Turing Patterns in the Lengyel-Epstein System with Superdiffusion. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 27(8), 1730026. <https://doi.org/10.1142/S0218127417300269>
- Liu, R., Liaw, S., & Maini, P. (2007). *Oscillatory Turing Patterns in a Simple Reaction-Diffusion System*. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:2ffe9d6b-1d3c-4859-a323-4898715d023d>
- Liu, R.-Q., Jia, M.-M., Fan, W.-L., He, Y.-F., Liu, F.-C., College of Physics Science and Technology, Hebei University, Baoding 071002, China, & Institute of Environmental Engineering, Hebei University, Baoding 071002, China. (2022). Effects of anisotropic diffusion on Turing patterns in heterogeneous environment. *Acta Physica Sinica*, 71(24), 248201. <https://doi.org/10.7498/aps.71.20221294>
- Liu, T., Yan, H., Banerjee, S., & Mou, J. (2021). A fractional-order chaotic system with hidden attractor and self-excited attractor and its DSP implementation. *Chaos, Solitons & Fractals*, 145, 110791. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2021.110791>
- Lloyd, S. (2001). Measures of complexity: A nonexhaustive list. *IEEE Control Systems Magazine*, 21(4), 7-8. <https://doi.org/10.1109/MCS.2001.939938>
- Lloyd, S., & Pagels, H. (1988). Complexity as thermodynamic depth. *Annals of Physics*, 188(1), 186-213. [https://doi.org/10.1016/0003-4916\(88\)90094-2](https://doi.org/10.1016/0003-4916(88)90094-2)
- Logan, D. L. (2022). *A First Course in the Finite Element Method* (6.^a ed.). Cengage Learning.

- Lotka, A. J. (2002). Contribution to the Theory of Periodic Reactions. *The Journal of Physical Chemistry*. <https://doi.org/10.1021/j150111a004>
- Lou, Y., & Ni, W.-M. (1996). Diffusion, Self-Diffusion and Cross-Diffusion. *Journal of Differential Equations*, 131(1), 79-131. <https://doi.org/10.1006/jdeq.1996.0157>
- Ma, Z., Huo, H., & Xiang, H. (2020). Spatiotemporal patterns induced by delay and cross-fractional diffusion in a predator-prey model describing intraguild predation. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 43(8), 5179-5196. <https://doi.org/10.1002/mma.6259>
- Macias-Diaz, J. (2020). A parallelized computational model for multidimensional systems of coupled nonlinear fractional hyperbolic equations. *Journal of Computational Physics*, 402. <https://doi.org/10.1016/j.jcp.2019.109043>
- Macias-Diaz, J., & Hendy, A. (2019). Numerical simulation of Turing patterns in a fractional hyperbolic reaction-diffusion model with Grunwald differences. *European Physical Journal Plus*, 134(7). <https://doi.org/10.1140/epjp/i2019-12703-2>
- Madzvamuse, A., Gaffney, E. A., & Maini, P. K. (2010). Stability analysis of non-autonomous reaction-diffusion systems: The effects of growing domains. *Journal of Mathematical Biology*, 61(1), 133-164. <https://doi.org/10.1007/s00285-009-0293-4>
- Magdziarz, M., Weron, A., Burnecki, K., & Klafter, J. (2009). Fractional Brownian Motion Versus the Continuous-Time Random Walk: A Simple Test for Subdiffusive Dynamics. *Physical Review Letters*, 103(18), 180602. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.103.180602>
- Maini, P. K., & Myerscough, M. R. (1997). Boundary-driven instability. *Applied Mathematics Letters*, 10(1), 1-4. [https://doi.org/10.1016/S0893-9659\(96\)00101-2](https://doi.org/10.1016/S0893-9659(96)00101-2)
- Maini, P. K., Painter, K. J., & Chau, H. N. P. (1997). Spatial pattern formation in chemical and biological systems. *Journal of the Chemical Society, Faraday Transactions*, 93(20), 3601-3610. <https://doi.org/10.1039/A702602A>

- Maini, P. K., & Woolley, T. E. (2019). The Turing Model for Biological Pattern Formation. En A. Bianchi, T. Hillen, M. A. Lewis, & Y. Yi (Eds.), *The Dynamics of Biological Systems* (pp. 189-204). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22583-4_7
- Mandelbrot, B. B., & Van Ness, J. W. (1968). Fractional Brownian Motions, Fractional Noises and Applications. *SIAM Review*, 10(4), 422-437. <https://doi.org/10.1137/1010093>
- Massignan, P., Manzo, C., Torreno-Pina, J. A., García-Parajo, M. F., Lewenstein, M., & Lapeyre, G. J. (2014). Nonergodic Subdiffusion from Brownian Motion in an Inhomogeneous Medium. *Physical Review Letters*, 112(15), 150603. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.112.150603>
- Méndez, V., Fedotov, S., & Horsthemke, W. (2010). *Reaction–Transport Systems: Mesoscopic Foundations, Fronts, and Spatial Instabilities* (1.^a ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Metzler, R. (2019). Brownian motion and beyond: First-passage, power spectrum, non-Gaussianity, and anomalous diffusion. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2019(11), 114003. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/ab4988>
- Metzler, R., Jeon, J.-H., & Cherstvy, A. G. (2016). Non-Brownian diffusion in lipid membranes: Experiments and simulations. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1858(10), 2451-2467. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2016.01.022>
- Metzler, R., Jeon, J.-H., Cherstvy, A. G., & Barkai, E. (2014). Anomalous diffusion models and their properties: Non-stationarity, non-ergodicity, and ageing at the centenary of single particle tracking. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 16(44), 24128-24164. <https://doi.org/10.1039/C4CP03465A>
- Metzler, R., & Klafter, J. (2000). The random walk's guide to anomalous diffusion: A fractional dynamics approach. *Physics Reports*, 339(1), 1-77. [https://doi.org/10.1016/S0370-1573\(00\)00070-3](https://doi.org/10.1016/S0370-1573(00)00070-3)
- Metzler, R., & Klafter, J. (2004). The restaurant at the end of the random walk: Recent developments in the description of anomalous transport by fractional

- dynamics. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 37(31), R161-R208. <https://doi.org/10.1088/0305-4470/37/31/R01>
- Metzler, R., & Nonnenmacher, T. F. (1997). Fractional diffusion: Exact representations of spectral functions. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 30(4), 1089. <https://doi.org/10.1088/0305-4470/30/4/011>
- Metzler, R., Rajyaguru, A., & Berkowitz, B. (2022). Modelling anomalous diffusion in semi-infinite disordered systems and porous media. *New Journal of Physics*, 24(12), 123004. <https://doi.org/10.1088/1367-2630/aca70c>
- Metzler, R., Tejedor, V., Jeon, J.-H., He, Y., Deng, W. H., Burov, S., & Barkai, E. (2009). Analysis of single particle trajectories: From normal to anomalous diffusion. *Acta Physica Polonica B*, 40(5), 1315-1331.
- Molz, F. J., Fix, G. J., & Lu, S. (2002). A physical interpretation for the fractional derivative in Levy diffusion. *Applied Mathematics Letters*, 15(7), 907-911. [https://doi.org/10.1016/S0893-9659\(02\)00062-9](https://doi.org/10.1016/S0893-9659(02)00062-9)
- Monsalve-Mercado, M. M., & Leibold, C. (2020). Effect of boundaries on grid cell patterns. *Physical Review Research*, 2(4), 043137. <https://doi.org/10.1103/PhysRevResearch.2.043137>
- Montroll, E. W., & Weiss, G. H. (2004). Random Walks on Lattices. II. *Journal of Mathematical Physics*, 6(2), 167-181. <https://doi.org/10.1063/1.1704269>
- Muñoz-Gil, G., Garcia-March, M. A., Manzo, C., Martín-Guerrero, J. D., & Lewenstein, M. (2020). Single trajectory characterization via machine learning. *New Journal of Physics*, 22(1), 013010. <https://doi.org/10.1088/1367-2630/ab6065>
- Muñoz-Gil, G., Volpe, G., Garcia-March, M. A., Aghion, E., Argun, A., Hong, C. B., Bland, T., Bo, S., Conejero, J. A., Firbas, N., Garibo i Orts, Ò., Gentili, A., Huang, Z., Jeon, J.-H., Kabbech, H., Kim, Y., Kowalek, P., Krapf, D., Loch-Olszewska, H., ... Manzo, C. (2021). Objective comparison of methods to decode anomalous diffusion. *Nature Communications*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26320-w>
- Muñoz-Gil, G., Volpe, G., García-March, M. A., Metzler, R., Lewenstein, M., & Manzo, C. (2020). The anomalous diffusion challenge: Single trajectory

- characterisation as a competition. *Emerging Topics in Artificial Intelligence* 2020, 11469, 42-51. <https://doi.org/10.1117/12.2567914>
- Murray, J. D. (1988). How the Leopard Gets Its Spots. *Scientific American*, 258(3), 80-87. <https://www.jstor.org/stable/24989019>
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer Berlin Heidelberg.
- Nazarimehr, F., Saedi, B., Jafari, S., & Sprott, J. C. (2017). Are Perpetual Points Sufficient for Locating Hidden Attractors? *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 27(03), 1750037. <https://doi.org/10.1142/S0218127417500377>
- Nec, Y., & Nepomnyashchy, A. A. (2007a). Linear stability of fractional reaction—Diffusion systems. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 2(2), 77-105. <https://doi.org/10.1051/mmnp:2008020>
- Nec, Y., & Nepomnyashchy, A. A. (2007b). Turing instability in sub-diffusive reaction-diffusion systems. *Journal of Physics A-Mathematical and Theoretical*, 40(49), 14687-14702. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/40/49/005>
- Nepomnyashchy, A. (2016). Mathematical Modelling of Subdiffusion-reaction Systems. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 11(1), 26-36. <https://doi.org/10.1051/mmnp/201611102>
- Neville, A. A., Matthews, P. C., & Byrne, H. M. (2006). Interactions Between Pattern Formation and Domain Growth. *Bulletin of Mathematical Biology*, 68(8), 1975-2003. <https://doi.org/10.1007/s11538-006-9060-5>
- Nigmatullin, R. R. (1992). Fractional integral and its physical interpretation. *Theoretical and Mathematical Physics*, 90(3), 242-251. <https://doi.org/10.1007/BF01036529>
- Nise, N. S. (2020). *Control Systems Engineering* (8.^a ed.). Wiley.
- Nittmann, J., & Stanley, H. E. (1987). Non-deterministic approach to anisotropic growth patterns with continuously tunable morphology: The fractal properties of some real snowflakes. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 20(17), L1185. <https://doi.org/10.1088/0305-4470/20/17/010>

- Nolte, D. D., An, R., Turek, J. J., & Jeong, K. (2011). Holographic tissue dynamics spectroscopy. *Journal of Biomedical Optics*, 16(8), 087004.
<https://doi.org/10.1117/1.3615970>
- Oliveira, F. A., Ferreira, R. M. S., Lapas, L. C., & Vainstein, M. H. (2019). Anomalous Diffusion: A Basic Mechanism for the Evolution of Inhomogeneous Systems. *Frontiers in Physics*, 7.
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2019.00018>
- Ortigueira, M. D., & Tenreiro Machado, J. A. (2015). What is a fractional derivative? *Journal of Computational Physics*, 293, 4-13.
<https://doi.org/10.1016/j.jcp.2014.07.019>
- O'Shaughnessy, B., & Procaccia, I. (1985a). Analytical Solutions for Diffusion on Fractal Objects. *Physical Review Letters*, 54(5), 455-458.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.54.455>
- O'Shaughnessy, B., & Procaccia, I. (1985b). Diffusion on fractals. *Physical Review A*, 32(5), 3073-3083. <https://doi.org/10.1103/PhysRevA.32.3073>
- O'Sullivan, D., & Perry, G. L. W. (2013). *Spatial Simulation: Exploring Pattern and Process* (1.^a ed.). Wiley-Blackwell.
- Owolabi, K. (2021). Numerical approach to chaotic pattern formation in diffusive predator-prey system with Caputo fractional operator. *Numerical Methods for Partial Differential Equations*, 37(1), 131-151.
<https://doi.org/10.1002/num.22522>
- Owolabi, K., Agarwal, R., Pindza, E., Bernstein, S., & Osman, M. (2023). Complex Turing patterns in chaotic dynamics of autocatalytic reactions with the Caputo fractional derivative. *Neural Computing and Applications*.
<https://doi.org/10.1007/s00521-023-08298-2>
- Owolabi, K., Karaagac, B., & Baleanu, D. (2021). Pattern formation in superdiffusion predator-prey-like problems with integer- and noninteger-order derivatives. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 44(5), 4018-4036. <https://doi.org/10.1002/mma.7007>

- Owolabi, K. M., & Baleanu, D. (2021). Emergent patterns in diffusive Turing-like systems with fractional-order operator. *Neural Computing and Applications*, 33(19), 12703-12720. <https://doi.org/10.1007/s00521-021-05917-8>
- Page, K., Maini, P. K., & Monk, N. A. M. (2003). Pattern formation in spatially heterogeneous Turing reaction–diffusion models. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 181(1), 80-101. [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(03\)00068-X](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(03)00068-X)
- Painter, K. J., Maini, P. K., & Othmer, H. G. (1999). Stripe formation in juvenile Pomacanthus explained by a generalized Turing mechanism with chemotaxis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(10), 5549-5554. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.10.5549>
- Painter, K. J., Ptashnyk, M., & Headon, D. J. (2021). Systems for intricate patterning of the vertebrate anatomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200270. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0270>
- Patnaik, S., Hollkamp, J. P., & Semperlotti, F. (2020). Applications of variable-order fractional operators: A review. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 476(2234), 20190498. <https://doi.org/10.1098/rspa.2019.0498>
- Pindza, E., & Owolabi, K. (2016). Fourier spectral method for higher order space fractional reaction-diffusion equations. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 40, 112-128. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2016.04.020>
- Pinto, M. R., Costa, G. F., Machado, E. G., & Nagao, R. (2020). Self-Organization in Electrochemical Synthesis as a Methodology towards New Materials. *ChemElectroChem*, 7(14), 2979-3005. <https://doi.org/10.1002/celec.202000065>
- Pisarchik, A. N., & Feudel, U. (2014). Control of multistability. *Physics Reports*, 540(4), 167-218. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2014.02.007>

- Plerou, V., Gopikrishnan, P., Nunes Amaral, L. A., Gabaix, X., & Eugene Stanley, H. (2000). Economic fluctuations and anomalous diffusion. *Physical Review E*, 62(3), R3023-R3026. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.62.R3023>
- Podlubny, I. (2001). *Geometric and Physical Interpretation of Fractional Integration and Fractional Differentiation* (arXiv:math/0110241). arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.math/0110241>
- Prigogine, I. (1945). Etude Thermodynamique des Phenomenes Irreversibles (Study of the thermodynamics of irreversible phenomenon). *l'Université Libre de Bruxelles (Free University of Brussels)*.
- Prigogine, I. (1967). *Dissipative Structures in Chemical Systems*. 371-382. <http://hdl.handle.net/2013/>
- Prigogine, I. (1977). *Self-Organization in Nonequilibrium Systems: From Dissipative Structures to Order through Fluctuations*. Wiley.
- Prigogine, I. (1981). *From being to becoming: Time and complexity in the physical sciences*. W. H. Freeman.
- Prigogine, I., & Glansdorff, P. (1971). *Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations*. Wiley-Interscience.
- Prigogine, I., & Lefever, R. (1968). Symmetry Breaking Instabilities in Dissipative Systems. II. *The Journal of Chemical Physics*, 48(4), 1695-1700. <https://doi.org/10.1063/1.1668896>
- Prigogine, I., & Lefever, R. (2003). Symmetry Breaking Instabilities in Dissipative Systems. II. *The Journal of Chemical Physics*, 48(4), 1695-1700. <https://doi.org/10.1063/1.1668896>
- Quiroz-Juárez, M. A., Jiménez-Ramírez, O., Vázquez-Medina, R., Breña-Medina, V., Aragón, J. L., & Barrio, R. A. (2019). Generation of ECG signals from a reaction-diffusion model spatially discretized. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55448-5>
- Rao, S. S. (2018). *The finite element method in engineering* (6.^a ed.). Elsevier.
- Reinhardt, D., Pesce, E.-R., Stieger, P., Mandel, T., Baltensperger, K., Bennett, M., Traas, J., Friml, J., & Kuhlemeier, C. (2003). Regulation of phyllotaxis by

- polar auxin transport. *Nature*, 426(6964).
<https://doi.org/10.1038/nature02081>
- Ricard, M. R. (2008). On Turing-Hopf instabilities in reaction-diffusion systems. *Biophysical Reviews and Letters*, 03(01n02), 257-274.
<https://doi.org/10.1142/S1793048008000733>
- Ricard, M. R., & Mischler, S. (2009). Turing Instabilities at Hopf Bifurcation. *Journal of Nonlinear Science*, 19(5), 467-496. <https://doi.org/10.1007/s00332-009-9041-6>
- Richardson, L. F. (1926). Atmospheric diffusion shown on a distance-neighbour graph. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, 110(756), 709-737.
<https://doi.org/10.1098/rspa.1926.0043>
- Rietkerk, M., Dekker, S. C., de Ruiter, P. C., & van de Koppel, J. (2004). Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems. *Science*, 305(5692), 1926-1929. <https://doi.org/10.1126/science.1101867>
- Rionero, S., & Vitiello, M. (2018). On the dynamics of the Lengyel–Epstein model with forcing intensity. *Ricerche Di Matematica*, 67(2), 739-754.
<https://doi.org/10.1007/s11587-017-0345-9>
- Rissanen, J. (1989). *Stochastic complexity in statistical inquiry*. World Scientific.
- Ross, J., Arkin, A. P., & Mueller, S. C. (1995). Experimental Evidence for Turing Structures. *The Journal of Physical Chemistry*, 99(25), 10417-10419.
<https://doi.org/10.1021/j100025a051>
- Roth, S. (2011). Mathematics and biology: A Kantian view on the history of pattern formation theory. *Development Genes and Evolution*, 221(5), 255-279.
<https://doi.org/10.1007/s00427-011-0378-0>
- Sagués, F., & Epstein, I. R. (2003). Nonlinear chemical dynamics. *Dalton Transactions*, 7, 1201-1217. <https://doi.org/10.1039/B210932H>
- Sales Teodoro, G., Tenreiro Machado, J. A., & Capelas de Oliveira, E. (2019). A review of definitions of fractional derivatives and other operators. *Journal of Computational Physics*, 388, 195-208.
<https://doi.org/10.1016/j.jcp.2019.03.008>

- Sánchez-Garduño, F., Krause, A. L., Castillo, J. A., & Padilla, P. (2019). Turing–Hopf patterns on growing domains: The torus and the sphere. *Journal of Theoretical Biology*, 481, 136-150. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2018.09.028>
- Sandau, K., & Kurz, H. (1997). Measuring fractal dimension and complexity-an alternative approach with an application. *Journal of Microscopy*, 186(2), 164-176. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2818.1997.1270685.x>
- Sarker, R. C., & Sahani, S. K. (2022). Turing Pattern Dynamics in an SI Epidemic Model with Superdiffusion. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 32(11), 2230025. <https://doi.org/10.1142/S0218127422300257>
- Satnoianu, R. A., Menzinger, M., & Maini, P. K. (2000). Turing instabilities in general systems. *Journal of Mathematical Biology*, 41(6), 493-512. <https://doi.org/10.1007/s002850000056>
- Schiffmann, Y. (1980). Classification in bifurcation theory and reaction-diffusion systems. *Physics Reports*, 64(3), 87-169. [https://doi.org/10.1016/0370-1573\(80\)90008-3](https://doi.org/10.1016/0370-1573(80)90008-3)
- Schnakenberg, J. (1979). Simple chemical reaction systems with limit cycle behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 81(3), 389-400. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(79\)90042-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(79)90042-0)
- Schneider, G., & Uecker, H. (2017). *Nonlinear PDEs. A Dynamical Systems Approach*. American Mathematical Society.
- Scoones, J. C., & Hiscock, T. W. (2020). A dot-stripe Turing model of joint patterning in the tetrapod limb. *Development*, 147(8), dev183699. <https://doi.org/10.1242/dev.183699>
- Seckler, H., & Metzler, R. (2022). Bayesian deep learning for error estimation in the analysis of anomalous diffusion. *Nature Communications*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34305-6>
- Seki, K., Wojcik, M., & Tachiya, M. (2003). Recombination kinetics in subdiffusive media. *The Journal of Chemical Physics*, 119(14), 7525-7533. <https://doi.org/10.1063/1.1605946>

- Sekimura, T., Venkataraman, C., & Madzvamuse, A. (2015). A Model for Selection of Eyespots on Butterfly Wings. *PLOS ONE*, *10*(11), e0141434.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141434>
- Semple, S., Ferrer-i-Cancho, R., & Gustison, M. L. (2022). Linguistic laws in biology. *Trends in Ecology & Evolution*, *37*(1), 53-66.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.08.012>
- Serna, H., Muñuzuri, A. P., & Barragán, D. (2017). Thermodynamic and morphological characterization of Turing patterns in non-isothermal reaction–diffusion systems. *Physical Chemistry Chemical Physics*, *19*(22), 14401-14411. <https://doi.org/10.1039/C7CP00543A>
- Serov, A. S., Laurent, F., Floderer, C., Perronet, K., Favard, C., Muriaux, D., Westbrook, N., Vestergaard, C. L., & Masson, J.-B. (2020). Statistical Tests for Force Inference in Heterogeneous Environments. *Scientific Reports*, *10*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60220-1>
- Setayeshgar, S., & Cross, M. C. (1998). Turing instability in a boundary-fed system. *Physical Review E*, *58*(4), 4485-4500.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.58.4485>
- Sharma, P. R., Shrimali, M. D., Prasad, A., Kuznetsov, N. V., & Leonov, G. A. (2015). Controlling Dynamics of Hidden Attractors. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, *25*(04), 1550061.
<https://doi.org/10.1142/S0218127415500613>
- Siegenfeld, A. F., & Bar-Yam, Y. (2020). An Introduction to Complex Systems Science and Its Applications. *Complexity*, *2020*, e6105872.
<https://doi.org/10.1155/2020/6105872>
- Siteur, K., Siero, E., Eppinga, M. B., Rademacher, J. D. M., Doelman, A., & Rietkerk, M. (2014). Beyond Turing: The response of patterned ecosystems to environmental change. *Ecological Complexity*, *20*, 81-96.
<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.09.002>
- Ślęzak, J., Metzler, R., & Magdziarz, M. (2019). Codifference can detect ergodicity breaking and non-Gaussianity. *New Journal of Physics*, *21*(5), 053008.
<https://doi.org/10.1088/1367-2630/ab13f3>

- Sokolov, I. M., Schmidt, M. G. W., & Sagués, F. (2006). Reaction-subdiffusion equations. *Physical Review E*, 73(3), 031102. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.73.031102>
- Somathilake, L., & Burrage, K. (2018). A space-fractional-reaction-diffusion model for pattern formation in coral reefs. *Cogent Mathematics & Statistics*, 5(1). <https://doi.org/10.1080/23311835.2018.1426524>
- Song, W., Wubs, F., Thies, J., & Baars, S. (2018). Numerical bifurcation analysis of a 3D Turing-type reaction–diffusion model. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 60, 145-164. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2018.01.003>
- Song, Y., & Zhang, T. (2020). Spatial pattern formations in diffusive predator-prey systems with non-homogeneous Dirichlet boundary conditions. *Journal of Applied Analysis & Computation*, 10(1), 165-177. <https://doi.org/10.11948/20190097>
- Staliunas, K., & Sánchez-Morcillo, V. J. (2000). Turing patterns in nonlinear optics. *Optics Communications*, 177(1), 389-395. [https://doi.org/10.1016/S0030-4018\(00\)00561-7](https://doi.org/10.1016/S0030-4018(00)00561-7)
- Steinberg, A. P. (2013). *Growth Dynamics of Turing Patterns in the Photosensitive CDIMA Reaction*. Brandeis University, College of Arts and Sciences.
- Strikwerda, J. (2004). *Finite difference schemes and partial differential equations* (2.^a ed.). Society for Industrial and Applied Mathematics.
- Strogatz, S. H. (2018). *Nonlinear dynamics and chaos: With applications to physics, biology, chemistry, and engineering* (2.^a ed.). CRC Press.
- Sun, H., Zhang, Y., Baleanu, D., Chen, W., & Chen, Y. (2018). A new collection of real world applications of fractional calculus in science and engineering. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 64, 213-231. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2018.04.019>
- Szalai, I., & De Kepper, P. (2004). Turing Patterns, Spatial Bistability, and Front Instabilities in a Reaction–Diffusion System. *The Journal of Physical Chemistry A*, 108(25), 5315-5321. <https://doi.org/10.1021/jp049168n>

- Tan, Z., Chen, S., Peng, X., Zhang, L., & Gao, C. (2018). Polyamide membranes with nanoscale Turing structures for water purification. *Science*, 360(6388), 518-521. <https://doi.org/10.1126/science.aar6308>
- Tarasov, V. E. (2016). Geometric Interpretation of Fractional-Order Derivative. *Fractional Calculus and Applied Analysis*, 19(5), 1200-1221. <https://doi.org/10.1515/fca-2016-0062>
- Tarasov, V. E. (2017). Interpretation of Fractional Derivatives as Reconstruction from Sequence of Integer Derivatives. *Fundamenta Informaticae*, 151(1-4), 431-442. <https://doi.org/10.3233/FI-2017-1502>
- Tarasov, V. E. (2018). No nonlocality. No fractional derivative. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 62, 157-163. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2018.02.019>
- Tenreiro Machado, J. A. (2009). Fractional derivatives: Probability interpretation and frequency response of rational approximations. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 14(9), 3492-3497. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2009.02.004>
- Thapa, S., Lomholt, M. A., Krog, J., Cherstvy, A. G., & Metzler, R. (2018). Bayesian analysis of single-particle tracking data using the nested-sampling algorithm: Maximum-likelihood model selection applied to stochastic-diffusivity data. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 20(46), 29018-29037. <https://doi.org/10.1039/C8CP04043E>
- Thomas, D. (1975). Artificial enzyme membranes, transport, memory, and oscillatory phenomena. *Analysis and control of immobilized enzyme systems*, 115-150.
- Tian, C. (2015). Turing Pattern Formation in a Semiarid Vegetation Model with Fractional-in-Space Diffusion. *Bulletin of Mathematical Biology*, 77(11), 2072-2085. <https://doi.org/10.1007/s11538-015-0116-2>
- Toda, S., Brunger, J. M., & Lim, W. A. (2019). Synthetic development: Learning to program multicellular self-organization. *Current Opinion in Systems Biology*, 14, 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.coisb.2019.02.008>

- Toole, G., & Hurdal, M. K. (2012). Growth in a Turing Model of Cortical Folding. *BIOMATH*, 1(1). <https://doi.org/10.11145/j.biomath.2012.09.252>
- Torabi, R., & Rezaei, Z. (2016). Instability in reaction-superdiffusion systems. *Physical Review E*, 94(5). <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.94.052202>
- Torres, L., Blevins, A. S., Bassett, D., & Eliassi-Rad, T. (2021). The Why, How, and When of Representations for Complex Systems. *SIAM Review*, 63(3), 435-485. <https://doi.org/10.1137/20M1355896>
- Turing, A. M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 237(641), 37-72. <https://doi.org/10.1098/rstb.1952.0012>
- Tyson, J. J. (1973). Some further studies of nonlinear oscillations in chemical systems. *The Journal of Chemical Physics*, 58(9), 3919-3930. <https://doi.org/10.1063/1.1679748>
- Tzou, J., Bayliss, A., Matkowsky, B., & Volpert, V. (2011). Interaction of Turing and Hopf Modes in the Superdiffusive Brusselator Model Near a Codimension Two Bifurcation Point. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 6(1), 87-118. <https://doi.org/10.1051/mmnp/20116105>
- Tzou, J., Matkowsky, B., & Volpert, V. (2009). Interaction of Turing and Hopf modes in the superdiffusive Brusselator model. *Applied Mathematics Letters*, 22(9), 1432-1437. <https://doi.org/10.1016/j.aml.2009.01.054>
- Unwin, D. J. (1996). GIS, spatial analysis and spatial statistics. *Progress in Human Geography*, 20(4), 540-551. <https://doi.org/10.1177/030913259602000408>
- Upadhyay, R. K., & Iyengar, S. R. K. (2021). *Spatial Dynamics and Pattern Formation in Biological Populations* (1.^a ed.). Chapman and Hall/CRC.
- Valério, D., Ortigueira, M. D., & Lopes, A. M. (2022). How Many Fractional Derivatives Are There? *Mathematics*, 10(5). <https://doi.org/10.3390/math10050737>
- Valett, R. E. (1983). Developing Linguistic Auditory Memory Patterns. *Journal of Learning Disabilities*, 16(8), 462-466. <https://doi.org/10.1177/002221948301600806>

- Van Gorder, R. A. (2021). Pattern formation from spatially heterogeneous reaction–diffusion systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20210001. <https://doi.org/10.1098/rsta.2021.0001>
- Van Hecke, M., Hohenberg, P. C., & Van Saarloos, W. (1994). Amplitude equations for pattern forming systems. *Fundamental problems in statistical mechanics VIII*, 245-278.
- Vanag, V. K., & Epstein, I. R. (2009). Cross-diffusion and pattern formation in reaction–diffusion systems. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 11(6), 897-912. <https://doi.org/10.1039/B813825G>
- Varea, C., Aragón, J. L., & Barrio, R. A. (1997). Confined Turing patterns in growing systems. *Physical Review E*, 56(1), 1250-1253. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.56.1250>
- Varea, C., & Barrio, R. A. (2004). Travelling Turing patterns with anomalous diffusion. *Journal of Physics-Condensed Matter*, 16(44), S5081-S5090. <https://doi.org/10.1088/0953-8984/16/44/006>
- Veerman, F., Mercker, M., & Marciniak-Czochra, A. (2021). Beyond Turing: Far-from-equilibrium patterns and mechano-chemical feedback. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200278. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0278>
- Vesto, R. (2021). Turing Pattern Formation from Reaction-Diffusion Equations and Applications. *Physics* 569, 13. https://guava.physics.uiuc.edu/~nigel/courses/569/Essays_Spring_2021/files/vesto.pdf
- Vilk, O., Aghion, E., Nathan, R., Toledo, S., Metzler, R., & Assaf, M. (2022). Classification of anomalous diffusion in animal movement data using power spectral analysis. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 55(33), 334004. <https://doi.org/10.1088/1751-8121/ac7e8f>

- Villar-Sepúlveda, E., & Champneys, A. R. (2023). General conditions for Turing and wave instabilities in reaction -diffusion systems. *Journal of Mathematical Biology*, 86(3), 39. <https://doi.org/10.1007/s00285-023-01870-3>
- Vittadello, S. T., Leyshon, T., Schnoerr, D., & Stumpf, M. P. H. (2021). Turing pattern design principles and their robustness. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 379(2213), 20200272. <https://doi.org/10.1098/rsta.2020.0272>
- Vlad, M. O., & Ross, J. (2002). Systematic derivation of reaction-diffusion equations with distributed delays and relations to fractional reaction-diffusion equations and hyperbolic transport equations: Application to the theory of Neolithic transition. *Physical Review E*, 66(6), 061908. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.66.061908>
- Volpert, V. A., Nec, Y., & Nepomnyashchy, A. A. (2013). Fronts in anomalous diffusion–reaction systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(1982), 20120179. <https://doi.org/10.1098/rsta.2012.0179>
- von Smoluchowski, M. (1906). Zur kinetischen Theorie der Brownschen Molekularbewegung und der Suspensionen. *Annalen Der Physik*, 326(14), 756-780. <https://doi.org/10.1002/andp.19063261405>
- Walgraef, D. (1997). *Spatio-Temporal Pattern Formation: With Examples from Physics, Chemistry, and Materials Science* (1.^a ed.). Springer-Verlag New York.
- Wang, H., Fan, H., & Pan, J. (2021). Complex Dynamics of a Four-Dimensional Circuit System. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 31(14), 2150208. <https://doi.org/10.1142/S0218127421502084>
- Wang, K. G., Dong, L. K., Wu, X. F., Zhu, F. W., & Ko, T. (1994). Correlation effects, generalized Brownian motion and anomalous diffusion. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 203(1), 53-60. [https://doi.org/10.1016/0378-4371\(94\)90031-0](https://doi.org/10.1016/0378-4371(94)90031-0)

- Wang, W., & Zhou, M. (2022). Chemotaxis induced complex dynamics in a novel viral infection model. *Applied Mathematics Letters*, 123, 107581.
<https://doi.org/10.1016/j.aml.2021.107581>
- Weiss, M. (2003). Stabilizing Turing patterns with subdiffusion in systems with low particle numbers. *Physical Review E*, 68(3).
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.68.036213>
- Winfree, A. T. (1984). The prehistory of the Belousov-Zhabotinsky oscillator. *Journal of Chemical Education*, 61(8), 661.
<https://doi.org/10.1021/ed061p661>
- Wolfram Alpha. (2023). *Finite element method*.
<https://www.wolframalpha.com/input?input=finite+element+method>
- Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 25(1), 1-47.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(69\)80016-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(69)80016-0)
- Wolpert, L. (1989). Positional information revisited. *Development*, 107(Supplement), 3-12. <https://doi.org/10.1242/dev.107.Supplement.3>
- Wong, I. Y., Gardel, M. L., Reichman, D. R., Weeks, E. R., Valentine, M. T., Bausch, A. R., & Weitz, D. A. (2004). Anomalous Diffusion Probes Microstructure Dynamics of Entangled F-Actin Networks. *Physical Review Letters*, 92(17), 178101. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.92.178101>
- Wong, T., & Ward, M. J. (2021). Spot patterns in the 2-D Schnakenberg model with localized heterogeneities. *Studies in Applied Mathematics*, 146(4), 779-833.
<https://doi.org/10.1111/sapm.12361>
- Woolley, T. E. (2022). Boundary Conditions Cause Different Generic Bifurcation Structures in Turing Systems. *Bulletin of Mathematical Biology*, 84(9), 101.
<https://doi.org/10.1007/s11538-022-01055-x>
- Woolley, T. E., Baker, R. E., Maini, P. K., Aragón, J. L., & Barrio, R. A. (2010). Analysis of stationary droplets in a generic Turing reaction-diffusion system. *Physical Review E*, 82(5), 051929.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.82.051929>

- Woolley, T. E., Krause, A. L., & Gaffney, E. A. (2021). Bespoke Turing Systems. *Bulletin of Mathematical Biology*, 83(5), 41. <https://doi.org/10.1007/s11538-021-00870-y>
- Wu, S., Wang, J., & Shi, J. (2018). Dynamics and pattern formation of a diffusive predator–prey model with predator-taxis. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 28(11), 2275-2312. <https://doi.org/10.1142/S0218202518400158>
- Yadav, A., & Horsthemke, W. (2006). Kinetic equations for reaction-subdiffusion systems: Derivation and stability analysis. *Physical Review E*, 74(6). <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.74.066118>
- Yadav, A., Milu, S. M., & Horsthemke, W. (2008). Turing instability in reaction-subdiffusion systems. *Physical Review E*, 78(2), 026116. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.78.026116>
- Yang, L., Dolnik, M., Zhabotinsky, A. M., & Epstein, I. R. (2002). Pattern formation arising from interactions between Turing and wave instabilities. *The Journal of Chemical Physics*, 117(15), 7259-7265. <https://doi.org/10.1063/1.1507110>
- Yang, X.-S. (2003). Turing pattern formation of catalytic reaction–diffusion systems in engineering applications. *Modelling and Simulation in Materials Science and Engineering*, 11(3), 321. <https://doi.org/10.1088/0965-0393/11/3/305>
- You, Y. (2013). Upper-Semicontinuity of Global Attractors for Reversible Schnackenberg Equations. *Studies in Applied Mathematics*, 130(3), 232-263. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9590.2012.00565.x>
- Young, B. K., Shen, L. L., & Del Priore, L. V. (2022). Subretinal drusenoid deposit formation: Insights from Turing patterns. *Translational Vision Science & Technology*, 11(3), 5. <https://doi.org/10.1167/tvst.11.3.5>
- Yuste, S. B., Acedo, L., & Lindenberg, K. (2004). Reaction front in an $A+B\rightarrow C$ reaction-subdiffusion process. *Physical Review E*, 69(3), 036126. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.69.036126>

- Zanette, D. H., & Alemany, P. A. (1995). Thermodynamics of Anomalous Diffusion. *Physical Review Letters*, 75(3), 366-369.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.75.366>
- Zhabotinsky, A. M. (1964a). Periodic liquid phase reactions. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*, 157, 392-395.
- Zhabotinsky, A. M. (1964b). Periodical oxidation of malonic acid in solution (a study of the Belousov reaction kinetics). *Biofizika*, 9, 306-311.
- Zhang, F., Li, Y., Zhao, Y., & Liu, Z. (2022). Vegetation Pattern Formation and Transition Caused by Cross-Diffusion in a Modified Vegetation-Sand Model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 32(05), 2250069.
<https://doi.org/10.1142/S0218127422500699>
- Zhang, L., & Tian, C. (2014). Turing pattern dynamics in an activator-inhibitor system with superdiffusion. *Physical Review E*, 90(6).
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.90.062915>
- Zhang, X., Zhang, W., Wang, Y., & Ban, T. (2021). The space spectral interpolation collocation method for reaction-diffusion systems. *Thermal Science*, 25(2), 1269-1275. <https://doi.org/10.2298/TSCI200402022Z>
- Zhao, D., & Luo, M. (2017). General conformable fractional derivative and its physical interpretation. *Calcolo*, 54(3), 903-917.
<https://doi.org/10.1007/s10092-017-0213-8>
- Zill, D., Wright, W., & Cullen, M. (2012). *Matemáticas avanzadas para ingeniería* (4.^a ed.). Mc Graw Hill.
- Zincenko, A., Petrovskii, S., Volpert, V., & Banerjee, M. (2021). Turing instability in an economic–demographic dynamical system may lead to pattern formation on a geographical scale. *Journal of The Royal Society Interface*, 18(177), 20210034. <https://doi.org/10.1098/rsif.2021.0034>

Anexos

ANEXOS

Anexo 1. Resumen de modelos clásicos usados para estudiar los patrones de Turing.

Nombre del modelo	Ecuaciones cinéticas adimensionalizadas	Puntos fijos
Brusselator	$f(u, v) = a - (b+1)u + u^2v$ $g(u, v) = bu - u^2v$	$u^* = a$ $v^* = \frac{b}{a}$
Oregonator (BZ)	$f(u, v) = \frac{1}{\varepsilon} \left(u - u^2 - hv \frac{u-q}{u+q} \right)$ $g(u, v) = u - v$	$u^* = \frac{1-h-q + \sqrt{1-2h+h^2+2q+6hq+q^2}}{2}$ $v^* = u^*$
Schnakenberg	$f(u, v) = a - u + u^2v$ $g(u, v) = b - u^2v$	$u^* = a + b$ $v^* = \frac{b}{(a+b)^2}$
Gierer-Meinhardt	$f(u, v) = 1 - u + p \frac{u^2}{v}$ $g(u, v) = q(u^2 - v)$	$u^* = 1 + p$ $v^* = (1 + p)^2$
Modelo de Lengyel–Epstein (CIMA)	$f(u, v) = a - u - 4 \frac{uv}{1+u^2}$ $g(u, v) = b \left(u - \frac{uv}{1+u^2} \right)$	$u^* = \frac{a}{5}$ $v^* = 1 + \frac{a^2}{25}$

Construido a partir de Méndez et al., (2010).

Anexo 2. Ejemplos de diferentes tipos de difusión y su tratamiento matemático.

Régimen	Caso	Ejemplos	Tratamiento matemático
Normal	Difusión	La mayoría de los sistemas físicos, químicos y biológicos	Caminatas aleatorias→ CLT→Ley de Fick
Anómalo	Subdifusión $\alpha < 1$	Sólidos desordenados Medios porosos Tejidos biológicos Transporte a través de las membranas celulares	CTRW→ Distribuciones de tiempo de espera de ley de potencias→ Ley de Fick con efectos de memoria
Anómalo	Superdifusión $\alpha > 1$	Física del plasma Dinámica caótica Turbulencia Transporte en polímeros Epidemias y forrajeo	CTRW+Vuelos de Lévy → CLT generalizado → ley de Fick no local Caminatas aleatorias y caminatas de Lévy correlacionadas

Tomado de Hernández et al. (2009).

Glosario

GLOSARIO

A	Matriz Jacobiana.
A	Término de amplitud en las condiciones de frontera mixtas.
$tr(\mathbf{A})$	Traza de la matriz Jacobiana.
$ \mathbf{A} $	Determinante de la matriz Jacobiana.
C	Vector de concentraciones.
\mathbf{C}^*	Punto fijo
d	Número de dimensiones.
D	Razón entre los coeficientes de difusión del activador y el inhibidor en el modelo BVAM.
D	Matriz cuadrada diagonal de orden N , o sea $ord(\mathbf{D}) = N$, cuyos elementos $D_{ii} = D_j : i = 1,2,3 \dots N$ y $j = 1,2,3 \dots N$.
D_j	Coefficiente de difusión del morfógeno j .
M	Matriz de constantes
N	Número de morfógenos.
R	Vector de reacciones químicas.
f	Valor de las concentraciones de los morfógenos en la condición de frontera tipo Dirichlet
$f(u, v)$	Ecuaciones cinéticas.
$g(u, v)$	
$f_u^* \quad f_v^*$ $g_u^* \quad g_v^*$	Derivadas de las ecuaciones cinéticas evaluadas en el punto fijo.
I	Matriz identidad de dimensión N .
K_α	Coefficiente de difusión generalizado, expresado típicamente en $cm^2(s^\alpha)^{-1}$.
k	Número de onda.
n	Vector normal a la superficie.
r	Vector de posición.
r_1	Amplitud del término cúbico en el modelo BVAM.
r_2	Amplitud del término cuadrático en el modelo BVAM.
r_d	Radio del disco.
t	Tiempo.
t_f	Tiempo final de simulación.
u, v	Activador o inhibidor respectivamente.

Letras griegas

α	<ul style="list-style-type: none">Exponente de difusión anómala en el desplazamiento cuadrático medio.Constante positiva en el modelo BVAM.
β	Constante en el modelo BVAM.
δ	Parámetro de escala en el modelo BVAM.
θ	Ángulo impuesto en la condición de frontera mixta II.

λ	Exponente anómalo en el modelo efectivo utilizado.
μ	Parámetro de bifurcación genérico.
σ	Valores propios de la matriz Jacobiana.
$\sigma(k)$	Relación de dispersión.
ϕ	Perturbación alrededor del estado estable.
ω	Frecuencia angular en la condición de frontera II.
Ω	Dominio del sistema.

Operadores

∇	Gradiente.
∇^2	Laplaciano.
∇_λ^2	Laplaciano anómalo.

Símbolos

\Re	Parte real.
\Im	Parte imaginaria.