ARTÍCULO 5

Modelos Matemáticos aplicados a Biología

OSCAR BOBARIN FLORES[1]

5.1 Modelos poblacionales

A primera vista parece imposible describir el crecimiento de una especie por medio de una ecuación diferencial, ya que el tamaño de una población se mide siempre en números enteros. Por ello, el tamaño de una población no puede ser una función diferenciable con respecto al tiempo. Sin embargo si el tamaño de una población es grande y se incrementa en uno, entonces el cambio es muy pequeño comparado con el tamaño de la población. Así pues, se toma la aproximación de que poblaciones grandes cambian continuamente, e incluso de manera diferenciable, con respecto al tiempo.

Denotaremos por $p(t)$ la población de una especie dada en el tiempo t. Representaremos por $r(t, p)$ la diferencia entre sus tasas de natalidad y de mortalidad. Si esta población está aislada, es decir, si no existe emigración o inmigración, entonces dp/dt, la tasa de variación o cambio de la población es igual a $rp(t)$. En el modelo más simple se supone r constante, es decir, que no depende ni del tiempo ni de la población. Entonces la ecuación diferencial que gobierna el crecimiento de la población puede escribirse como

$$\frac{dp(t)}{dt} = \alpha p(t), \quad \alpha = constante$$

Esta es una ecuación lineal y se conoce la ley de Malthus para el crecimiento de una población.

Si la población de una especie dada es p_0 en el tiempo t_0, entonces $p(t)$ satisface el problema de valor inicial

$$\frac{dp(t)}{dt} = \alpha p(t), \quad p(t_0) = p_0$$

La solución de este problema de valor inicial es

$$p(t) = p_0 e^{a(t-t_0)}$$

Si $\alpha > 0$ la población crecerá exponencialmente, mientras que si $\alpha < 0$, la población disminuirá exponencialmente. En el caso de que $\alpha = 0$, la población permanecerá constante en su punto de equilibrio.

Problema 5.1. Para ver cómo se puede usarse esta ecuación, s‘pongamos que se examina el contenido de bacterias en una botella de leche de un litro, un día después de haber sido embotellada, el análisis arroja una cuenta de 500 organismos. Un día después la cuenta es de 8000 organismos. ¿ Cuál fue el número de bacterias en el momento de embotellar la leche?

[1] obobarinflores@gmail.com Universidad Mayor de San Andrés

Aquí sabemos que $P(1) = 500$ y $P(2) = 8000$, así que

$$\frac{8000}{500} = \frac{P(2)}{P(1)} = \frac{P(0)e^{2\alpha}}{P(0)e^{\alpha}} = e^{\alpha}$$

aplicando logaritmos en ambos miembros, se tiene

$$\alpha = \ln(\frac{8000}{500}) = \ln 16$$

Por tanto

$$P(t) = P(0)e^{(\ln 16)t} = P(0)16^t$$

Para hallar $P(0)$, hacemos $t = 1$ y usamos el hecho de que $P(1) = 500$, para obtener así

$$16P(0) = 500$$

$$p(0) = 31{,}25$$

Esto representa el número de bacterias en el momento de embotellar la leche.

En el siguiente ejemplo utilizaremos una ecuación lineal de primer orden

Ejemplo 5.1 (Alimentación intravenosa con glucosa). El suministro de glucosa al torrente sanguíneo es una técnica médica importante. Para estudiar este proceso, definimos $G(t)$ como la cantidad de glucosa presente en la sangre del paciente en el tiempo t. Supongamos que la glucosa se suministra al sistema sanguíneo a una tasa constante de k gramos por minuto. Al mismo tiempo la glucosa se transforma y se separa de la sangre a una tasa proporcional a la cantidad de glucosa presente. Entonces la función $G(t)$ satisface la ecuación diferencial lineal de primer orden

$$\frac{dG}{dt} = k - aG$$

donde a es una constante positiva.

La solución de esta ecuación diferencial es

$$G(t) = ce^{-at} + \frac{k}{a},$$

cuando $t = 0$, $\quad c = G(0) - \frac{k}{a}$. Así, la solución puede escribirse como

$$G(t) = \frac{k}{a} + [G(0) - k/a]e^{-at}$$

cuando $t \to \infty$, entonces la concentración de glucosa tiende al valor de equilibrio k/a.

5.2 Modelo de Crecimiento Poblacional

LA tasa de crecimiento por individuo de una población es la diferencia entre la tasa promedio de nacimientos y la tasa promedio de mortalidad. Supóngase que en una población dada la tasa promedio de nacimientos es una constante positiva α, pero la tasa de mortalidad es proporcional al tamaño de la población, debido a los problemas de hacinamiento y la competencia creciente por el alimento disponible. Supóngase que esta última constante de proporcionalidad es $\beta > 0$. Puesto que dp/dt es la tasa de crecimiento de la población, la tasa de crecimiento por individuo será

$$\frac{1}{p}\frac{dp}{dt}$$

Por tanto, la ecuación diferencial que controla el crecimiento de esta población es

$$\frac{1}{p}\frac{dp}{dt} = \alpha - \beta p$$

o bien

$$\frac{dp}{dt} = p(\alpha - \beta p) \qquad (1)$$

que es la **ecuación logística.**

Consideremos ahora la ecuación logística para predecir el crecimiento futuro de una población aislada.

Si p_0 es la población en el tiempo t_0, entonces $p(t)$, la población en el tiempo t, satisface el problema de valor inicial

$$\frac{dp}{dt} = p(\alpha - \beta p), \qquad p(t_0) = p_0 \qquad (2)$$

Claramente vemos que esta ecuación diferencial es de variable separable

$$\int_{p_0}^{p} \frac{dr}{r(\alpha - \beta r)} = \int_{t_0}^{t} ds = t - t_0 \qquad (3)$$

Por fracciones parciales, se puede comprobar que

$$\frac{1}{r(\alpha - \beta r)} = \frac{1}{\alpha r} + \frac{\beta}{\alpha(\alpha - \beta r)}$$

Sustituyendo en la ecuación (3), resulta

$$\int_{p_0}^{p} \frac{dr}{r(\alpha - \beta r)} = \frac{1}{\alpha}\int_{p_0}^{p} \left(\frac{1}{r} + \frac{\beta}{\alpha - \beta r}\right) dr = t - t_0$$

$$\frac{1}{\alpha}\left[\ln\frac{p}{p_0} + \ln\left|\frac{\alpha - \beta p_0}{\alpha - \beta p}\right|\right] = \frac{1}{\alpha}\ln\frac{p}{p_0}\left|\frac{\alpha - \beta p_0}{\alpha - \beta p}\right| = t - t_0$$

Así pues

$$\ln\frac{p}{p_0}\left|\frac{\alpha - \beta p_0}{\alpha - \beta p}\right| = \alpha(t - t_0)$$

Al aplicar el exponencial en ambos miembros de esta ecuación resulta

$$e^{\alpha(t-t_0)} = \frac{p}{p_0}\frac{\alpha - \beta p_0}{\alpha - \beta p}$$

Por lo tanto, de esta última ecuación se obtiene la solución de la ecuación logística, esto es

$$p(t) = \frac{\alpha p_0}{\beta p_0 + (\alpha - \beta p_0)e^{-\alpha(t-t_0)}} \qquad (4)$$

¿Qué tipos de predicciones predice la ecuación (4) ?

Observe que a medida que t aumenta, esto es, con $t \to \infty$ el término $e^{-\alpha(t-t_0)}$ tiende a cero, pues $\alpha > 0$. Entonces independiente del valor inicial, la población tiende al valor límite α/β, más allá del cual no puede aumentar, pues si se toma $p = \alpha/\beta$ se tiene $dp/dt = 0$.

Además, $p(t)$ es una función monótona creciente respecto del tiempo si $0 < p_0 < \alpha/\beta$.

Más aún , si derivamos la ecuación logística respecto de t, se tiene

$$\frac{d^2p}{dt^2} = \alpha\frac{dp}{dt} - 2\beta p\frac{dp}{dt} = (\alpha - 2\beta p)p(\alpha - \beta p)$$

Aquí vemos que:
dp/dt es creciente si $p(t) < \alpha/2\beta$
dp/dt es decreciente si $p(t) > \alpha/2\beta$.

Por esta razón la gráfica de $p(t)$ tiene la forma de una S. Esta curva se llama **Curva logística** A partir de su forma se concluye que el tiempo antes de que la población alcance la mitad de su valor límite es un período de crecimiento acelerado. Después de este punto, la tasa de crecimiento disminuye hasta llegar a cero. Este es un periodo de crecimiento reducido.

5.2.1. Experimentos con el propozoario paramecium caudatum

ESTOS experimentos fueron llevados a cabo por el biólogo y matemático G.F. Gauss. Se colocaron 5 ejemplares de Paramecium en un tubo de ensayo con $0{,}5cm^3$ de medio nutriente y se contó el número diario de individuos durante 6 días. Se encontró que los Paramecium se reproducían con una tasa de 230,9 por ciento diario cuando la población era pequeña.

El número de individuos aumentaba inicialmente con rapidez y posteriormente con más lentitud hasta alcanzar el nivel máximo de 375 hacia el cuarto día, saturando el tubo de ensayo. A partir de esta información se concluye que si el Paramecium crece de acuerdo con la ley logística

$$\frac{dp}{dt} = p(\alpha - \beta p) \qquad (1)$$

entonces

$$\alpha = 2{,}309, \quad \beta = 2{,}309/375$$

Por lo tanto, la ley logística predice que para $t_0 = 0$

$$p(t) = \frac{\alpha p_0}{\beta p_0 + (\alpha - \beta p_0)e^{-\alpha(t-t_0)}}$$

$$p(t) = \frac{(2{,}309)5}{\frac{(2{,}309)5}{375} + \left(2{,}309 - \frac{(2{,}309)5}{375}\right)e^{-2{,}309t}}$$
$$= \frac{375}{1 + 74e^{-2{,}309t}} \qquad (5)$$

La gráfica de $p(t)$ dada por la ecuación (5) se ve en la Figura5.1.

5.3 Problemas Presa Depredador

A mediados del siglo XX, el biólogo italiano Umberto D' Ancona se encontraba estudiando las variaciones poblacionales de varias especies de peces que interactuaban. En el curso de su investigación se encontró con información acerca de los porcentajes de captura de diferentes especies en diversos puertos del Mediterráneo durante los años de la primera guerra mundial. en particular, la información incluía los porcentajes de captura de selacios (tiburones, matarayas, etc.) los cuales no son deseables como pescado comestible. A continuación, se produce la información del puerto de Fiume, durante los años de 1914 a 1923.

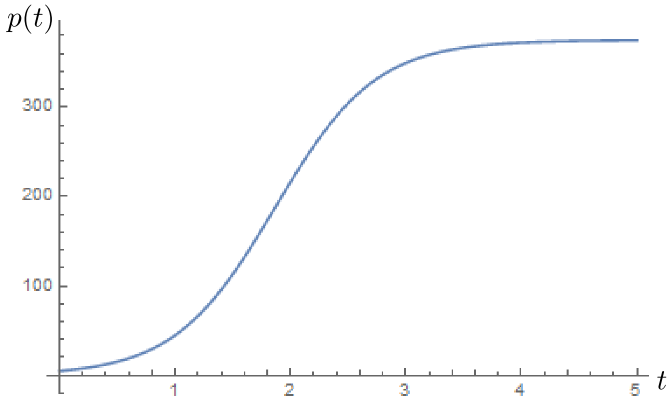

Figura 5.1: Curva Logistica

1914	1915	1916	1917	1918
11.9 %	21.4 %	22.1 %	21.2 %	36.4 %
1919	1920	1921	1922	1923
27.3 %	16.0 %	15.9 %	14.8 %	10.7 %

D'Ancona quedó intrigado por el gran aumento de porcentaje de selacios durante el período de la guerra. Argumento que el incremento en tal porcentaje se debía a la gran reducción en los niveles de pesca durante el mismo período. La pregunta era ¿cómo afecta la intensidad de la pesca a la población de peces? La respuesta a tal pregunta fue una gran preocupación de D'Ancona en su investigación acerca de la lucha por la existencia entre especies en competición. también era de mucho interés para la industria pesquera, ya que tenía implicaciones obvias sobre la manera en la que debía pescar.

Ahora bien, lo que distingue a los selacios de los peces comestibles es que los primeros son depredadores, mientras que los segundos son sus presas; los selacios dependen de los peces comestibles para su supervivencia. Como se había reducido fuertemente el nivel de captura en dicho periodo, había entonces más presas disponibles para los selacios, los cuales, por lo tanto, se reprodujeron más rápidamente. Sin embargo, la explicación tenía una falla, ya que también había más peces comestibles en ese lapso. La teoría de D'Ancona muestra solamente que hay más selacios si la pesca se realiza a niveles más bajos: no explica por qué un bajo nivel de pesca es más benéfico para el depredador que para la presa.

Después de haber agotado todas las posibles explicaciones biológicas del fenómeno, D'Ancona se dirigió a su colega ,matemático italiano Vito Volterra. La esperanza era que Volterra pudiera formular un modelo matemático del crecimiento de los selacios y sus presas, y de los peces comestibles, y que dicho modelo diera una respuesta a la interrogante de D'Ancona. Volterra inició su análisis separando a los animales en dos poblaciones: las presas $x(t)$ y los depredadores $y(t)$. Su razonamiento fue entonces que los peces comestibles no compiten muy intensamente entre sí por su alimento, ya que es muy abundante y la población de peces no es muy densa. Por ello, en ausencia de los selacios, los peces comestibles crecerían de acuerdo con la ley malthusiana de crecimiento de poblaciones

$$x' = ax$$

para una constante positiva a. Además (razonaba Volterra) el número de contactos por unidad de tiempo entre depredadores y presas es bxy, para una constante positiva b. Por tanto,

$$x' = ax - bxy$$

De la misma manera, Volterra concluyó que los depredadores tenían una tasa natural de decrecimiento $-cy$, proporcional a su número, y que su incremento tenía una tasa dxy proporcional también a su número en ese momento y y al suministro de alimento x. De modo que

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = -cy + dxy \tag{5.1}$$

El sistema de ecuaciones (5.1) describe entre los selacios y los peces comestibles en el caso de no haber pesca alguna. A continuación se estudiará este sistema y se obtendrán algunas propiedades importantes de sus soluciones. Después, se incluirá en el modelo el efecto de la pesca y se mostrará que un bajo nivel de la captura es más benéfico para los selacios que para las especies comestibles. De hecho, se llegará al sorprendente resultado de que un bajo nivel de pesca, en realidad, es dañino para los peces comestibles. Obsérvese primero que (5.1) tiene dos soluciones de equilibrio

$$x(t) = 0, y(t) = 0, \quad x(t) = c/d, y(t) = a/b$$

Por supuesto que (5.1) , que la primera solución de equilibrio no interesa. El sistema tiene también la familia de soluciones $x(t) = x_0e^{at}$, $y(t) = 0$ y $x(t) = 0, y(t) = y_0e^{-ct}$. Así que tanto el eje x como el eje y son órbitas de (5.1) . eso implica que toda solución $x(t), y(t)$ de (5.1) , que empieza en el primer cuadrante $x > 0, y > 0$ en el instante $t = t_0$, permanecerá ahí para todo tiempo futuro $t \geq t_0$.

Las órbitas de (5.1) para $x, y \neq 0$ son las curvas soluciones de la ecuación de primer orden

$$\frac{dy}{dx} = \frac{-cy + dxy}{ax - bxy} = \frac{y(-c + dx)}{x(a - by)} \tag{5.2}$$

Esta ecuación es de variable separable, ya que puede ser expresada en la forma

$$\frac{a - by}{y}\frac{dy}{dx} = \frac{-c + dx}{x}$$

Por consiguiente,

$$a \ln y - by + c \ln x - dx = k_1$$

para una constante k_1. Tomando exponenciales en ambos miembros de esta ecuación se obtiene

$$\frac{y^a}{e^{by}}\frac{x^c}{e^{dx}} = K \tag{5.3}$$

para una constante K. Así pues, las órbitas de (5.1) son la familia de curvas definidas por (5.3) y, como se verá a continuación, dichas curvas son cerradas.

Lema 5.1. *La ecuación (5.3) define una familia de curvas cerradas para $x, y > 0$.*

Demostración. Primeramente, determinaremos el comportamiento de las funciones

$$f(y) = \frac{y^a}{e^{by}}, \quad g(x) = \frac{x^c}{e^{dx}}$$

para x e y positivas. Para tal finalidad, obsérvese que $f(0) = 0, f)\infty = 0$, y además, $f(y)$ es positiva para $y > 0$. Esto es

$$f'(y) = \frac{ay^{a-1} - by^a}{e^{by}} = \frac{y^{a-1}(a - by)}{e^{by}}$$

Se ve que $f(y)$ tiene un sólo punto crítico en $y = a/b$. Por consiguiente, $f(y)$ alcanza su valor máximo $M_y = \frac{(a/b)^a}{e^a}$en $y = a/b$ y la gráfica de $f(y)$ tiene la forma que se describe en la figura 1a. Similarmente, $g(x)$ alcanza su valor máximo $M_x = \frac{(c/d)^c}{e^c}$ en $x = c/d$ y la gráfica de $g(x)$ tiene la forma que se describe en la figura 1b.de 5.2 A partir del análisis anterior, se concluye que la ecuación (5.3) no tiene

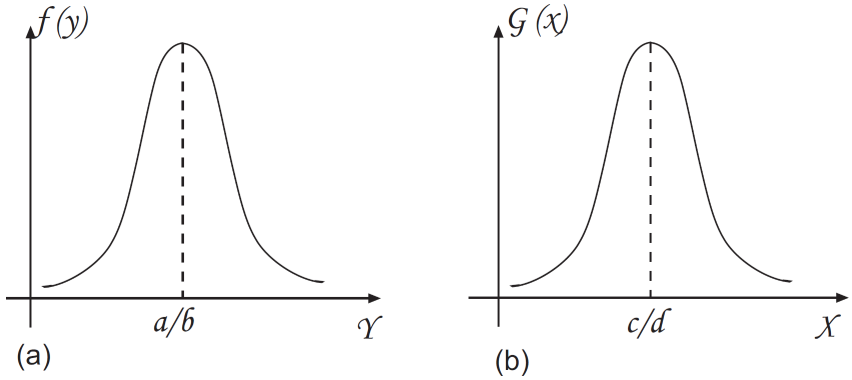

Figura 5.2: Forma de campana

soluciones $x, y > 0$ para $K > M_x M_y$, y que para $K = M_x M_y$ tiene la solución $x = c/d$, $y = a/b$. De modo que solamente es necesario considerar el caso $K = \lambda M_y$, donde λ es un número positivo menor que M_x. Obsérvese primero que la ecuación $x^c/e^{dx} = \lambda$ tiene una solución $x = x_m < c/d$ y otra solución $x = x_M > c/d$. Por tanto, la ecuación

$$f(y) = y^a e^{-by} = \left(\frac{\lambda}{x^c e^{-dx}}\right) M_y$$

no tiene solución y si $x < x_m$, o bien $x > x_M$.

Si $x = x_m$ ó x_M, entonces tiene solamente la solución $y = a/b$, mientras que para cada $x_m < x < x_M$ tiene dos soluciones $y_1(x)$ e $y_2(x)$. La solución menor $y_1(x)$ es siempre menor que a/b y la solución mayor $y_2(x)$ es siempre mayor que a/b. Cuando x tiende a x_m ó a x_M, tanto $y_1(x)$ como $y_2(x)$ tienden a a/b. Por consiguiente, las curvas definidas por (5.3) son cerradas para x e y positivas, y tienen la forma que se muestra en la Figura 5.3.

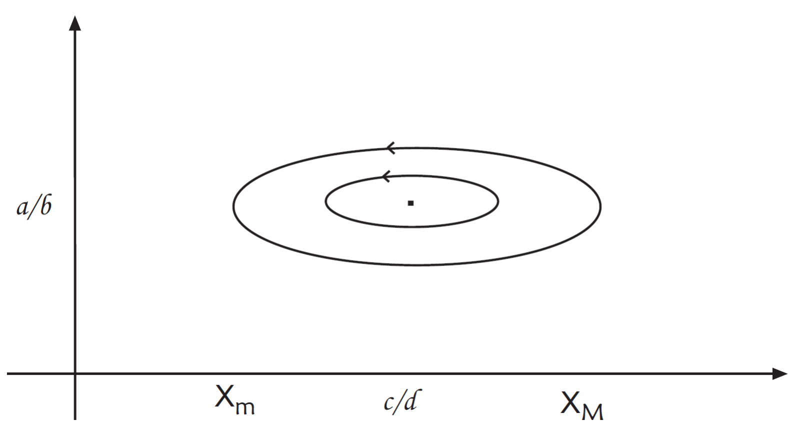

Figura 5.3: Curvas cerradas

Más aún, (con excepción de $x = c/d$, $y = a/b$) ninguna de dichas curvas cerradas contiene puntos de equilibrio de (5.1). Por tanto, todas las soluciones $x(t), y(t)$ de (1), con $x(0), y(0)$ positivas, tiene la propiedad de que

$$x(t + T) = x(t)$$

y

$$y(t + T) = y(t)$$

para alguna T positiva. □

Los datos de D'Ancona son en realidad un promedio de la proporción de depredadores en cada uno de los períodos de un año. Así pues, para comparar los datos con las predicciones de (1), es preciso calcular los valores promedio de $x(t)$ e $y(t)$, para cualquier solución $x(t), y(t)$ de (1). Es sorprendente que sea posible calcular dichos valores aun a pesar de que no se conocen $x(t), y(t)$ exactamente. Sin embargo tenemos el siguiente lema para confirmar lo dicho.

Lema 5.2. *Sea $x(t)$, $y(t)$ una solución periódica de (1), con período $T > 0$. Definimos los valores promedio de x e y como*

$$\overline{x} = \frac{1}{T}\int_0^T x(t)dt, \quad \overline{y} = \frac{1}{T}\int_0^T y(t)dt$$

Entonces $\overline{x} = c/d$ e $\overline{y} = a/b$. Esto es, los valores promedio de $x(t)$ y de $y(t)$ son los valores de equilibrio.

Demostración. Sean las ecuaciones

$$dx/dt = ax - bxy, \qquad dy/dt = -cx + dxy$$

Dividiendo entre x ambos miembros de la primera ecuación, se obtiene

$$\frac{1}{x}\frac{dx}{dt} = a - by$$

de manera que si denotamos dx/dt por x', entonces

$$\frac{1}{T}\int_0^T \frac{x'}{x}dt = \frac{1}{T}\int_0^T [a - by(t)]dt$$

Ahora bien

$$\int_0^T \frac{x'}{x}dt = \ln x(T) - \ln x(0)$$

lo cual es a su vez, igual a cero, pues $x(T) = x(0)$. Por consiguiente

$$\frac{1}{T}\int_0^T \frac{x'}{x}dt = 0$$

$$\frac{1}{T}\int_0^T [a - by(t)]dt = 0$$

es decir:

$$\frac{1}{T}\int_0^T by(t)dt = \frac{1}{T}\int_0^T adt = a$$

De modo que $\overline{y} = a/b$. Similarmente, dividiendo entre $Ty(t)$ ambos miembros de la segunda ecuación de (1), e integrando de 0 a T, se obtiene que $\overline{x} = c/d$ □

Ahora es posible incluir los efectos de la pesca en el modelo. Obsérvese que la pesca reduce la población de los peces comestibles en una tasa $\varepsilon x(t)$, y la de los selacios, en una tasa $\varepsilon y(t)$. La constante ε refleja la intensidad de la pesca, es decir, el número de barcos pesqueros en operación y el número de redes en el agua. Así pues, la situación completa queda descrita por el sistema de ecuaciones diferenciales modificado

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = ax - bxy - \varepsilon x = (a-\varepsilon)x - bxy \\ \\ \dfrac{dy}{dt} = -cy + dxy - \varepsilon y = -(c+\varepsilon)y + dxy \end{cases}$$

Este sistema es idéntico al sistema (1) (para $a-\varepsilon > 0$), con a reemplazada por $(a-\varepsilon)$ y c sustituida por $(c+\varepsilon)$. por lo tanto, los valores promedio de $x(t)$ y $y(t)$ serán ahora

$$\overline{x} = \frac{c+\varepsilon}{d}, \qquad \overline{y} = \frac{a-\varepsilon}{b}$$

Por consiguiente, un nivel moderado de pesca $(\varepsilon < a)$ en realidad incrementa la cantidad de peces comestibles, en promedio, al igual que disminuye la cantidad de selacios. Recíprocamente, un nivel bajo de pesca incrementa el número de selacios, en promedio, y disminuye el número de peces comestibles. este sorprendente resultado, conocido como *Principio de Volterra*, explica los datos de D'Ancona y resuelve por completo el problema.

El principio de Volterra tiene interesantes aplicaciones con insecticidas que destruyen tanto al insecto depredador como a su presa. Implica que la aplicación de insecticidas en realidad incrementará la población de aquellos insectos que son mantenidos bajo control por otros insectos depredadores. Una confirmación sorprendente de tal principio se encuentra en el caso del pulgón de los cítricos (Icerya purchasi), el cual, al ser introducido en 1868 accidentalmente proveniente de Australia, amenazaba con destruir la industria citrícola de Estados Unidos. Posteriormente, se introdujo a su depredador natural en Australia, la mariquita (Novius Cardinalis), la cual redujo el número de pulgones a un nivel bajo. Cuando se descubrió que el DDT mataba a los pulgones, se les aplicó éste por parte de los fruticultores con la esperanza de reducir aún más su nivel. Sin embargo, y de acuerdo con el principio de Volterra, ¡el resultado fue un incremento en el número de tales insectos!

Referencias Bibliográficas

[1] Derrick Grossman, *Ecuaciones Diferenciales con Aplicaciones*, Ed. Fondo Educativo Interamericano, 1984.

[2] Dennis G. Zill, *Ecuaciones Diferenciales con Aplicaciones*, 7ª Edición Thompson, 2002.

[3] M. Braun, *Ecuaciones Diferenciales y sus Aplicaciones*, Ed. Iberoamerica, 1990.